Ernst Hadorn. Rüdiger Wehner

Allgemeine Zoologie

Begründet von Alfred Kühn
21., unveränderte Auflage
285 Abbildungen

1986
Georg Thieme Verlag Stuttgart.
New York

Э. Хадорн, Р. Венер

ОБЩАЯ ЗООЛОГИЯ

Перевод с немецкого
канд. биол. наук Д. В. Попова,
канд. биол. наук Н. В. Хмелевской,
канд. биол. наук А. В. Чесунова,
О. И. Чибисовой

под редакцией
д-ра биол. наук В. В. Малахова

Москва «Мир»
1989

ББК 28.6
Х 14
УДК 591

Хадорн Э., Венер Р.
Х14 Общая зоология: Пер. с нем.– М.: Мир, 1989.– 528 с., ил.
ISBN 5-03-000358-4

Книга авторов из ФРГ и Швейцарии является кратким учебно-справочным пособием по зоологии, выдержавшим 21 издание. Книгу отличает высокая информативность, которая достигается за счет строгого отбора материала и отличных рисунков, дополняющих текст.

Для студентов-биологов и медиков, преподавателей биологии в школе, любителей биологии.

Х $\frac{2005000000-516}{041(01)-88}$ 146–89, ч. 1

ББК 28.6

Редакция литературы по биологии

ISBN 5-03-000358-4 (русск.)
ISBN 3-13-367421-8 (нем.)

© 1922, 1986 Georg Thieme Verlag
© перевод на русский язык, «Мир», 1989

Предисловие редактора перевода

В 1907 г. вышла в свет книга профессора Петербургского университета В. М. Шимкевича «Биологические основы зоологии», впервые в учебной литературе представлявшая собой не обзор различных сторон организации организмов по отдельным систематическим группам от простейших до хордовых, а полный очерк всей суммы биологических знаний того времени применительно к животным. Такой подход оказался очень удачным и сделал книгу В. М. Шимкевича весьма популярной среди биологов и студентов. К сожалению, последнее издание «Биологических основ зоологии» вышло в 1923 г., и с тех пор книга В. М. Шимкевича не переиздавалась, хотя это ставшее библиографической редкостью ценное руководство использовалось в качестве справочного и учебного пособия вплоть до 60-х годов.

В 1922 г. увидела свет книга немецкого автора Альфреда Кюна «Основы общей зоологии», в которой был использован тот же методологический прием. С тех пор эта книга переиздавалась за рубежом 21 раз и стала одним из популярнейших в Западной Европе учебников. По мере развития биологической науки менялось ее содержание, однако общий план изложения материала сохранялся прежним. При жизни А. Кюна вышло 17 изданий, после чего его книга в переработанном виде выпускалась под названием «Общая зоология» немецким эмбриологом Эрнстом Хадорном (скончался в 1977 г.) и швейцарским зоологом Рюдигером Венером. С последнего, 21-го издания и сделан настоящий перевод.

Предлагаемая книга Э. Хадорна и Р. Венера сильно отличается от тех зоологических руководств, которые были изданы или переведены в нашей стране в последние годы. Принятое в них описание организации животных по систематическим группам занимает здесь лишь один раздел. Основной объем книги посвящен изложению всей суммы современных биологических знаний применительно к животным, включая данные по ультраструктуре животных клеток и молекулярным основам жизнедеятельности. Большое внимание уделено функциональной морфологии и физиологии животных, причем в отличие от учебников физиологии эти аспекты рассмотрены в отношении не только позвоночных, но и беспозвоночных. Очень насыщенны современным материалом разделы по генетике и эмбриологии.

Для книги характерна необычайно плотная упаковка информации в

небольшом объеме, что делает ее прекрасным биологическим справочником. Читателю не требуется иметь какой-либо специальной подготовки, кроме знакомства со школьным курсом биологии. В то же время популярной книгу назвать нельзя, так как большая насыщенность информацией и система перекрестных ссылок требуют известных усилий в овладении изложенным материалом.

Следует иметь в виду, что авторы не всегда используют принятое в советской зоологической литературе систематическое деление крупных групп животных. Отсутствуют характеристики таких классов или типов, как скребни, волосатики, кринорхи, приапулиды, гастротрихи, тихоходки, пятиустки, погонофоры, эхиуриды, сипункулиды, щетинкочелюстные и др. Сведения об этих животных читатель найдет в отечественных руководствах по зоологии и сравнительной анатомии животных. Ряд уточняющих замечаний по приводимым фактическим данным дан в виде сносок.

Вместе с тем книга Э. Хадорна и Р. Венера будет, безусловно, интересна и полезна студентам, изучающим биологию и медицину, школьным учителям биологии, старшеклассникам и абитуриентам, готовящимся к сдаче вступительных экзаменов по этому предмету, а также всем интересующимся биологией.

Профессор *В. В. Малахов*

Рекомендуемая дополнительная литература

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных.– М.: Наука, 1964. Т. I: Проморфология, 432 с.; т. 2: Органология, 446 с.

Белоусов Л. В. Введение в общую эмбриологию.– М.: изд-во МГУ, 1980, 211 с.

Гершензон С. М. Основы современной генетики.– Киев: Наукова думка, 1979, 506 с.

Догель В. А. Зоология беспозвоночных.– М.: Высшая школа, 1981, 606 с.

Заварзин А. А. Основы сравнительной гистологии.– Л.: изд-во ЛГУ, 1985, 400 с.

Заварзин А. А., Харазова А. Д. Основы общей цитологии.– Л.: изд-во ЛГУ, 1982, 239 с.

Наумов Н. П., Карташев Н. Н. Зоология позвоночных.– М.: Высшая школа, 1979. Ч. 1: Низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы, земноводные, 333 с. Ч. 2: Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие, 254 с.

Одум Е. Экология/Пер. с англ. яз.: В 2 т.– М.: Мир, 1986.

Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных/Пер. с англ. яз.: В 3 т.– М.: Мир, 1977–1978.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции.– М.: Наука, 1977, 299 с.

Предисловие к двадцатому изданию

В 19-м издании мы решились на полную переделку текста «Основ общей зоологии» Альфреда Кюна[1], в результате чего этот ставший классическим труд изменен и по своему тематическому построению. Из книги Кюна оставлена часть образцовых с дидактической точки зрения иллюстраций; кроме того, мы чувствовали себя обязанными сохранить основной принцип изложения материала.

Поскольку этот переработанный текст 1974 г. вызвал большой интерес, вскоре возникла потребность еще в двух стереотипных изданиях. В разгар подготовки 20-го издания внезапно скончался Эрнст Хадорн. Весь последний год жизни он очень много времени и сил отдавал его подготовке, и всего за несколько дней до его смерти мы вместе с ним подробно обсуждали текст новой книги. Я постарался по возможности учесть все поправки и предложения Э. Хадорна на основании его записей.

Мы не сочли необходимым вносить в 20-е издание существенные изменения. В основном сделаны отдельные дополнения, кое-что убрано, немного по-другому расставлены акценты. Особое значение мы придавали работе по унификации подрисуночных подписей, стараясь сделать их более содержательными и удобными для восприятия. Большая поддержка издательства оказала нам неоценимую помощь.

Я особенно благодарен моему коллеге Вальтеру Герингу (Биоцентр Базеля), который основательно проработал главы «Генетика и цитология» и «Физиология развития». Кроме того, при подготовке настоящего издания учтены советы Р. Аккермана, Х. Бригеля, Й. Якобса, Э. Кубли, Ф. Цисвилера. Мы очень признательны им, а также многим другим коллегам, сделавшим ценные замечания по этой книге. Мы благодарны и студентам – особенно порадовали нас их многочисленные письма, послужившие основой для плодотворных дискуссий.

Настоящее издание, как и другие, помимо большого количества сжато представленного материала дает читателю повод для серьезного обсуждения вопросов современной зоологии. При этом неважно, впервые он приступает к ее изучению или освежает полученные прежде сведения.

Цюрих, весна 1978 г. *В. Венер*

---

[1] Первое издание: A. Kühn «Grundriß der allgemeinen Zoologie», Leipzig, Thieme, 1922. – *Прим. ред.*

Предисловие к восемнадцатому изданию

Вышедшее 50 лет назад первое издание «Основ общей зоологии» Альфреда Кюна выдержало до 1969 г. примерно через равные промежутки времени 17 переизданий. При этом автор, умерший в 1969 г., постоянно следил за прогрессом науки, внося в иллюстрации и текст книги дополнения и изменения, так что каждое новое издание верно отражало состояние зоологических знаний своего времени. В результате для нескольких поколений студентов, изучающих естествознание и медицину, а также для учителей и всех интересующихся предметом «Основы» служили источником ясных и достоверных научных сведений.

В настоящем переработанном издании мы по возможности следуем принятому ранее порядку изложения материала. В главе, касающейся планов строения, а также в значительной степени в разделах по эмбриологии и физиологии развития мы в основном сохранили текст Кюна. Внесенные нами изменения связаны здесь с включением некоторых новых данных, что, правда, пришлось компенсировать сокращением других сведений. В других главах оказалось необходимым полностью переписать текст. Это в первую очередь относится к материалу по физиологии, цитологии, генетике и генетическим основам эволюции. Простое добавление новой информации нарушило бы здесь единство изложения. Мы сознаем, что отдельные разделы, прежде всего в физиологической части, должны быть более основательными и требуют предварительного изложения определенных физических и химических основ, как в соответствующих лекционных курсах для начинающих. Однако мы вынуждены были от этого отказаться и отсылаем читателя к специальным учебникам. В генетической части сохраняется «классическое» деление между учением о менделирующих факторах и «хромосомной теорией наследственности». Единство этих подходов достигается описанием структуры и способа реализации вещества наследственности, а также механизма мейоза. Здесь особое значение мы придавали примерам из генетики человека. Глава по экологии предлагает только общие вводные сведения, однако экологические аспекты учитывались и при изложении материала в других главах.

Мы благодарим издателя, доктора медицины Г. Хауффа, за его большую помощь при подготовке книги.

Цюрих, осень 1971 г. *Э. Хадорн, Р. Венер*

1. Общие свойства живых существ и предмет зоологии

Живые существа (организмы), представленные во всех случаях индивидами, или особями, отличаются от неодушевленных предметов следующими признаками, совокупность которых определяет жизненные проявления:

Химический состав. Хотя живые существа состоят из тех же атомов, что и неживая природа, эти элементы образуют в организме сложные молекулы, не встречающиеся в неорганическом мире. К ним относятся, например, нуклеиновые кислоты (носители наследственной информации), белки, или протеины (структурные элементы протоплазмы и активные вещества, в частности, ферменты), жиры (запасные питательные вещества), липоиды (например, стероидные гормоны). Белков в организме больше, чем остальных органических веществ, они составляют до 50–70% его сухой массы. Биологически активные вещества в организме временно или постоянно растворены в воде, но могут и откладываться в нерастворенном виде. Вода служит также средой для неорганических электролитов (солей). Живые существа содержат 60–80% воды; у медуз ее содержание доходит до 95%.

Клеточная организация. Живые существа состоят из особых функциональных единиц – клеток. При этом различают *прокариот* (бактерии и сине-зеленые водоросли, или Cyanophyceae[1]) и *эукариот* (все остальные организмы). В то время как в клетках прокариот отсутствует окруженное оболочкой ядро, у эукариот такое клеточное ядро всегда имеется. Оно четко отграничено от окружающей цитоплазмы. Так как не только ядро, но и все остальные функциональные элементы клеток эукариот сходны, эти клетки могут считаться гомологичными (с. 330), что указывает на общее эволюционное происхождение таких организмов. Особое положение занимают *вирусы*, не обладающие клеточным строением (с. 486).

Обмен веществ и энергии. Организмы представляют собой открытые системы, совершающие постоянный обмен веществом и энергией с окружающей средой. При этом особь находится в состоянии динамического равновесия (*динамично-стационарном состоянии*). Характерный для организмов обмен веществ служит основой всех жизненных проявлений и регулируется особыми системами (например, нервной и

[1] В настоящее время их также относят к бактериям (Cyanobacteria). – *Прим. перев.*

гуморальной) таким образом, чтобы обеспечивалось функционирование особи как единого целого.

Раздражимость и психические функции. Раздражимость – способность организма отвечать на определенные внешние воздействия специфическими проявлениями (реакциями). Сочетания раздражитель – реакция могут накапливаться в виде опыта, т.е. научения или памяти и (по крайней мере, у животных) использоваться в последующей деятельности (образование ассоциаций). У высших животных протекают и мыслительные процессы, о чем можно судить по их поведению. Единство духовных и телесных отправлений (психофизическое единство), характерное только для людей, изучается уже не зоологией, а психологией.

Регуляторные системы. В организмы все процессы настолько интегрированы, что постоянно поддерживают его стационарное состояние (*гомеостаз*). Изучение соответствующих регуляторных систем относится к области биологической кибернетики.

Непрерывность видовой специфичности. Новые особи данного вида возникают только из клеток этого же вида. Такая непрерывность может быть нарушена эволюционным процессом.

Наследование. Отдельные признаки, как правило, передаются в неизменном виде с помощью носителей информации, представленных макромолекулами *дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК)*.

Индивидуальное развитие (онтогенез). Новый организм возникает в большинстве случаев из особо устроенных половых клеток в ходе процессов индивидуального развития. При этом деление и дифференцировка клеток приводят к образованию различных тканей и органов. *Онтогенез* означает реализацию наследственной программы. Продолжительность жизни особей ограничена процессами старения, приводящими к естественной смерти.

Эволюционное развитие (*филогенез, эволюция*). Организмы представляют собой «исторические существа» в том смысле, что существующие на данном отрезке времени виды возникают из других видов, существовавших ранее и отличавшихся по своим наследственным признакам, а часто также по уровню организации и специализации от своих эволюционных потомков. Степень филогенетического родства учитывается при составлении *естественной системы* живого.

Перечисленные признаки живых существ являются основой для последующего изложения вопросов общей зоологии. При этом в отдельных главах, как правило, будут рассматриваться сразу несколько фундаментальных свойств организмов.

2. Функциональная структура животных клеток

Все устойчивые жизненные функции требуют взаимодействия многочисленных клеточных структур. Носителем этого функционального единства является *протоплазма*, которая у эукариотических организмов

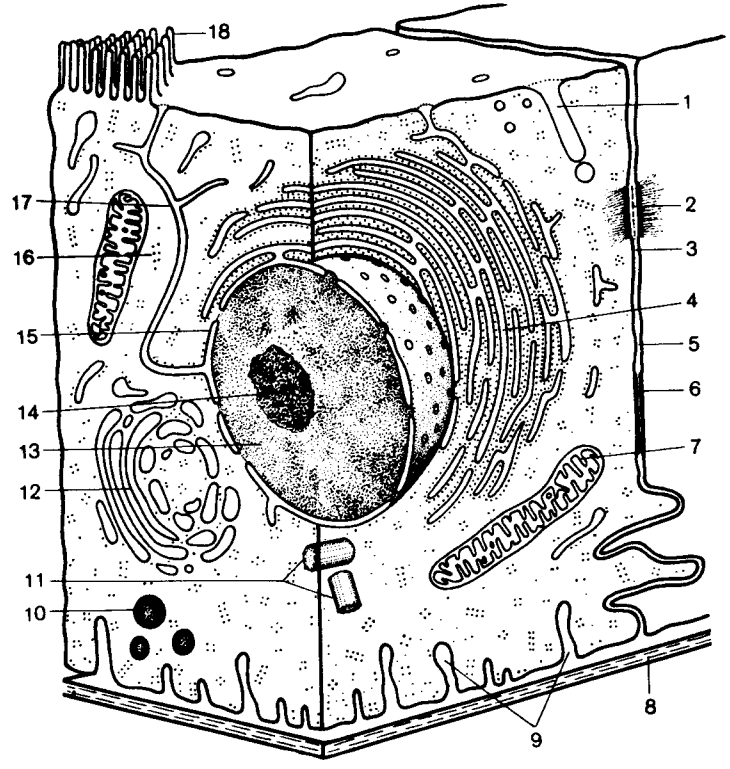


Рис. 1. Схема животной клетки: 1 – пиноцитозные канальцы; 2 – десмосома; 3 – межклеточная щель; 4 – шероховатая эндоплазматическая сеть; 5 – клеточная мембрана; 6 – плотный контакт; 7 – митохондрия; 8 базальная мембрана; 9 – базальные лакуны; 10 – лизосомы; 11 – центриоли; 12 – аппарат Гольджи; 13 – хроматин; 14 – ядрышко; 15 – ядерная оболочка с порами; 16 – рибосомы; 17 – гладкая эндоплазматическая сеть; 18 – микроворсинки (частично по Wohlfcahrt-Bottermann, Loewy)

(с. 9) всегда разделяется на *ядро* и *цитоплазму*. Ниже мы рассмотрим отдельные структурные элементы животной клетки и укажем их функциональное значение (рис. 1). Эти вопросы будут также рассмотрены в главах «Физиология» и «Генетика и цитология».

Клеточная мембрана

Мембрана (*плазмалемма*) ограничивает клетку снаружи. Так как ее морфологические и функциональные свойства являются общими для всех типов клеток и для всех внутриклеточных мембранных систем, вполне оправданным будет термин *элементарная мембрана*. Ее толщина достигает 5–10 нм. На электронно-микроскопических снимках всегда видны два электроноплотных (темных) слоя, ограничивающих светлую внутреннюю зону. Этой структуре соответствуют центральный *бимолекулярный липидный слой* и наружный и внутренний белковые слои. Как цитоплазма, так и внеклеточная среда представляют собой водную фазу, поэтому понятно, что в липидном слое гидрофобные (неполярные) концы молекул направлены к центру, а гидрофильные (полярные) – наружу и внутрь, где они могут связываться с также полярными белковыми молекулами. Согласно новым данным, белковые молекулы не образуют сплошных слоев, а мозаично располагаются с обеих сторон липидного слоя, иногда погружаясь в него или даже пронизывая его насквозь (рис. 2). Углеводные цепочки гликопротеинов локализуются в первую очередь на наружной стороне мембраны; они определяют ее специфические поверхностные свойства. Белки и липиды в мембране соединяются в результате очень слабого химического взаимодействия. В зависимости от содержания насыщенных и ненасыщенных жирных кислот центральный липидный слой бывает более или менее жидким. Динамические свойства постоянно преобразующихся клеточных мембран (с. 15) и процессы мембранного транспорта вполне согласуются с таким представлением о гибкой молекулярной структуре.

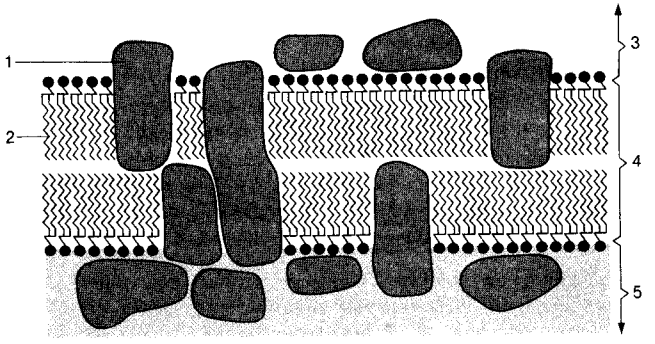


Рис. 2. Схема поперечного разреза через элементарную мембрану (плазмалемму): 1 – молекула белка; 2 – молекула фосфолипида; 3 – внеклеточное пространство; 4 – бимолекулярный липидный слой плазмалеммы; 5 – внутриклеточное пространство (по Fox)

Биологические мембраны действуют как *диффузионные барьеры*. Благодаря своей *избирательной проницаемости* для ионов K^+, Na^+, Cl^- и т. п., а также высокомолекулярных соединений они разграничивают внутри- и межклеточные зоны реакций и создают электрические градиенты и градиенты концентрации веществ. Это делает возможным существование упорядоченных биологических структур со специфическими функциями.

Искусственные липидные пленки, с помощью которых можно моделировать процессы транспорта через биологические мембраны, будучи гидрофобными структурами, практически непроницаемы для ионов и водорастворимых молекул (аминокислот, сахаров). Следовательно, в транспорте должны принимать участие гидрофильные структуры (например, белки). В настоящее время обсуждается вопрос о том, функционируют ли эти структуры как «переносчики» веществ или же образуют выстилку поровых каналов. Некоторые синтезируемые микроорганизмами циклические антибиотики (например, валиномицин) в искусственных мембранах выполняют роль переносчиков ионов щелочных металлов. Их молекулы могут транспортировать такие гидратированные ионы через гидрофобный липидный слой, поскольку имеют неполярную наружную и полярную внутреннюю части. Транспорт лактозы через клеточную мембрану бактерии *Escherichia coli* осуществляется также специфическим белком-переносчиком. Однако при возбуждении нервной клетки (с. 228) ионы Na^+ проходят через ее мембрану с такой скоростью, что этот транспорт нельзя объяснить с помощью аналогичного механизма.

Избирательная проницаемость биологических мембран для ионов способствует возникновению разности электрических потенциалов между внутренней частью клетки и окружающей ее средой (с. 229). Эта разность может изменяться под влиянием специфических молекул, которые связываются с рецепторными белками на наружной стороне мембраны. Если в результате такого молекулярного взаимодействия повышается ее проницаемость для какого-то определенного вещества, говорят об «активации» мембраны по отношению к этому веществу, которое в этом случае проходит через нее по градиенту концентрации[1]. С другой стороны, перенос веществ может осуществляться и против градиента концентрации с помощью специальных механизмов (см. натриево-калиевый насос, с. 229), причем этот *активный транспорт* связан с энергетическим обменом.

Проникновение веществ в клетку происходит и с помощью *пиноцитоза* (с. 175). Он заключается в отшнуровывании мелких пузырьков (везикул) от образующихся в результате впячивания мембраны ка-

[1] Возникновение электрических потенциалов в синапсах см. с. 227, в чувствительных клетках – с. 248; действие гормонов – с. 206, индукторов – с. 151.

нальцев. При этом жидкое содержимое пузырьков, включая крупные молекулы, попадает в цитоплазму. Твердые пищевые частицы также могут окружаться мембраной и попадать в клетку, что происходит при образовании пищеварительных вакуолей в ходе *фагоцитоза* (с. 174). Этим двум видам эндоцитоза противопоставляется экзоцитоз. Например, от аппарата Гольджи отшнуровываются секреторные пузырьки, мигрирующие по направлению к клеточной мембране и выбрасывающие наружу свое содержимое (с. 176, рис. 87). При этом мембрана пузырька сливается с гомологичной ей клеточной мембраной.

На основании электронно-микроскопических данных можно предположить, что плазмалемма является *продуктом аппарата Гольджи*. От этой органеллы в виде непрерывно отделяющихся пузырьков постоянно идет транспорт мембранного материала («поток мембран»), восстанавливающего использованные участки плазмалеммы и обеспечивающего ее рост после деления клетки.

Мембрана является носителем *видоспецифичных* и *специфичных для клетки поверхностных свойств*, связанных с характерным распределением на ней мукополисахаридов[1)] и белков. Их молекулы могут также покрывать поверхность клеток в виде тончайших пленок и образовывать межклеточный матрикс между соседними клетками. *Контактные свойства клеток* (с. 127) и *иммунные реакции* определяются этими компонентами мембран.

У многих клеток, особенно у специализированных для всасывания (например, в кишечном эпителии), на наружной стороне (апикальном полюсе) имеются волосовидные выросты – *микроворсинки* (рис. 1). Образуемая ими «щеточная каемка» несет ферменты, принимает участие в расщеплении веществ и транспортных процессах. На базальной стороне клеток, специализированных на интенсивное пропускание жидкости (при осморегуляции), например в эпителии почечных канальцев (с. 198) и мальпигиевых сосудов (с. 198), мембрана образует множественные впячивания, составляющие *базальный лабиринт*. Продукт клеточной секреции, *базальная мембрана* (базальная пластинка), часто отграничивает эпителий от глубже лежащих клеточных слоев.

Особые мембранные структуры возникают в местах соприкосновения соседних клеток. Там имеются области, где мембраны так тесно прилегают друг к другу, что не остается места для межклеточного вещества (*плотный контакт*, tight junction). В других участках возникают сложные контактные органеллы – *десмосомы*. В этом случае щель между клетками заполнена электроноплотным материалом, образующим межклеточный матрикс. С обеих сторон от нее симметрично располагаются прикрепленные к пластинчатым структурам фибриллы (рис. 1). Десмосомы и другие контактные структуры служат для механического соединения и главное обеспечивают химическую и электрическую интеграцию соседних клеток, облегчая межклеточный ионный транспорт благодаря своему низкому электрическому сопротивлению. Специализированные клеточные контакты чувствительных, нервных и мышечных клеток представлены *синапсами* (с. 227).

[1)] Сейчас эти соединения принято называть гликозаминогликанами. – *Прим. ред.*

Органеллы и дифференцировка цитоплазмы

Цитоплазматические структуры находятся в *основной плазме*, представляющей собой коллоидную систему и способной обратимо переходить из золе- в гелеобразное состояние (равновесие гель/золь). Наряду с неорганическими ионами в основной плазме растворены или взвешены прежде всего продукты пластического и энергетического обмена (аминокислоты, сахара, жирные кислоты, фосфаты и т. п.). Здесь же протекают многочисленные ферментативные реакции, в частности гликолиз – первый этап клеточного дыхания, которое затем продолжается в митохондриях.

Цитоплазма пронизана сильно разветвленной системой каналов – **эндоплазматической сетью** (ЭС)[1)]. Ее элементарные мембраны толщиной 5–6 нм образуют стенки тонких трубочек с просветом не менее 50 нм. В зависимости от степени зрелости и функционального состояния клетки ЭС, подвергающаяся постоянной сборке и разборке, развита в большей или меньшей степени. Снаружи обширные участки мембран ЭС усажены рибосомами (с. 16). Рибосомы могут отделяться от этой так называемой шероховатой ЭС, и в результате образуется гладкая ЭС. Шероховатая ЭС представляет собой место синтеза белков (с. 80); на структурах ЭС синтезируются и другие вещества (например, жиры). Каналы ЭС служат внутриклеточной системой переноса и распределения веществ. Кроме того, ЭС образует цистерны аппарата Гольджи и непосредственно связана с ядерной оболочкой (рис. 1), благодаря чему полости ЭС (энхилема) соединяются с перинуклеарным пространством.

Аппарат Гольджи (АГ) может быть представлен в клетке в единственном или множественном числе. Он состоит из 5–30 собранных стопкой канальцев (цистерн), непрерывно отделяющихся от гладкой ЭС и поступающих на внутреннюю (проксимальную) сторону АГ. Дистально расположенные цистерны расходуются в процессе отшнуровывания от них пузырьков, мигрирующих к клеточной мембране. Таким образом, АГ находится в состоянии динамического равновесия (с. 176). Элементарные мембраны АГ идентичны плазмалемме, но по толщине (6–10 нм) отличаются от мембран ЭС. Это значит, что АГ в «потоке мембран» является промежуточным звеном между ЭС и плазмалеммой. В этот поток вовлекаются и синтезированные на ЭС белки. Однако АГ содержит и собственные системы синтеза сложных углеводов из простых сахаров. Они дают клетке компоненты мукополисахаридов,

[1)] Часто это образование называют эндоплазматическим ретикулумом. *Прим. ред.*

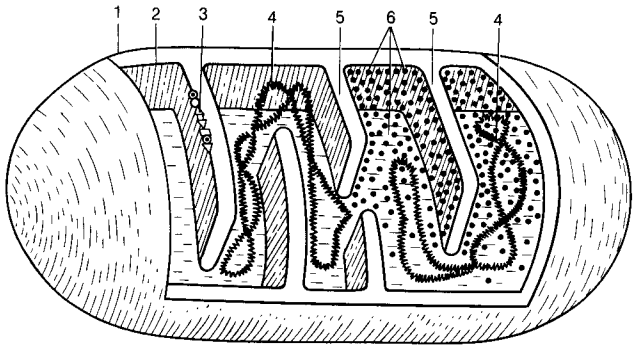


Рис. 3. Схема строения митохондрии: 1–наружная мембрана; 2–внутренняя мембрана; 3–ферменты; 4–кольцевые молекулы ДНК; 5–кристы; 6–рибосомы

имеющих решающее значение для формирования свойств ее мембраны. Поскольку АГ отвечает за выведение воды, понятно, что сократительные вакуоли также отделяются от этой органеллы (с. 166, 343). Будучи динамической функциональной структурой, АГ у разных типов клеток имеет весьма различное строение. Особенно интенсивно развит АГ в секреторных клетках (рис. 87).

Рибосомы – это глобулярные частицы диаметром около 20 нм, состоящие из двух субъединиц неравного размера, которые могут диссоциировать и вновь соединяться вместе. Кроме синтезируемых в цитоплазме белков они содержат рибосомную рибонуклеиновую кислоту (рРНК, с. 80), кодируемую определенными участками хромосом и накапливаемую в ядрышках (с. 35), откуда она поступает в цитоплазму. Рибосомы либо свободно лежат в основной плазме, либо связаны с шероховатой ЭС. На них происходит обусловленный активностью генов *синтез белка* (с. 80). Для этого процесса, называемого трансляцией, группы рибосом соединяются, образуя *полисомы* с транслируемыми молекулами матричной РНК (мРНК).

Митохондрии – органеллы от округлой до палочковидной формы размером несколько микрометров. В одной клетке печени с высокой метаболической активностью могут функционировать до 2500 митохондрий. В мышечных клетках (рис. 107) и в сперматозоидах (с. 41) митохондрии располагаются в непосредственной близости от потребляющих энергию структур.

Митохондрии снаружи покрыты двойной мембраной. Во многих участках внутренняя мембрана вдается внутрь в виде гребней (*крист*, рис. 3) или трубочек. Митохондриальные рибосомы располагаются либо на внешней стороне крист, либо свободно лежат между ними. У митохондрий имеется собственное наследственное вещество в виде одной или нескольких, в большинстве случаев кольцевых *молекул ДНК*, находящихся, по-видимому, в митохондриальном матриксе между

кристами. Это обеспечивает митохондриям *частичную* генетическую и метаболическую автономность. Здесь же синтезируются некоторые ферменты, митохондриальные транспортные РНК (тРНК) и рРНК (с. 80). Однако митохондриальная ДНК содержит мало наследственной информации, поэтому в состав этих органелл входят многие белки, например ферменты дыхательной цепи, получаемые из окружающей цитоплазмы. Митохондрии называют «энергетическими станциями» клетки, так как они содержат все ферменты окислительного метаболизма (цикла Кребса, дыхательной цепи с набором цитохромов) и образуют богатое энергией соединение – АТР (с. 168).

Митохондрии размножаются поперечным делением или отшнуровыванием мелких фрагментов (промитохондрий). Вопрос об их филогенетическом происхождении остается открытым, но имеется множество аргументов в пользу гипотезы, согласно которой они развились из бактерий, поселившихся в эукариотической клетке в качестве симбионтов.

Микротрубочки (на рис. 1 не изображены) – трубчатые структуры цитоплазмы диаметром 10–25 нм (рис. 4). Они построены из тубулина – глобулярного белка с молекулярной массой около 40 000. Отдельные мономеры тубулина имеют диаметр 4–5 нм; они соединяются в цепочки (полимеры), которые у некоторых микротрубочек (например, нитей веретена) могут легко обратимо распадаться. Отдельные цепочки, по-видимому, связываются друг с другом особым белком, динеином, образующим «ручки» микротрубочек. Функция динеина в «ручках» аналогична функции поперечных мостиков между мышечными филаментами (с. 216). Во многих случаях микротрубочку образуют 13

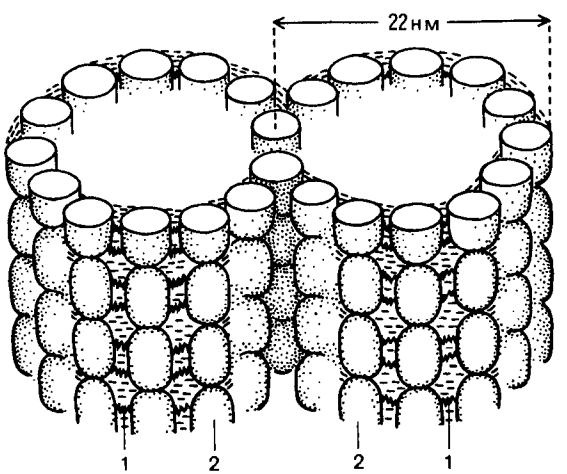


Рис. 4. Строение дублета микротрубочек: 1- динеиновые мостики; 2–«мономеры» тубулина (гипотетическая схема, по данным разных авторов)

соединенных между собой тубулиновых цепочек. Отдельные микротрубочки могут объединяться в дублеты или триплеты (рис. 4), причем единство такой структуры обеспечивается общими тубулиновыми цепочками.

Микротрубочки выполняют множество различных функций. Они могут обусловливать *изменение формы* клеток и принимать таким образом участие в морфогенезе (с. 122), образуют *полярные лучи* и *нити веретена* митотического аппарата (с. 37), проходят в *аксонах* нервных волокон. У всех животных и у многих групп растений возникают особые подвижные клетки, в которых микротрубочки входят в состав фибриллярного аппарата *ресничек*, *жгутиков* или хвостовых нитей сперматозоидов. Из них состоят также осевые нити (аксонемы) псевдоподий солнечников (рис. 184). Микротрубочки принимают участие в построении центриолей и их производных (рис. 16). Алкалоид *колхицин* стехиометрически связывается с тубулином. Это приводит к распаду микротрубочек (например, в веретене деления, с. 39). Однако в ресничках они устойчивы к действию колхицина.

Микрофиламенты – волокна диаметром около 7 нм, состоящие из актина и других белков. По-видимому, они принимают участие в движении клеток и в создании токов цитоплазмы (с. 208). Их активность подавляется цитохалазином[1)].

В интерфазе рядом с ядром клетки в зоне цитоплазмы, свободной от ЭС и рибосом, лежат перпендикулярно друг другу два полых цилиндра длиной 3–5 мкм, каждый из которых состоит из 9 триплетов микротрубочек, располагающихся относительно друг друга наподобие крыльев ветряного колеса (рис. 16, 106). Эти органеллы называются **центриолями**, так как при делении клетки они находятся в центре полярных лучей (*звезды*) и функционируют как полюсы веретена (с. 37). В ходе каждого клеточного цикла центриоли удваиваются. При этом не происходит ни деления, ни контактного синтеза, когда, как при репликации ДНК (с. 37, рис. 8), новая структура формируется на имеющейся матрице. Микротрубочки новой центриоли образуются в цитоплазме на расстоянии около 100 нм от старой центриоли перпендикулярно к ней. Совершенно очевидно, что существующая центриоль оказывает какое-то формирующее влияние на возникающую копию. Однако каким образом осуществляется такая передача информации, пока неизвестно.

В средней части спермия, центриоли которого при оплодотворении переходят в яйцеклетку (см. у морского ежа, с. 40), их дистальный элемент служит одновременно и *базальным тельцем* жгутика (рис. 106). Все базальные тельца ресничек и жгутиков гомологичны центриолям и непосредственно выводятся из них. Это относится и к

[1)] В последние годы в клетках животных обнаружены так называемые промежуточные филаменты диаметром около 10 нм (виментиновые и др.), не разрушающиеся под действием цитохалазина и выполняющие преимущественно опорные функции. – *Прим. ред.*

центриолярным структурам чувствительных клеток (рис. 132, 146, 154). Так как все эти органеллы образуются друг из друга в результате прямого переноса информации, возникает вопрос о принципиальной возможности формирования центриолей или базальных телец de novo. В пользу этого говорит то, что при партеногенезе (у морского ежа, с. 48) в цитоплазме яйцеклетки, центриоли которой исчезают в процессе созревания, появляются вполне нормальные «замещающие центриоли», выполняющие функцию организаторов митотического веретена вместо центриолей сперматозоида. Присутствие в центриолях или в базальных тельцах ДНК достоверно не доказано, что также говорит против их облигатной авторепродукции. Удивительное совпадение числа микротрубочек в ресничках простейших и многоклеточных, в жгутиках животных и растений, в базальных тельцах и чувствительных клетках говорит в пользу *монофилетического* происхождения этих органелл. Только так может быть объяснена общая схема их строения, которая почти всегда соответствует формуле (9 + 2) или (9 + 0).

Основная функция центриолей связана с их способностью организовывать в непосредственной близости от себя сборку микротубулярных структур (в ходе размножения центриолей и формирования митотического веретена). Установлено, что микротрубочки непосредственно отходят от базальных телец. Пока еще не решен вопрос о том, принимают ли центриоли прямое участие в анафазном расхождении хромосом (с. 39), но базальные тельца, безусловно, необходимы для движения ресничек (с. 212).

Лизосомы представляют собой пузырьки, отделяющиеся от ЭС. В этом случае мембрана окружает скопление *литических ферментов*, которые высвобождаются при необходимости. Речь идет прежде всего о различных гидролазах, протеазах, липазах и фосфатазах. Ферменты лизосом могут переваривать не только отдельные составные части и включения клетки, но и всю ее целиком (автолиз), что наблюдается при метаморфозе (с. 155) или при «запрограммированной гибели клетки» в процессе органогенеза (с. 131).

Пероксисомами называются лизосомы, содержащие каталазу. Этот фермент восстанавливает H_2O_2 до $H_2O + 1/2\,O_2$. Другие оформленные включения в большинстве случаев свободно взвешены в цитоплазме. Это – продукты метаболизма: белковые кристаллы, жировые частицы или капли, желточные зерна, пигментные гранулы (меланосомы), а также экскреты, накапливающиеся внутри клетки (например, отливающий серебристым блеском гуанин в хроматофорах рыб и амфибий).

Клеточное ядро

Клеточное ядро окружено перинуклеарным пространством, связанным с ЭС. Возникающая таким образом *ядерная оболочка* состоит из наружной и внутренней элементарных мембран. Внутреннее пространство ядра сообщается с цитоплазмой многочисленными порами, что

делает возможным обмен веществ между ними. Очевидно, через поры выходят в цитоплазму и синтезированные в ядре молекулы РНК. Внутри пор в большинстве случаев имеются тонкие септы, отходящие от кольцевой структуры (*аннулюса*). Эти септы, как и аннулюсы, не являются постоянными структурами. Места расположения и размеры участков, связывающих ядро и цитоплазму, подвержены динамическим изменениям.

Внутренняя часть ядра в живой клетке, если не учитывать ядрышек, кажется оптически пустой. Это связано с тем, что постоянно присутствующие здесь в строго определенном количестве *хромосомы* (с. 27) в интерфазе (с. 35) представлены длинными тонкими нитями, диаметр которых меньше разрешающей способности светового микроскопа. После фиксации веществами, вызывающими свертывание белков, или в электронном микроскопе можно наблюдать распределенное в ядерном соке (*кариолимфе*) вещество хромосом. Этот *хроматин* представляет собой ДНК (с. 25), связанную с белками, среди которых различают основные (гистоны) и кислые (негистоновые белки). Кроме того, в хроматине в небольшом количестве имеется и ядерная РНК. Отдельные хромосомы (часто половые) или части хромосом (гетерохроматин) иногда заметны в интерфазе и при малом увеличении, так как после митоза сохраняют конденсированное состояние (с. 30). В виде клубка можно видеть и политенные гигантские хромосомы двукрылых (с. 31, рис. 11–14).

Ядрышко не отграничено от кариолимфы мембраной. Оно содержит РНК и белки – составные части будущих рибосом. Количество ядрышек определяется числом хромосомных сегментов, несущих гены рРНК. Единственное ядрышко, видимое в диплоидном ядре, является результатом слияния нескольких первичных ядрышек. Ядра ооцитов амфибий могут содержать более 1000 ядрышек (рис. 15). В этом случае они связаны с фрагментами ДНК, представляющими собой множественные копии повторяющихся последовательностей, кодирующих рРНК (с. 80).

Клеточные ядра в большинстве случаев имеют форму от шаровидной до уплощенно-яйцевидной. Крупные ядра высокополиплоидных клеток паутинных желез бабочек и макронуклеусы некоторых инфузорий (рис. 186) могут образовывать лопастные выросты или сильно вытягиваться в длину. Размеры ядер у разных видов животных весьма различны (от нескольких микрометров до 1 мм в диаметре). В пределах одного вида размер ядер может изменяться в зависимости от числа хромосом (гаплоидные и диплоидные ядра) и количества кариолимфы. Так, ядра сперматозоидов состоят почти целиком из плотно упакованных хромосом, а ядра ооцитов (зародышевые пузырьки) содержат очень много ядерного сока, достигая у лягушки 0,8 мм в диаметре.

Клетка в составе ткани

Одинаково дифференцированные клетки у многоклеточных образуют функциональные комплексы, называемые *тканями*. Эмбриональные еще недифференцированные клеточные скопления называются *бластемой*. В органах многоклеточных встречаются различные ткани. Мы не ставим целью детальное описание всего разнообразия их типов; интересующихся можно отослать к учебникам по *гистологии* (с. 487). В этом обзоре будут разобраны лишь основные типы тканей, встречающиеся во многих органах и широко распространенные у животных. Высокоспециализированные ткани – мышечная, нервная, а также входящие в состав органов чувств и желез – будут рассмотрены в главе «Физиология».

Эпителиальные ткани представляют собой у беспозвоночных однослойные (исключение – Chaetognatha), а у позвоночных в большинстве случаев многослойные пласты клеток, ограничивающие наружные поверхности или внутренние полости (рис. 5). Эпителиальные ткани часто выделяют на своей свободной поверхности кутикулу (например, у членистоногих, с. 379), а у основания – базальную мембрану (базальную пластинку) (рис. 1). Ресничный эпителий (с. 211) либо обеспечивает движение самого животного (у планарий, многих личиночных

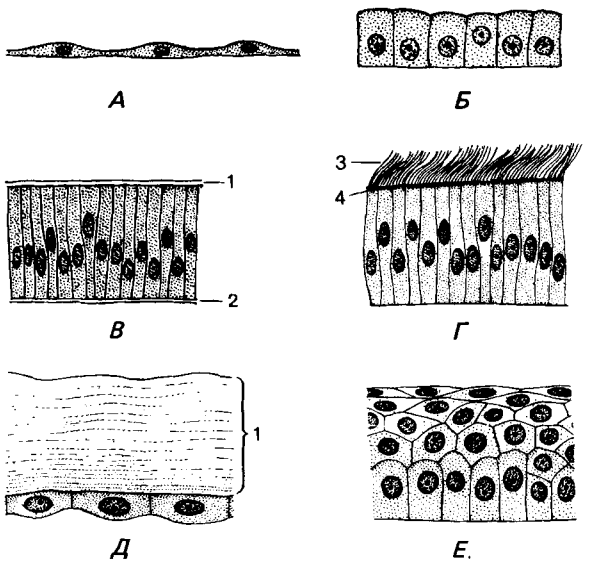


Рис. 5. Типы эпителия на срезах (схематизировано): *А–Д* – однослойный эпителий: *А* – плоский эпителий; *Б* – кубический эпителий; *В, Г* – цилиндрический эпителий; *Г* – ресничный эпителий; *Д* – эпителий с толстой кутикулой; *Е* – многослойный эпителий роговицы позвоночного с цилиндрическим нижним слоем и последующими слоями с возрастающей степенью уплощения. 1 – кутикула; 2 – базальная пластинка; 3 – реснички; 4 – базальные тельца ресничек

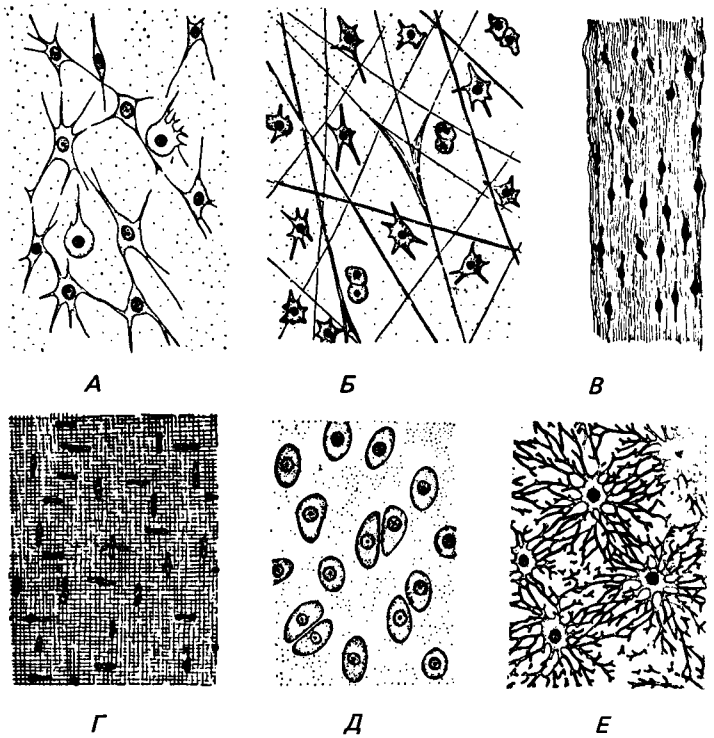


Рис. 6. Типы соединительной ткани (схематизировано): *А* – гомогенная студенистая ткань (из мезенхимы губки); *Б* – студенистая ткань с фибриллами (из зонтика медузы); *В* – волокнистая соединительная ткань с параллельными фибриллами (из сухожилия); *Г* – волокнистая соединительная ткань с переплетающимися фибриллами (из мезоглеи кораллового полипа); *Д* – хрящевая ткань позвоночного; *Е* – костная ткань млекопитающего

стадий), либо гонит жидкую среду (воду, служащую для дыхания, содержащую пищевые частицы и т. п.). Плоский эпителий, выстилающий целом, кровеносные капилляры и легочные альвеолы, называется *эндотелием*[1].

Соединительные ткани (рис. 6) благодаря особым механическим свойствам интенсивно развитого межклеточного вещества выполняют прежде всего опорную функцию. В самом простом виде, в *мезоглее* губок и кишечнополостных, веретеновидные или разветвленные клетки лежат в студенистом, содержащем гликопротеины (комплексы белков и полисахаридов) основном веществе. В результате формирования в межклеточном веществе фибрилл (из склеропротеинов, например, коллагена)

[1] Для плоского эпителия мезодермального происхождения, выстилающего целом, чаще используют термины мезотелий, или целотелий. – *Прим. ред.*

образуются *волокнистые соединительные ткани*. Их основное вещество формируется и обновляется *фибробластами* (эти клетки часто используются для получения культур ткани). Собственно скелетную функцию выполняют хрящ и кость. *Хрящевая ткань* встречается у позвоночных и, кроме того, в головной капсуле головоногих[1] (с. 410), где хрящевые клетки (хондроциты) в противоположность хондроцитам позвоночных образуют межклеточные контакты. Эластичное основное вещество хряща, имеющее консистенцию плотного студня, состоит прежде всего из мукополисахаридов (хондроитинсульфата) и обеспечивает обмен веществ обычно округленных хрящевых клеток; кровеносные сосуды в хрящевой ткани отсутствуют. *Костная ткань* позвоночных достигает значительной прочности благодаря отложению в органическом основном веществе минеральных солей, в первую очередь фосфата и карбоната кальция. Образующие кость клетки (*остеобласты*) соприкасаются друг с другом тонкими отростками. Они выделяют плотное вещество в виде пластинок, расположенных упорядоченно в соответствии с их кристаллической структурой. Кроме того, остеобласты располагаются вокруг приносящих кровеносных капилляров. Кость служит не только опорной тканью. Она принимает участие и в общем обмене минеральных веществ, играя при этом роль их постоянно действующего депо. Помимо этого в мозговом веществе трубчатых костей находятся стволовые клетки крови, образующие красные кровяные тельца (эритроциты).

[1] Хрящевая ткань, сходная с имеющейся у позвоночных, обнаружена также у брюхоногих моллюсков, сидячих многощетинковых червей и плеченогих. – *Прим. ред.*

3. Генетика и цитология

Природа и структура вещества наследственности

В 1869 г. Фридрих Мишер, современник Грегора Менделя, обнаружил в ядрах клеток гноя и сперматозоидов лосося новый класс органических соединений – *нуклеиновые кислоты*. Однако прошло почти 80 лет, пока биологи признали, что эти вещества являются носителями информации о генотипе, т. е. наследственной программы организма. Составной элемент гена называется *нуклеотидом*. Он включает остаток

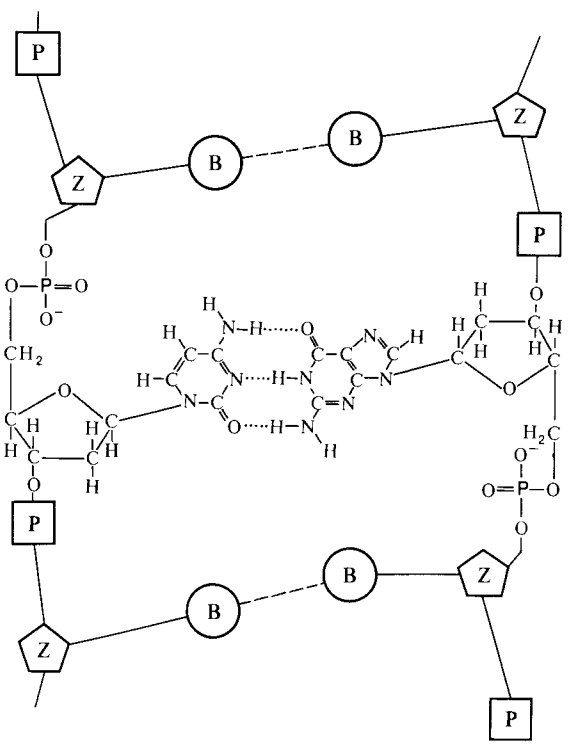
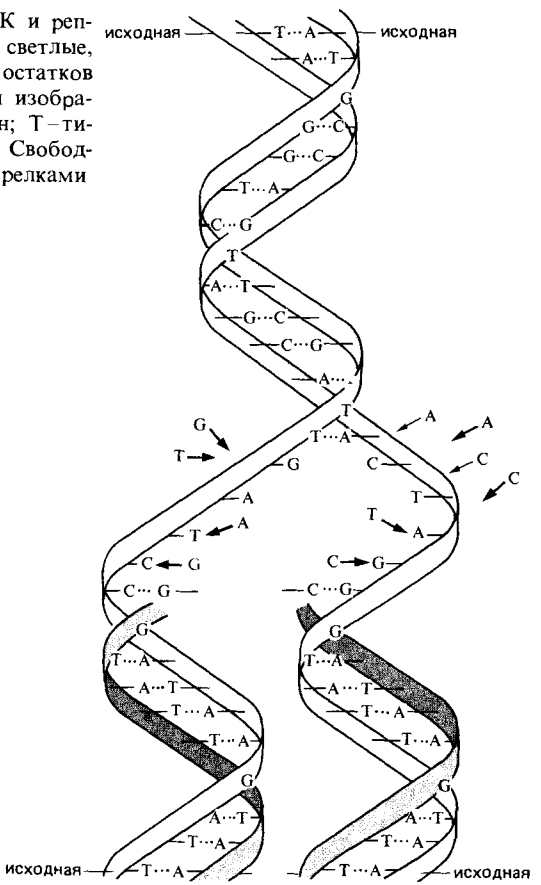


Рис. 7. Структура ДНК. Изображена только одна пара нуклеотидов, состоящая из цитозина и гуанина. P – фосфат; Z – сахар (дезоксирибоза); B – основание. Водородные связи изображены пунктиром

фосфорной кислоты, сахар дезоксирибозу и азотистое (пуриновое или пиримидиновое) основание (рис. 7). Отдельные нуклеотиды соединяются друг с другом фосфодиэфирными связями в длинные цепи (макромолекулы). Связанными с сахарами азотистыми основаниями являются два пурина – аденин (A) и гуанин (G) – и два пиримидина – тимин (T) и цитозин (C). Макромолекулярная цепь носит название *дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК)*.

Более тщательный анализ ДНК самых различных организмов показал, что количественное соотношение отдельных оснований в ее макромолекулах варьирует в широких пределах, но при этом сохраняется соотношение 1 : 1 между A и T, с одной стороны, и G и C – с другой. Рентгеноструктурный анализ и данные по возможности образования межмолекулярных связей позволили Уотсону и Крику создать в 1953 г. модель ДНК, справедливость которой была неоднократно подтверж-

Рис. 8. Двойная спираль ДНК и репликация. Исходные цепочки – светлые, новые – темные; цепочки из остатков сахара и фосфорной кислоты изображены в виде лент. A – аденин; T – тимин; C – цитозин; G – гуанин. Свободные нуклеотиды показаны стрелками



дена впоследствии. Две комплементарные противоположно направленные цепи ДНК спирально переплетаются. Они удерживаются между собой водородными связями между парами оснований А–Т и G–C (рис. 7, 8).

Эта *двойная спираль* отвечает всем требованиям, предъявляемым к веществу наследственности. Свободно выбирая и комбинируя четыре основания – «буквы» генетического кода, можно получить бесконечное разнообразие специфически построенных макромолекул. Несущий наследственную информацию ген содержит от нескольких сотен до тысячи составных элементов – пар нуклеотидов (с. 83). Благодаря этому каждый ген может отличаться по своему строению от любого другого. Это относится как к наследственным факторам в генотипе одного вида, где взаимодействуют десятки тысяч генов, так и к генетическим различиям примерно двух миллионов видов животных и растений, населяющих ныне Землю. Комплементарность оснований позволяет понять процесс удвоения вещества наследственности в клеточном цикле и при переходе от поколения к поколению (рис. 8).

Какие данные указывают на то, что ДНК представляет собой вещество наследственности? Прежде всего, эти молекулы встречаются в *ядрах* клеток всех живых существ[1)], а именно в *хромосомах*, которые, как показано, являются носителями генов. *Количество ДНК* у различно дифференцированных клеток тела (соматических клеток), как правило, одинаково. Это согласуется с постулатом об идентичности генетического состава всех клеток организма (с. 39). Исключение составляют полиплоидные и политенные клетки, содержание ДНК в которых соответствует степени их плоидности (политенности) (с. 32). Как и следует ожидать, в зрелых гаплоидных половых клетках количество ДНК составляет ровно половину от ее обычного количества у диплоидных соматических клеток. Известно также, что молекулы ДНК, если не учитывать их собственного удвоения, сохраняются неизменными. Они не строятся, не разрушаются и не перестраиваются, как углеводы, жиры, белки и цитоплазматические нуклеиновые кислоты, т. е. не «обновляются» в клетке. Однако наряду со стабильной ДНК в небольшом количестве (1–3%) имеется и используемая метаболическая ДНК, функции которой еще неизвестны.

Дальнейшие аргументы в пользу того, что веществом наследственности является ДНК, были получены на основании *изучения мутаций*: ультрафиолет (УФ) действует как вызывающий мутации (мутагенный) фактор. Максимальный их процент отмечается при длине волны 260 нм, соответствующей характерному максимуму поглощения чистого раствора ДНК. У микроорганизмов генные мутации могут быть также вызваны азотистой кислотой. Известно, что HNO_2 изменяет пуриновые и пиримидиновые основания; известно и то, как именно она влияет на них. Так, например, аденин дезаминируется, превращаясь в гипоксантин. Прямое влияние на структуру ДНК наблюдается и в том случае, если клетке вместо нормальных азотистых оснований предлагается 5-бромдезоксиуридин (5-БДУ). Это основание может замещать Т в парах А–Т. В результате обоих экспериментов изменяется способность к образованию пар в двойной спирали, что приводит к изменению состава оснований при репликации генов.

[1)] У прокариот, не имеющих ядра, ДНК располагается в особой области цитоплазмы. – *Прим. ред.*

Первые прямые доказательства того, что веществом наследственности является ДНК, приведены Эвери в 1944 г. Из определенных штаммов бактерии *Pneumococcus* была получена чистая ДНК, которую добавили к культуральной среде штаммов с другими генотипами. В результате отдельные клетки и полученные из них клоны приобрели наследственные свойства доноров ДНК. Это основано на том, что клетки захватывали чужие молекулы ДНК и встраивали их в собственный геном. В ходе такой *трансформации бактерий* могут передаваться гены, определяющие строение капсулы, обменные процессы, устойчивость к пенициллину и в целом вирулентность. При этом в качестве носителя генетической информации выступает только ДНК. Большое значение имеют также результаты, полученные вирусологами. Доказано, что при заражении бактериофагами в бактериальную клетку проникает только одна нитевидная молекула ДНК, а сложно устроенная белковая оболочка остается на поверхности бактерии. Поскольку внутри зараженной клетки образуются новые вирусы с характерными наследственными свойствами их белковых оболочек, понятно, что определяющая эти свойства наследственная информация заключена в ДНК. Современная молекулярная генетика располагает и другими данными, которые можно интерпретировать, лишь исходя из того, что в качестве генетического вещества выступает ДНК (или у некоторых вирусов РНК).

Хромосомы, митоз, оплодотворение, мейоз

Хромосомы

Макромолекулы ДНК образуют *хромосомы*. Это название означает, что речь идет об образованиях, окрашиваемых определенными (основными) красителями[1)]. Новые хромосомы в ходе клеточного цикла образуются только как копии уже имеющихся хромосом, выступающих при этом в роли матриц (с. 37). Если, например, при воздействии рентгеновскими лучами хромосома или ее фрагмент утрачиваются, восстановить их уже невозможно.

Отдельные хромосомы в клеточном ядре различаются по форме, размерам и функциональному значению (рис. 9, 34). Эту **теорию индивидуальности хромосом** Бовери выдвинул еще в 1888 г.

Зрелые гаметы содержат только один набор хромосом; их ядра

[1)] От греческого χρωμα – краска. – *Прим. ред.*

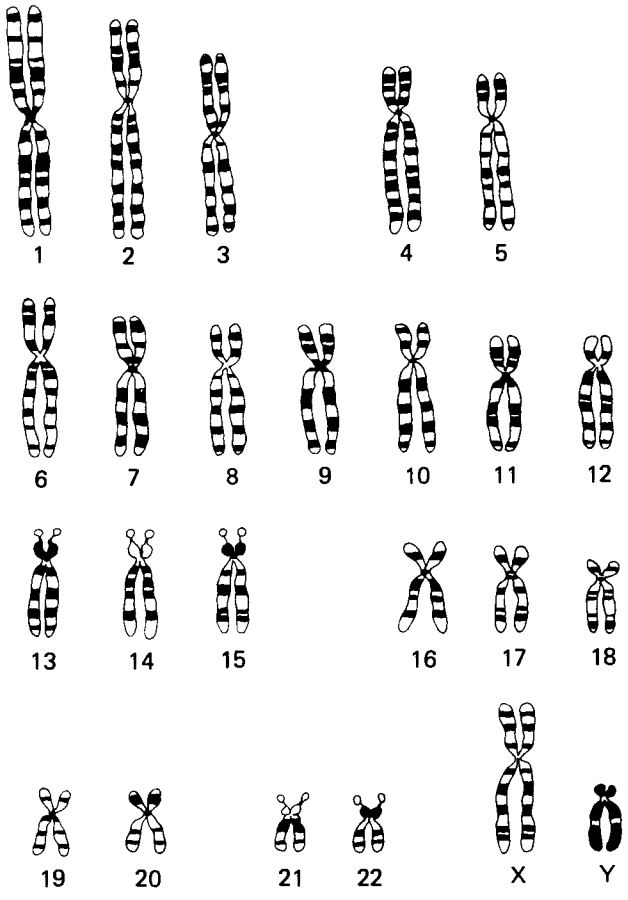


Рис. 9. Хромосомный набор человека: аутосомы 1–22 и X- и Y-хромосомы. Исчерченность после окрашивания по Гимза. Эти уже удвоившиеся метафазные хромосомы пока соединены друг с другом в области центромер (по Bigger et al.)

гаплоидны (n). В результате оплодотворения возникает двойной набор (с. 43), как правило, характерный и для всех образующихся из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) клеток, являющихся соответственно *диплоидными* (2n). Непосредственно перед созреванием гамет в результате мейоза (с. 43) происходит уменьшение числа хромосом от 2n до n.

Число хромосом, как правило, является видоспецифичным. Оно варьирует в очень широких пределах: у карликового оленя мунтжака 2n = 6, у мухи *Drosophila melanogaster* 2n = 8 (рис. 34, 51), у тритонов рода *Triturus* 2n = 24 (рис. 23), у мыши 2n = 40, у человека 2n = 46 (рис. 9), у человекообразных обезьян 2n = 48, у козы 2n = 60, у камчатского краба *Paralithodes* 2n = 208! Между числом хромосом и уровнем организации нет прямой зависимости, так как небольшое количество крупных хромосом может содержать такое же количество генов, как и множество мелких хромосом.

Постоянство числа хромосом не всегда характерно для всех органов одного и того же организма. В особо специализированных клетках хромосомы могут удваиваться и под интактной ядерной мембраной. Этот процесс носит название *эндомитоза*. Таким образом, диплоидное (2n) ядро превращается в тетраплоидное (4n). В результате последующих эндомитозов может быть достигнута еще более высокая степень плоидности. Так как объем ядра зависит от числа хромосом, эндомитоз приводит к закономерному увеличению его размеров. Полиплоидными являются, например, ядра клеток печени позвоночных или некоторые ядра в клетках желез насекомых. Наблюдаемая иногда внутривидовая изменчивость числа хромосом (например, у мелких млекопитающих) рассматривается как случай полиморфизма.

Морфологию хромосом определяет, с одной стороны, положение *первичной перетяжки*, называемой также *центромерой* и служащей местом прикрепления нитей веретена (рис. 10), а с другой стороны, длина находящихся по обе стороны от центромеры плеч хромосомы. Центромера может располагаться на самом конце хромосомы или в непосредственной близости от него (*телоцентрические* и *акроцентрические хромосомы*) или лежать приблизительно посередине хромосомы (*метацентрические хромосомы*) (рис. 9). В центральной части центро-

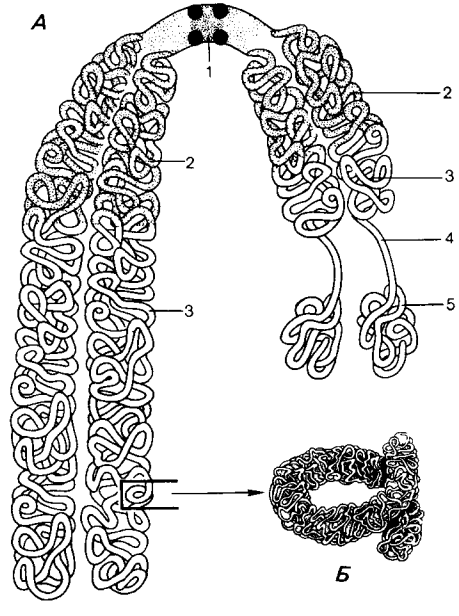


Рис. 10. Частично гипотетическая схема метафазной хромосомы. *А*: 1–центромера с кинетохором; 2–гетерохроматин (тип спирализации хроматид вряд ли соответствует действительности); 3–эухроматин со спирализованными хроматидами (первичная спирализация); 4–вторичная перетяжка со спутником (5). *Б*–фрагмент с более тонкими витками второго порядка (сверхспирализация) (частично по Lima di Faria, DuPraw)

меры находятся *кинетохоры* (рис. 10,*А*), к которым во время митоза (с. 35) прикрепляются микротрубочки нитей веретена. У некоторых хромосом имеются вторичные перетяжки, в которых часто локализуются *повторяющиеся генные последовательности* (с. 86), кодирующие рРНК. Эти рРНК вместе с белками накапливаются в ядрышке. Таким образом, вторичные перетяжки функционируют как *ядрышковые организаторы*. Короткие хромосомные сегменты, отходящие от вторичных перетяжек, носят название *спутников* (*сателлитов*). Они характерны, например, для хромосом 13–15, 21 и 22 человека (рис. 9).

Во многих хромосомах можно выделить два типа хроматина. *Эухроматин* является основным носителем представленных в большинстве случаев в простой форме структурных генов (с. 85). В интерфазе (с. 35) эухроматин находится в «диффузном» состоянии, т. е. образует невидимые в световом микроскопе фибриллы (деспирализован). *Гетерохроматин* в большинстве случаев заметен и в интерфазе, поскольку остается в «конденсированном» состоянии; он реплицируется, как правило, позже эухроматина и содержит очень мало кодирующих белки структурных генов, ответственных за те или иные признаки, а иногда вообще их не содержит. Однако в гетерохроматине, например, в области вторичных перетяжек и в других участках (по обе стороны от центромеры, рис. 34) присутствуют повторяющиеся последовательности, функции которых наряду с образованием рРНК заключаются, возможно, в поддержании целостности хромосом. Определенные методы обработки (например, флуоресцентным веществом акрихином или красителем Гимза) позволяют выявить характерную для каждой хромосомы поперечную исчерченность, т. е. продольную дифференциацию (рис. 9). Флуоресцентное окрашивание пригодно не только для метафазных хромосом, но позволяет выявлять Y-хромосомы человека и в интерфазных ядрах (например, в клетках амниотической жидкости и головках сперматозоидов). В метафазе митоза плечи хромосом (хроматиды) удваиваются и остаются связанными друг с другом только центромерой (рис. 9, 10, 16).

Ультраструктура хромосом, несмотря на применение электронного микроскопа, выяснена еще недостаточно. Однако появляется все больше доказательств того, что каждая хроматида в норме представлена *единственной* сложно упакованной фибриллой. Участки, где ее петли внутри хроматид образуют узловидные структуры, называются *хромомерами*. Хромомеры отчетливо видны прежде всего в профазе мейоза (рис. 21). Они определяют видоспецифичную продольную дифференциацию хромосом и образуют диски в гигантских хромосомах (рис. 11, 14). Вполне вероятно, что каждая хроматида состоит из одной двойной спирали ДНК. В пользу такой «однонитчатости» (*мононемии*) говорят хромосомы типа ламповых щеток (рис. 15), изучение мутаций и полуконсервативная репликация ДНК (с. 38).

Можно рассчитать длину двойной спирали ДНК в хромосоме и сопоставить ее с длиной последней. Если общая длина молекулы ДНК в

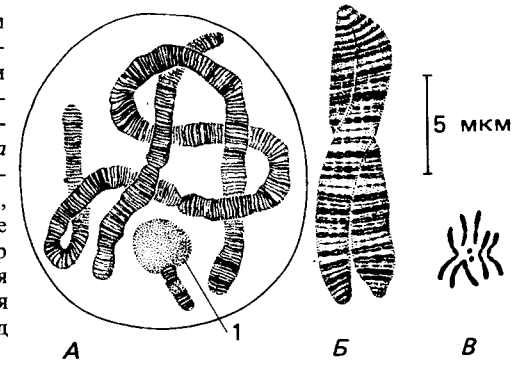


Рис. 11. Гигантские хромосомы в клетках слюнных желез двукрылых. *А* – хромосомы личинки *Chironomus:* 1 – ядрышко. *Б* – самая мелкая пара хромосом из клетки слюнной железы *Drosophila melanogaster*. В большинстве случаев гомологи соединены так, что граница между ними не видна. *В* – хромосомный набор *D. melanogaster* во время деления ядра. Хромосома, изображенная на рис. 11,*Б*, здесь имеет вид точки (по Bridges)

средней по размерам хромосоме человека достигает примерно 4 см, то суммарная длина этих молекул в диплоидном наборе составит около 170 см. Метафазная хромосома длиной несколько микрометров возникает в результате упаковки (спирализации и сверхспирализации) ДНК, приводящей к примерно 5000-кратному укорочению всей структуры. Это означает, что в минимальном хромосомном объеме может заключаться огромное количество генетической информации.

В электронном микроскопе различимы *фибриллы хроматина*, являющиеся элементарными структурами хроматид. На поперечном срезе плеча хромосомы обнаруживается до 100 таких фибрилл (толщиной от 10 до 40 нм). Часть этих фибрилл составляет собственно двойная спираль ДНК диаметром около 2 нм, остальная их масса приходится на белки и небольшое количество РНК.

Особое значение имеют основные белки – гистоны. Они объединены в октамеры – так называемые *нуклеосомы*, создающие основу, вокруг которой закручивается ДНК. В противоположность прежним представлениям ДНК прилегает к нуклеосомам снаружи. Кроме того, хроматин содержит нейтральные или кислые негистоновые белки, возможно, участвующие в контроле генной активности, а также различные ферменты – в частности ДНК- и РНК-полимеразы, лигазы, эндонуклеазы и т. д., необходимые для репликации (с. 25) и транскрипции (с. 80).

Особенно удобно изучать строение и функцию наследственного вещества на **гигантских хромосомах**, встречающихся в клеточных ядрах **личинок двукрылых** (мух и комаров). Максимальной величины они достигают в *слюнных железах*, где их структура наиболее четко выражена (рис. 11–14). Однако они встречаются и в мальпигиевых сосудах, в жировом теле и в питающих клетках яичников. Гигантские хромосомы обнаружены также в макронуклеусах некоторых инфузорий, у ногохвосток (насекомые) и в семязачатке фасоли. Такие хромосомы возникают в результате *особого типа эндомитоза* (с. 29), при котором хроматиды последовательно многократно удваиваются, но продолжают вплотную прилегать друг к другу, не образуя самостоятельных хро-

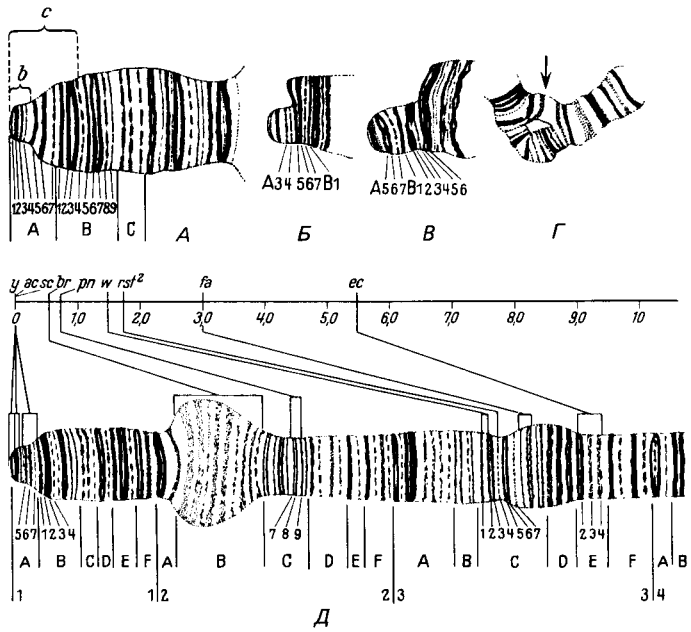


Рис. 12. Диски в Х-хромосоме *Drosophila melanogaster*. *А* – концы хромосомы с группами дисков: А 1–7: В 1–9 и и т.д. Фигурными скобками отмечены размеры нехваток, указанных на *Б* и *В*. *Б* и *В* – гетерозиготность по концевым нехваткам (deficiences) разных размеров; *Г* – гетерозиготность по нехватке (стрелка) в средней части хромосомы. *Д*. Вверху – определение с помощью опытов по кроссинговеру последовательности генов; *y – ec* гены разделены расстоянием 5,5 морганид (с.61). Внизу – идентификация отдельных локусов генетической карты с определенными дисками хромосомы слюнных желез; расстояния между генами, полученные по частотам рекомбинации (с. 60), не соответствуют расстояниям на хромосоме

мосом. Таким образом возникают многонитчатые (политенные) пучки. *Степень политенности* может доходить до 16 000 хроматид; это объясняет необычно большой диаметр гигантских хромосом. Так как хроматиды в ядре свернуты слабее, чем в метафазной хромосоме, длина такой структуры больше примерно в 100 раз (рис. 11, *Б*, *В*). Богатые ДНК хромомеры (с. 30) в пучке хроматид тесно примыкают друг к другу, образуя интенсивно окрашивающиеся *поперечные диски*, разделяющиеся слабо красящимися *междисковыми промежутками*. В целом возникает видоспецифичная картина, характеризующая непериодическую продольную дифференциацию хромосомы. У многих двукрылых имеется гаплоидное число (n) гигантских хромосом, так как не разделенные в эмбриональном состоянии гомологичные материнские и отцовские хромосомы попарно прилегают друг к другу (рис. 11, 13).

Исследования гигантских хромосом важны во многих отношениях. Высокодифференцированная в продольном направлении их структура дает адекватную и четкую основу для учения о *линейном расположении генов* в определенных участках (локусах) хромосом (рис. 12). Количество дисков, доходящее у *Drosophila melanogaster* до 5000, в общем совпадает с минимальным числом структурных генов, выявляемым при изучении мутаций. Диск с прилежащим к нему междисковым промежутком, по-видимому, образует функциональную единицу, хотя вопрос о месте локализации структурных генов и возможных контрольных факторов остается спорным (с. 89). На гигантских хромосомах продемонстрированы разнообразнейшие *мутации*, изменяющие их структуру (с. 69). Предположения генетиков, высказанные задолго до открытия хромосом слюнных желез, исходя из классических экспериментов по скрещиванию и отбору и на основе теоретических предпосылок, теперь подтверждаются микроскопически. В участках предполагаемой утраты (нехватки) гена действительно отсутствуют диски, там же, где постулировалось его удвоение (дупликация), диски удвоены. Если порядок генов в определенном участке хромосомы нарушается, это также обнаруживается по распределению дисков (рис. 13). Аналогичным образом могут быть выявлены и транслокации[1)] фрагментов хромосом.

Большое значение имеет возможность доказательства *эволюционных процессов*. В диких популяциях видов дрозофил отмечены многочисленные структурные типы гомологичных гигантских хромосом, различающиеся расположением дисков. Это разнообразие связано с инверсиями. Как показано на рис. 13, можно построить «эволюционные деревья»

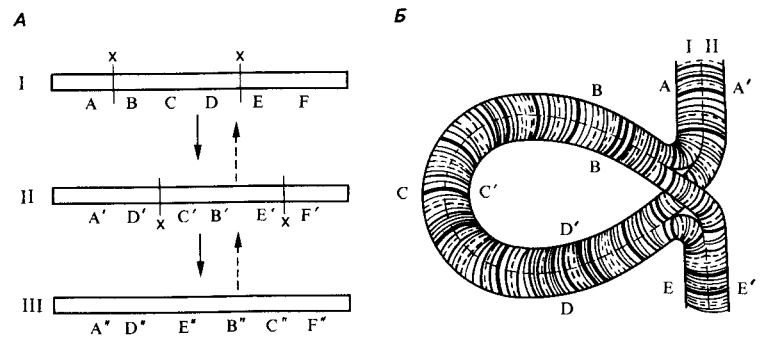


Рис. 13. Инверсии у двукрылых. *А* – одиночные инверсии поэтапно дают переходы I→II→III, III→II→I или I←II→III; одноэтапный переход от I к III требует очень маловероятной двойной инверсии: х – места разрывов при инверсиях, ведущих к преобразованию I→II→III. *Б* – у особей, гетерозиготных по расположению инверсий (I против II), возникают петли, так как конъюгировать могут только гомологичные локусы (с одинаковой исчерченностью), например, В с В′

[1)] Т.е. переносы фрагмента одной хромосомы в другую. – *Прим. ред.*

типов инверсий, позволяющие судить о том, какие структурные типы возникают из других в результате единичного мутационного события и какие связаны друг с другом через промежуточные стадии.

Гигантские хромосомы используются и при исследовании *генной активности*. На определенных стадиях развития некоторые диски теряют свои четкие очертания. Соответствующие участки вздуваются, образуя *пуфы* (рис. 14). Позже пуф может снова исчезнуть, в то время как «пуфированию» подвергаются другие диски. Доказано, что в области пуфа генетическое вещество (ДНК) активируется, что приводит к синтезу рибонуклеиновой кислоты (РНК) (с. 80), накапливающейся вокруг пуфа. Транскрибируемые с разных пуфов молекулы РНК различаются по составу оснований. Пуфы, характерные для ранних стадий метаморфоза, могут быть преждевременно индуцированы, например, гормоном метаморфоза *экдизоном* (с. 157). В ходе онтогенеза пуфы появляются и исчезают в строго определенной последовательности, причем в разных клеточных системах пуфируются различные диски. Такая специфичная для стадий развития и типов клеток динамика указывает на то, что активность генов в развивающемся организме контролируется путем их своевременного «включения» и «выключения» (с. 89). Индукторами при этом могут служить гормоны.

Хромосомы типа ламповых щеток представляют собой гигантские хромосомы (длиной до 1 мм) с особым характером активности. Эти хромосомы встречаются в *ядрах ооцитов* позвоночных (рис. 15) и в сперматоцитах дрозофилы. Правда, в последнем случае такое строение имеет только необходимая для нормального развития спермиев Y-хромосома (с. 65). Структура ламповой щетки характерна для *диплотены* (с. 46) профазы мейоза. На этой стадии, длящейся у тритонов (*Triturus*) до 200 дней, спаренные гомологичные хромосомы соединяются друг с

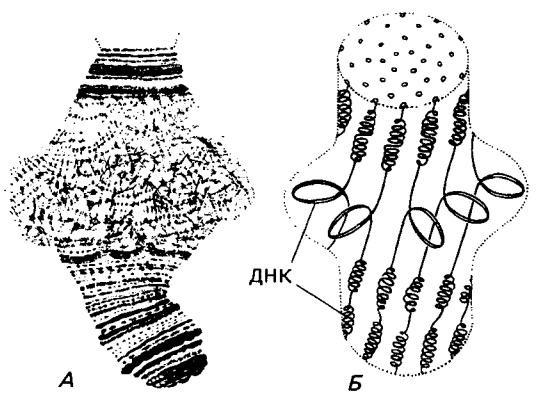


Рис. 14. Образование пуфов. *А* – у комара *Rhynchosciara* (по Breuer, Pavan). *Б* – схема пуфа, на которой показано разрыхление вещества хромомеры (по Karlson)

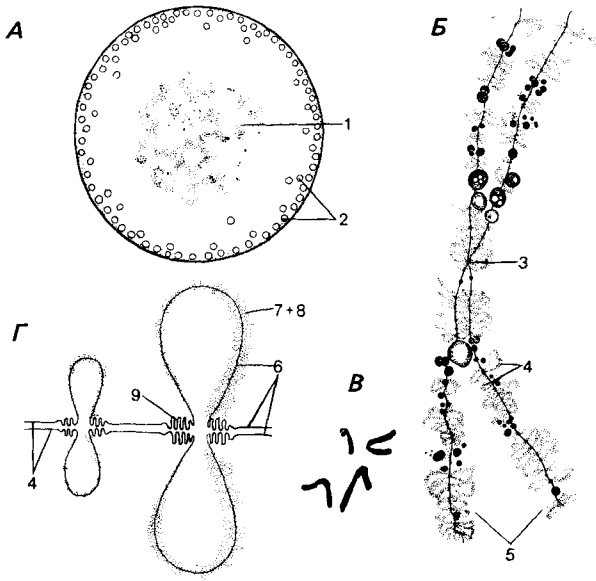


Рис. 15. Хромосома типа ламповой щетки (1) *Triturus cristatus*. *А* – в ядре (зародышевом пузырьке) ооцита с многочисленными ядрышками (2). *Б* – фрагмент стадии конъюгации двух гомологичных хромосом: 3 – хиазма; 5 – гомологичные нити; 4 – сестринские нити. *В* – хромосомы из клеток тела при том же увеличении, что и *Б*. *Г* – схема возможной структуры: 6 – ДНК в виде тонкой цепочки, окруженной петлями РНК (7) и белка (8); 9 – хромомероподобные узлы (*А* – *В* по Callan, *Г* по разным авторам)

другом только хиазмами (с. 47) (рис. 15,*Б*). От хроматид отходят петли, похожие на щетину ламповых щеток. Эти петли, как и диски политенных хромосом, имеют непериодичное видоспецифичное распределение. В диплоидном наборе *Triturus* образуется примерно 10 000 петель. В вытянутом состоянии вся ДНК ядра достигает здесь длины 1400 см. В петлях транскрибируется ДНК (с. 80) и образуется РНК, с которой связываются белки. Таким образом созревающая яйцеклетка обеспечивается материалом для многочисленных ядрышек и, следовательно, рибосом. Кроме того, одновременно синтезируется мРНК, необходимая для синтеза белков после оплодотворения (с. 111).

Митоз

Когда клетка готовится к делению, в микроскопе прежде всего заметны изменения *интерфазного ядра*. Во внутреннем его пространстве, которое до этого казалось либо оптически пустым, либо содержащим мелкие гранулы хроматина (рис. 1), становятся видимыми еще вытянутые в длину хромосомы. На этой стадии, называемой *профазой*

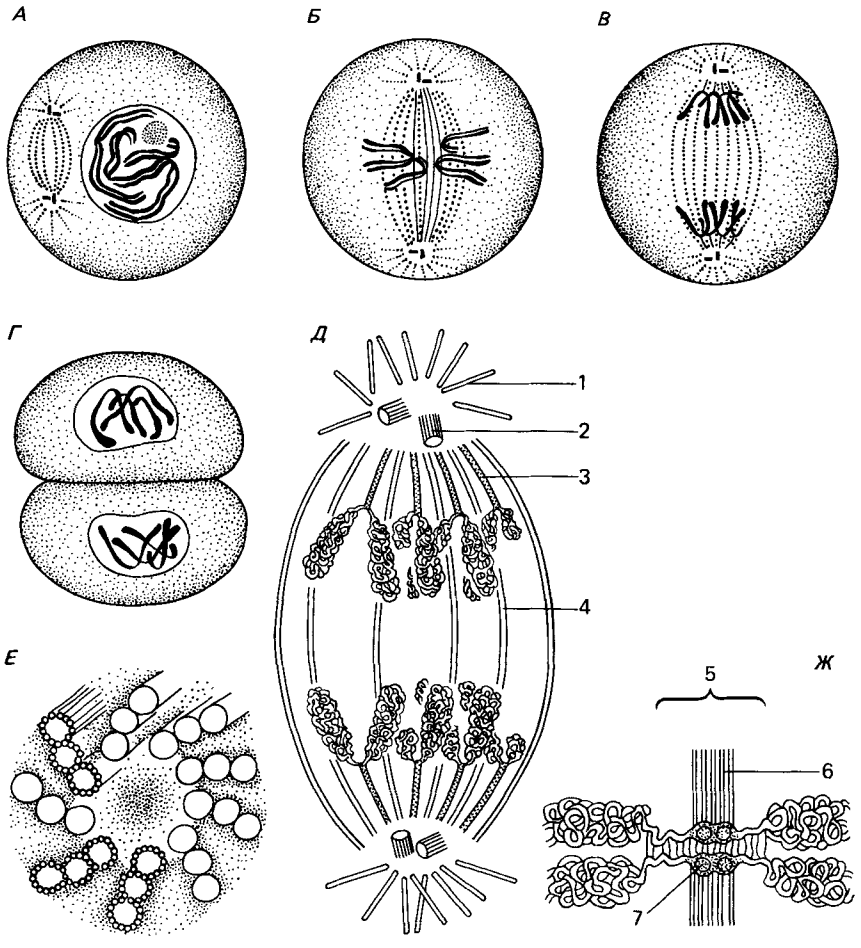


Рис. 16. Митоз (полусхематично). *А* – профаза. Внутри ядерной оболочки четыре хромосомы с двумя хроматидами каждая и ядрышко; в цитоплазме аппарат веретена. *Б* – метафаза. Хромосомы сильнее конденсированы и находятся в экваториальной плоскости. *В* – поздняя анафаза. *Г* – телофаза. *Д* – анафазные структуры; плечи хромосом из одной хроматиды. 1 – звезда; 2 – центриоль; 3 – хромосомные нити веретена; 4 – непрерывные нити. *Е* – центриоль с девятью триплетами микротрубочек. *Ж* – метафаза: детальное строение центромерной области (5), прикрепление микротрубочек (6) к кинетохору (7) (*Д* – Ж частично по DuPraw)

(рис. 16, *А*), они уже удвоены, причем сестринские хроматиды удерживаются вместе с помощью центромер. Также удвоившиеся центросомы с парами центриолей расходятся в разные стороны. Одновременно возникает *ахроматиновый аппарат*, образованный отходящими от центросом полярными лучами (звезда) и веретеном. Когда центросомы подходят к полюсам, ядерная оболочка фрагментируется[1)], а ядрышко исчезает. Затем следует ранняя *метафаза*. Хромосомы сильно укорачиваются и располагаются в срединной плоскости веретена, образуя *экваториальную пластинку*. *Анафаза* начинается расхождением центромер; в конечном итоге оба набора сестринских хромосом идут к противоположным полюсам веретена, где образуют плотные скопления. В *телофазе*, по-видимому, из элементов ЭС (с. 15) образуются новые ядерные оболочки. Хромосомы удлиняются и утоньшаются, в конце концов достигая интерфазного состояния. В ядре формируется новое ядрышко. Во время анафазы начинается и *деление цитоплазмы* – клеточная мембрана образует кольцевидное впячивание, идущее от периферии к экватору веретена. Таким образом разделяются две дочерние клетки.

Отдельные периоды интерфазы представлены на рис. 17. Во время S-периода происходит *репликация ДНК*. Для этого двойная спираль прежде всего расплетается в результате разрыва водородных мостиков (рис. 8). Затем к каждой из отдельных цепей подходят свободные нуклеотиды, которые полимеризуются с участием ДНК-полимераз и лигаз (с. 31), образуя новые цепи. Так как при этом сохраняется

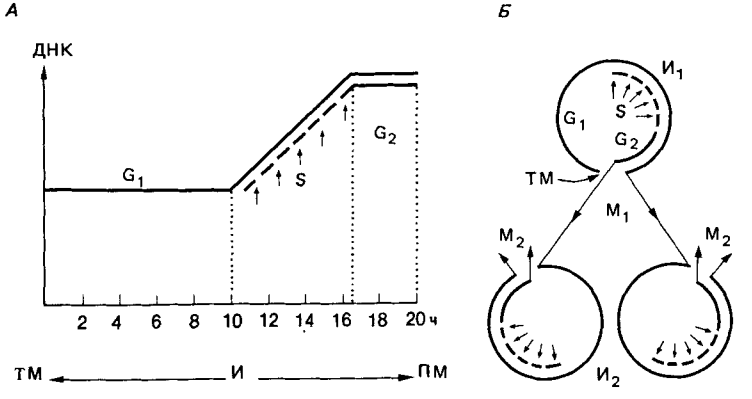


Рис. 17. Репликация ДНК. *А* – удвоение количества ДНК (по оси ординат) в интерфазе(И); по оси абсцисс – продолжительность фаз (в часах) для клеток млекопитающих in vitro; G_1 – пресинтетический период, S – период синтеза, G_2 – постсинтетический период, ТМ – телофаза предшествующего митоза, ПМ – профаза следующего митоза. *Б* – стадии митотического цикла; $И_1$ – интерфаза материнской клетки; $И_2$ – интерфаза дочерних клеток; $М_1$ – первый митоз; $М_2$ – начало второго митоза

[1)] У многих простейших при митозе ядерная оболочка не разрушается. – *Прим. ред.*

правило комплементарности (с. 26) A–T и G–C, возникают две сестринские двойные спирали с идентичной генспецифичной последовательностью оснований, соответствующие по молекулярному строению «материнской» двойной спирали. При удвоении ДНК (рис. 8) в дочерней молекуле синтезирована заново только одна цепь, а другая унаследована от материнской хроматиды и сохраняется при дальнейших делениях ядра. Такой способ репликации называют **полуконсервативным**. Его можно продемонстрировать, пометив азотистые основания изотопами.

В зависимости от организма и стадии его развития митотические циклы имеют разную *продолжительность*. Особенно быстро идут деления ядер во время дробления зиготы. При этом у *Drosophila melanogaster* при 25 °C за час проходит семь митозов, у *Triturus* при 18 °C – один. На более поздних стадиях интерфаза может длиться сутками. Однако в культурах фибробластов она продолжается «лишь» 12–20 ч (рис. 17). Метафаза и анафаза обычно требуют не более нескольких минут. Хромосомы движутся от экваториальной плоскости к полюсам со скоростью 1–4 мкм/мин. Это соответствует скорости других движений цитоплазмы, например при образовании псевдоподий у амебы (с. 207).

Механика митоза требует взаимодействия с хромосомами центросом и веретена. *Центросомы* образуют полюса последнего, причем их центриоли индуцируют формирование из *микротрубочек* его самого и *звезды* (с. 17). Биполярное веретено обусловливает расположение хромосом в экваториальной плоскости и необходимо для анафазного движения.

В яйцеклетках можно нарушить деление центросомы встряхиванием, воздействием низких температур или химических веществ; при этом иногда образуется *монастер*, т. е. однополюсный ахроматиновый аппарат. Цикл изменения формы хромосом протекает при этом типичным образом. Они достигают стадии метафазы, но располагаются беспорядочно. Сестринские хромосомы разделяются *автономно* и (без участия веретена) отходят на небольшое расстояние друг от друга. Распределение их между сестринскими ядрами нарушается, и в телофазе либо все хромосомы оказываются в одном, полиплоидном, ядре, либо возникают многочисленные мелкие ядра (*кариомеры*), каждое из которых содержит хроматин одной или нескольких хромосом. Бывает и так, что в яйцеклетках образуется ахроматиновый аппарат, не связанный с хромосомами. Такие *цитастеры* осуществляют автономные циклы клеточных делений, причем в результате нормального образования мембран отделяются безъядерные бластомеры (с. 123).

Центромера выполняет двойную функцию (рис. 16). Фибриллы хроматина удерживают вместе сестринские хроматиды до начала анафазы, а *кинетохоры* обеспечивают контакт с *хромосомными нитями веретена*.

Хромосомы или их фрагменты, утратившие центромеры в результате рентгеновского облучения, остаются в экваториальной области, так как не могут образовать связь с веретеном. Эти хромосомы рано или поздно разрушаются. Результатом утраты наследственного вещества часто

оказываются неспособность дочерних клеток к делению и их нежизнеспособность. Этим объясняется лучевое поражение здоровых клеток и специально применяемое разрушение интенсивно делящихся раковых клеток при лучевой терапии.

О механизмах, приводящих к *автономному разделению* центромер и к не зависящему от веретена начальному расхождению хромосом, ничего не известно. *Механика анафазного движения* понята в настоящее время лишь частично. Несомненно, во всяком случае, что в этом процессе принимают участие *микротрубочки хромосомных нитей веретена*, соединяющиеся с кинетохорами. Аналогичные пучки микротрубочек образуют *непрерывные нити веретена* (рис. 16), идущие от полюса к полюсу и сохраняющиеся до конца анафазы. Классическая «теория тянущих нитей», согласно которой прикрепляющиеся к хромосомам нити веретена сокращаются и подтягивают хромосомы к полюсам, сегодня должна быть модифицирована. Действительно, эти нити в ходе анафазы укорачиваются, однако диаметр пучков микротрубочек одновременно не увеличивается. Создается впечатление, что микротрубочки распадаются на мономеры (рис. 4) в месте своего контакта с цитоплазмой центросомы. Собственно *механизм движения*, как и при мышечном сокращении (с. 215), очевидно, основан на том, что филаменты (в данном случае микротрубочки) скользят друг относительно друга. При этом связанные с хромосомами микротрубочки веретена могут использовать его непрерывные нити как партнеров по скольжению. Если разрушить микротрубочки колхицином (с. 18), анафазное движение хромосом немедленно прекратится. Поскольку разделение хромосом на хроматиды при этом происходит как обычно, но они не расходятся, возникают «полиплоидные ядра». Этот метод полиплоидизации применяется в растениеводстве.

Условия, побуждающие клетку к делению, известны не до конца. Клетки простейших, как и клетки многоклеточных в культурах тканей, дорастают до определенного размера, задаваемого, возможно, соотношением их поверхности и объема и оптимальным ядерно-цитоплазматическим отношением. Затем клетка делится и начинается рост дочерних клеток. У амеб ежедневное удаление части цитоплазмы может задержать деление. При этом клетка иногда живет более 100 дней, в то время как неоперированные животные делятся примерно через день.

У всех эукариот митоз протекает по одной и той же универсальной схеме, что говорит о его однократном возникновении в ходе эволюции и, следовательно, о *монофилетическом* происхождении этих организмов. Описанный механизм обеспечивает **эквивалентное распределение наследственного вещества** в ряду клеток и поколений.

Оплодотворение

При оплодотворении всегда сливаются два ядра, а в большинстве случаев и две целые клетки. Такие клетки (*гаметы*) у простейших могут

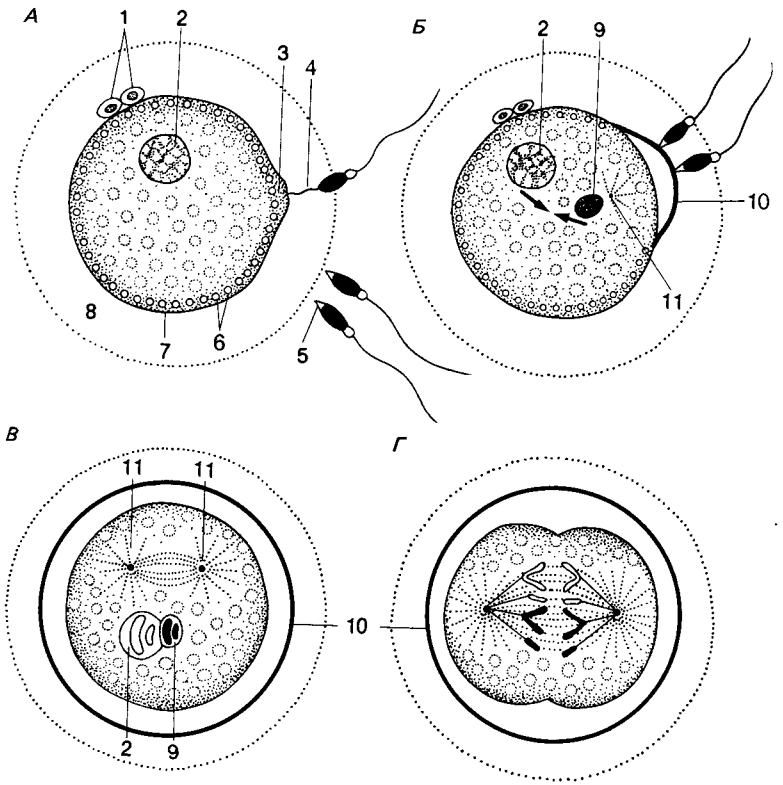


Рис. 18. Схема оплодотворения у иглокожих. *А* – контакт сперматозоида со зрелой яйцеклеткой; 1 – полярные тельца; 2 – женский пронуклеус; 3 воспринимающий бугорок; 4 – акросомная нить; 5 – акросома сперматозоида; 6 кортикальные гранулы; 7 – желточная мембрана; 8 – студенистое вещество. *Б* после вхождения сперматозоида. Головка сперматозоида превращается в мужской пронуклеус (9); центросома (11) происходит из средней части сперматозоида; после растворения кортикальных гранул образуется мембрана оплодотворения (10), стрелки показывают направление перемещения пронуклеусов. *В* слияние ядер (кариогамия). Центросома поделилась (11), образовались звезда и веретено. Мембрана оплодотворения образована полностью. *Г* – анафаза первого деления дробления (изображены только две пары хромосом)

быть морфологически одинаковыми (*изогамия*, с. 106) или различными (*анизогамия*). Однако и при изогамии между гаметами имеются физиологические различия. У многоклеточных половые клетки всегда различаются. Женская гамета, **яйцеклетка** (рис. 18), кроме ядра содержит большое количество цитоплазмы со всеми ее структурами и органеллами (с. 15), в которой обычно находится много питательных веществ. Этот запас желтка используется при построении тела за-

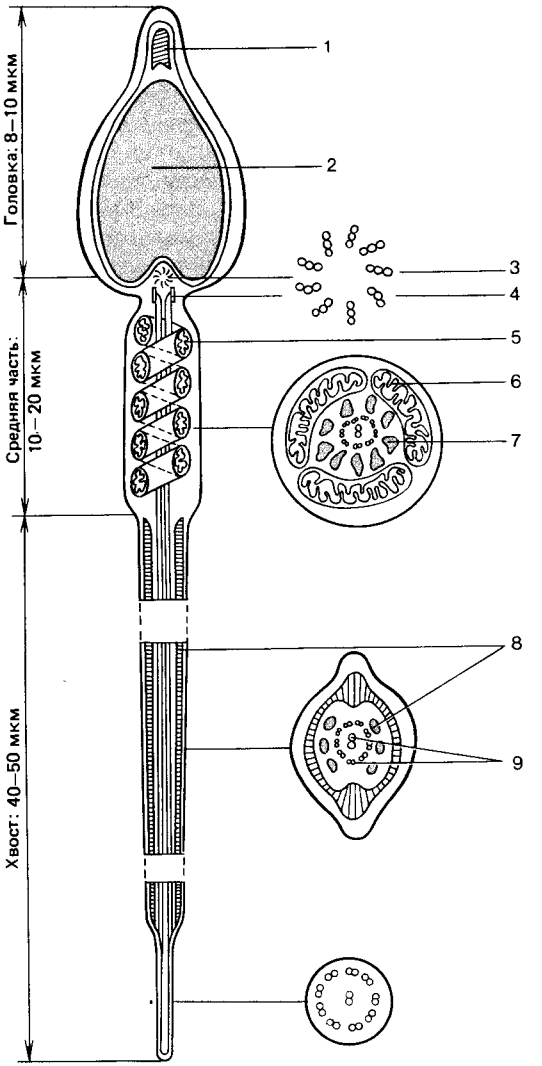


Рис. 19. Схема строения сперматозоида млекопитающих с головкой, средней частью и хвостом. Поперечные срезы (справа) относятся к соответствующим областям. 1 – акросома; 2 ядро; 3 – проксимальная центриоль с девятью триплетами микротрубочек (ср. рис. 16,*Е*); 4 – так же устроенная, но располагающаяся перпендикулярно к проксимальной дистальная центриоль; 5 спиральная митохондрия; 6 митохондрия; 7 – наружные фибриллы; 8 белковый чехол; 9 – внутренние микротрубочки со схемой строения 9 + 2, как в концевой части (по Fowcett, Burgos)

родыша. Мужская гамета, т.е. **сперматозоид**, или **спермий** (рис. 19),– высокодифференцированная для движения клетка. Она состоит из головки, содержащей ядро с плотно упакованными хромосомами. К этой ядерной части примыкает в виде наконечника *акросома*, играющая особую роль при оплодотворении. За головкой следуют *средняя часть* и *хвост*. В *средней части* располагаются одна или две центриоли и митохондрии. Двигательный аппарат хвоста построен по типичной для жгутиков и ресничек схеме 9 + 2 (с. 210, рис. 19). В центриолях имеются только девять периферических групп микротрубочек (рис. 16). При оплодотворении (рис. 18) в ооплазму часто внедряются только головка и средняя часть сперматозоида, а хвост отбрасывается. Ядро сперматозоида в цитоплазме яйцеклетки набухает и превращается в отцовский пронуклеус, который сливается с материнским пронуклеусом и образует ядро зиготы – синкарион. Эта кариогамия становится возможной в результате активного движения обоих пронуклеусов друг к другу. В большинстве случаев непосредственно за **оплодотворением** начинается дробление (рис. 18, *Г*), причем веретено формируют центриоли сперматозоида.

Процесс оплодотворения требует взаимодействия многочисленных веществ и структур. Яйцеклетка выделяет *фертилизины* – гликопротеины с молекулярной массой около 300 000. Очевидно, в их число входят различные активные вещества. Фертилизины, с одной стороны, активируют движение сперматозоидов, а с другой – реагируют с соединениями на поверхности последних, так называемыми *антифертилизинами* (по-видимому, кислые белки с молекулярной массой лишь 10 000). Это взаимодействие может приводить к агглютинации сперматозоидов, однако оно же, по-видимому, помогает им устанавливать с поверхностью яйцеклетки контакт, обеспечиваемый выходом из акросомы одной или нескольких нитей (рис. 18, *А*). После этой *акросомной реакции* сперматозоид поглощается яйцеклеткой, которая либо образует воспринимающий бугорок, захватывающий головку сперматозоида и втягивающий его в цитоплазму яйца, как при фагоцитозе (с. 174), либо включает в свою мембрану мембрану головки сперматозоида, после чего под возникающую «мозаичную мембрану» проникает его голое ядро. Акросома выделяет также *литические ферменты*, обеспечивающие проникновение через студенистое вещество. Яйцеклетки млекопитающих окружены так называемым *лучистым венцом*, состоящим из нескольких слоев фолликулярных клеток (corona radiata, рис. 62, *А*), формирующихся в яичнике. Это образование разрыхляется под влиянием находящейся в акросоме *гиалуронидазы*, фермента, участвующего в разложении гиалуроновой кислоты, которая служит цементирующим веществом, удерживающим вместе клетки венца.

Непосредственно после внедрения в яйцеклетку сперматозоида происходит *кортикальная реакция*. У морских ежей, амфибий и многих других животных непосредственно под мембраной яйца лежат кортикальные гранулы диаметром 1–2 мкм. Эти гранулы растворяются

сначала в месте проникновения сперматозоида. Их содержимое принимает участие в образовании *оболочки оплодотворения* (рис. 18, *Б*). Эта реакция в течение примерно 20 с (у морского ежа) захватывает всю поверхность яйцеклетки. После выделения оболочки оплодотворения новые сперматозоиды в яйцеклетку проникать уже не могут. Однако для обеспечения моноспермии скорость ее образования представляется слишком небольшой. Очевидно, от места контакта с яйцеклеткой первого оплодотворяющего сперматозоида должна распространяться и более быстрая кортикальная реакция. В противном случае непонятно, почему из многочисленных одновременно подходящих к яйцеклетке сперматозоидов ее оплодотворяет всего один. Природа такой быстрой реакции еще абсолютно не выяснена[1)].

Однако недавно было показано, что в момент осеменения, т.е. после успешного контакта с яйцеклеткой подошедшего к ней первым сперматозоида, яйцеклетка начинает выделять протеолитические ферменты. Эти протеазы разрывают связи, устанавливающиеся между остальными сперматозоидами и мембраной яйца. В результате такие «конкуренты» не могут проникать в яйцеклетку, что и предотвращает полиспермию.

Непосредственным *последствием оплодотворения* является наряду с прочими настолько мощная активация обмена яйцеклетки, что в качестве доноров энергии для первых делений зиготы в первую очередь используются накопленные в желтке углеводы. Кроме того, после оплодотворения синтезируются различные ранее отсутствовавшие ферменты. К их синтезу готовы как мРНК, так и рибосомы (с. 35) неоплодотворенной яйцеклетки, однако эти функциональные компоненты синтеза белка (трансляции, с. 111) соединяются в единую систему лишь после внедрения сперматозоида.

Мейоз и образование гамет

Хотя яйцеклетка и сперматозоид неравнозначны по своим цитоплазматическим особенностям, их ядра несут одинаковое число хромосом, а именно по гаплоидному набору (n). Оба гаплоидных набора объединяются при оплодотворении в диплоидный геном (2n) зиготы, в котором отцовские и материнские хромосомы попарно соответствуют друг другу по форме, размерам и генному составу (рис. 34). Из хромосомного набора зиготы в результате митотических делений образуются хромосомы всех клеток тела. Однако у размножающихся половым путем существ в цикле развития рано или поздно происходт **редукция числа хромосом**, в результате чего начало новому поколению снова дают гаплоидные гаметы.

[1)] Одним из возможных механизмов, препятствующих попаданию лишних спермиев в яйцеклетку, как показывают новейшие исследования, является стойкая и длительная гиперполяризация ее мембраны, распространяющаяся в доли секунды от места проникновения спермия в яйцеклетку. – *Прим. ред.*

Совокупность процессов, приводящих к редукции числа хромосом, называют **мейозом**. У Metazoa мейоз всегда происходит перед оплодотворением, т. е. при созревании гамет. У простейших, как и у некоторых низших растений, он иногда непосредственно следует за оплодотворением (рис. 185), в результате чего возникают гаплоидные особи, или

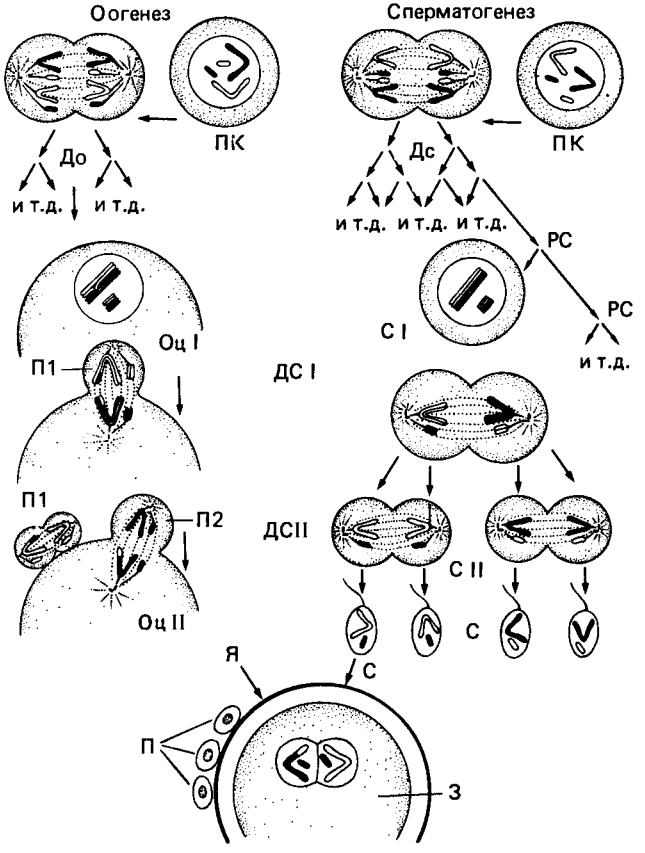


Рис. 20. Сравнительная схема оогенеза и сперматогенеза. ПК – диплоидные первичные клетки с двумя материнскими (светлые) и двумя отцовскими (темные) хромосомами; До – деление оогония (митоз); Дс – деление сперматогония (митоз); Оц I – ооцит I порядка в процессе ДС I и отделения первого полярного тельца (П1); Оц II – ооцит II порядка в процессе ДС II и отделения второго полярного тельца (П2); первое полярное тельце (П1) делится; Я зрелая яйцеклетка; РС – развитие сперматогониев дает сперматоциты I порядка (CI); из сперматоцитов II порядка (CII) в результате ДС II и последующего превращения (спермиогенеза) образуются четыре сперматозоида (С); З – зигота с тремя полярными тельцами (П). В ДС I оогенеза показан кроссинговер. У различных многоклеточных характер образования С I из сперматогониев неодинаков

же, как у фораминифер (с. 338), гаплоидные и диплоидные поколения могут чередоваться.

Развитие половых клеток многоклеточных называется **сперматогенезом и оогенезом**. Оба процесса включают соответствующие друг другу фазы (рис. 20). Первичные половые клетки, как и соматические клетки,

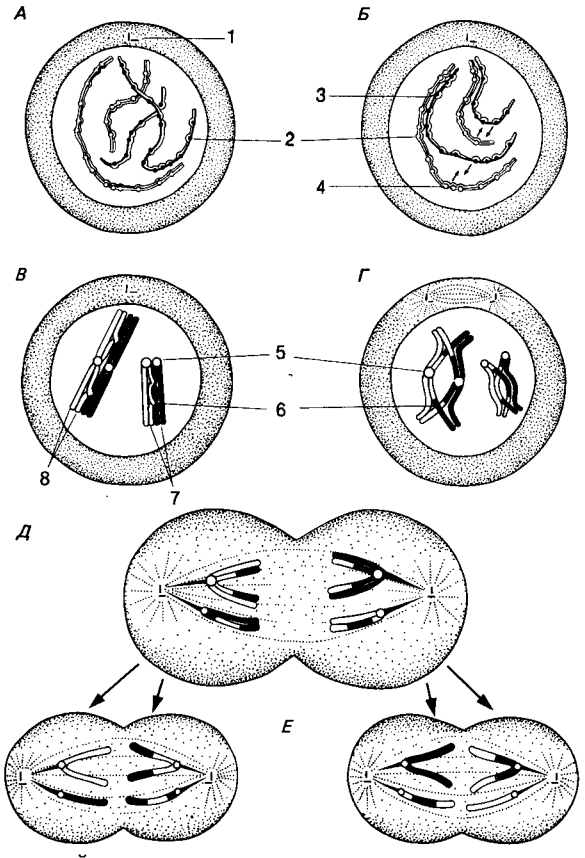


Рис. 21. Схема мейоза в мужском зародышевом пути при сперматогенезе (материнские хромосомы светлые, отцовские – темные). *А* – стадия лептотены с 2n = 4 еще отдельно лежащими тонкими хромосомами (две сестринские нити): 1 – центросома; 2 – хромомеры. *Б* – стадия зиготены; начало конъюгации гомологичных локусов хромосом: 3 – конъюгация уже прошла; 4 – конъюгация еще не произошла. *В* – стадия пахитены; образование n тетрад из четырех хроматид каждая завершено: 5 центромера; 6 – хиазма; 7 гомологичные хроматиды; 8 – сестринские хроматиды. *Г* – стадия диплотены; раздвигание тетрад, соединенных в области хиазм (6), где произошел кроссинговер. *Д* – анафаза ДС I; расхождение n хромосом по две хроматиды в каждой. *Е* – анафаза ДС II, в каждой клетке по n одиночных хромосом

диплоидны (с. 104). У обоих полов они сначала проходят многочисленные митотические деления, формируя в течение длительного периода размножения большое число *сперматогониев* или *оогониев*. Размножение оогониев может, например у млекопитающих (человек), заканчиваться уже к моменту рождения, в то время как деления, ведущие к образованию сперматогониев, продолжаются до старости. К моменту рождения яичник женщины содержит примерно 300 000–400 000 ооцитов I порядка, находящихся на стадии профазы до периода половой зрелости. Только с ее наступлением один из ооцитов I порядка завершает мейоз, а затем ежемесячно это происходит по очереди с другими ооцитами. У особей мужского пола сперматогонии длительное время образуют *сперматоциты I порядка*. К мейозу относятся два деления созревания (ДС I и ДС II, рис. 20). При этом из одной диплоидной клетки образуются четыре гаплоидных.

В ранней *профазе* ДС I (профаза I) в ядрах сперматоцитов и ооцитов отцовские и материнские гомологичные хромосомы располагаются попарно параллельно друг другу (рис. 21). Такая конъюгация хромосом является предпосылкой последующей редукции их числа и основой менделевского расщепления наследственных признаков (с. 50). Перед конъюгацией уже реплицировавшиеся в предшествующем S-периоде (с. 37) хромосомы имеют вид длинных тонких нитей, каждая из которых состоит из двух сестринских хроматид. Конъюгация гомологов идет в большинстве случаев от их концов. Как находят друг друга материнские и отцовские хромосомы-партнеры, еще до конца неясно. Решающую роль при этом играет специфическое сродство их участков, выступающих на стадии конъюгации в качестве взаимно соответствующих, т. е. гомологичных хромомер (рис. 21,*Б*). Затем в процесс конъюгации вовлекается специальный аппарат. С помощью электронного

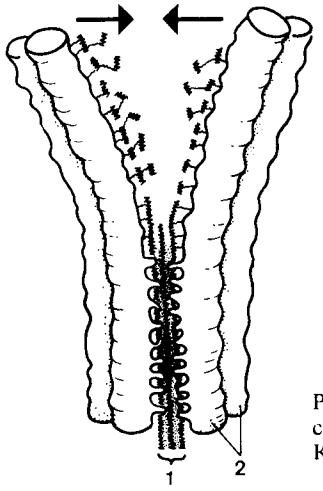


Рис. 22. Образование синаптонемального комплекса (1) в зиготене мейоза; 2 – хроматиды тетрады. Крайне гипотетическая схема; размерные соотношения структур не соблюдены

микроскопа видно, что обе гомологичные пары хромосом соединены в *синаптонемальный комплекс* толщиной 100–200 нм, состоящий из двух периферических частей и центральной структуры (рис. 22). Как образуется этот комплекс, еще неизвестно. Возможно, в его формировании участвуют, с одной стороны, хроматиновые фибриллы (периферические тяжи), а с другой – нехромосомные элементы (центральный тяж). Оба конца синаптонемального комплекса закрепляются на ядерной оболочке, что, очевидно, обеспечивает устойчивость конъюгировавших гомологов.

Результатом конъюгации является тетрада с четырьмя хроматидами (две материнские и две отцовские), расположенными параллельно друг другу (рис. 21,*В*). Затем хроматиды укорачиваются. В поздней профазе I мейотического деления между ними становится заметной продольная щель, причем синаптонемальные комплексы «исчезают» (рис. 21,*Г*), однако хроматиды остаются соединенными во многих местах *хиазмами*. Образование хиазм происходит в результате процесса, называемого *кроссинговером*, когда две гомологичные хроматиды (материнская и отцовская) «рвутся» в гомологичных местах, а затем восстанавливаются с возникновением мозаичных хроматид, представляющих собой комбинацию их материнских и отцовских участков. И в этом процессе принимает участие синаптонемальный комплекс.

К началу *метафазы* I мейоза тетрады располагаются в экваториальной плоскости. Затем две хроматиды уходят к одному, а две другие – к противоположному полюсу веретена (рис. 21,*Д*).

Таким образом каждая дочерняя клетка, т. е. каждый *сперматоцит и ооцит II порядка*, получает по две хроматиды из каждой тетрады. При II мейотическом делении (ДС II), происходящем после очень короткой интерфазы, в которой не происходит репликации ДНК, эти парные хроматиды разделяются и в свою очередь расходятся каждая в свою клетку. В результате после ДС II образуются четыре гаплоидные клетки.

При *сперматогенезе* все четыре гаплоидные клетки (сперматиды) превращаются в спермии. При *оогенезе* (рис. 20) ядро ооцита I порядка отходит к его периферии, в результате чего веретено ДС I занимает эксцентрическое положение. В большинстве случаев центриоли при этом отсутствуют. В анафазе ДС I от основной массы цитоплазмы яйцеклетки, дающей начало ооциту II порядка, отшнуровывается небольшая цитоплазматическая почка – *первое полярное (направительное) тельце*. К полюсам веретена, как и при сперматогенезе, отходят по две хроматиды из каждой тетрады. В ходе ДС II одна хроматида из этой пары идет в образующееся *второе направительное тельце*, а другая остается в зрелой яйцеклетке. Первое направительное тельце может проходить еще одно деление, так что и в этом случае из ооцита I порядка образуются четыре клетки.

Направительные тельца погибают. Так как они невелики, почти вся цитоплазма и все запасные питательные вещества остаются в яйцеклетке. В зрелом состоянии она, как и спермий, содержит полный

гаплоидный хромосомный набор и поэтому способна к оплодотворению.

Разновидностью полового размножения является **партеногенез** – однополое размножение, при котором яйцеклетки развиваются без оплодотворения мужскими гаметами. Так как зрелая яйцеклетка содержит полный гаплоидный набор хромосом, включающий все гены, а в ее цитоплазме присутствуют все компоненты метаболического аппарата и необходимые энергетические запасы, партеногенез в принципе мог бы происходить у всех организмов. Фактически он встречается в самых разных типах животных: у коловраток, дафний (мелкие ракообразные), палочников, некоторых бабочек, долгоносиков и тлей. Партеногенетически развиваются самцы таких перепончатокрылых, как пчелы, осы и муравьи. Однополое размножение встречается и у позвоночных, например кавказских и американских ящериц, в пределах ареалов которых встречаются популяции без самцов. Даже неоплодотворенные яйца индеек в 30–40% случаев начинают партеногенетическое развитие, но в большинстве случаев оно останавливается на ранних стадиях. Однако отдельные зародыши развиваются при этом до вылупления, и среди десятков тысяч возникающих неполноценных птенцов встречаются единичные партеногенетические особи, становящиеся нормальными плодовитыми самцами. Гораздо более редкие случаи успешного партеногенеза отмечены и у домашних кур.

Кроме спонтанно возникающего *естественного партеногенеза* известны многочисленные способы его экспериментальной индукции у яиц, в норме требующих оплодотворения. Активирующая роль спермия заменяется при этом внешним воздействием, запускающим в готовой к оплодотворению яйцеклетке те же процессы, что и в случае естественного осеменения. Партеногенез индуцируется гипер- и гипотонией, кислотами, механическими раздражителями, тепловым или холодовым шоком и др. Очевидно, что необходимое для индукции воздействие не является специфичным. *Экспериментальный партеногенез* может, например, приводить к формированию нормальных личинок морских ежей. Партеногенетически способна развиваться и неоплодотворенная икра лягушек. Если икринку уколоть тонкой иглой и при этом ввести в ее эиплазму несколько клеток крови, оказывающих какое-то активирующее влияние, могут развиться нормальные головастики и лягушки. Хотя уколотые яйцеклетки лягушек сначала гаплоидны, клеточные ядра успешно развивающихся партеногенетически особей позже становятся диплоидными. В результате слияния ядер, блокирования анафазы митоза или в ходе эндомитозов (с. 29) число хромосом достигает материнского набора 2n. При экспериментальном партеногенезе других яиц сохраняется гаплоидное число хромосом.

При *естественном партеногенезе* также возможны различные варианты. *Дафнии* (с. 388) на определенных стадиях своего жизненного цикла производят только самок. При этом их яйца (так называемые летние яйца) без оплодотворения развиваются в выводковой камере

матери. Это дает животным возможность очень быстро размножаться в течение благоприятного времени года. Затем в большинстве случаев, когда размножение достигает максимума, появляются самцы, а самки продуцируют другой тип яиц, так называемые покоящиеся яйца, требующие для своего развития оплодотворения, после которого они покрываются плотной оболочкой и могут переносить неблагоприятные условия (холод, высыхание). Партеногенетические летние яйца имеют нередуцированное число хромосом: их конъюгация и *одно* деление созревания подавлены, в результате чего яйцеклетки сохраняют диплоидное состояние (*диплоидный партеногенез*).

Иначе осуществляется партеногенез у перепончатокрылых. Самцы пчел, ос и муравьев (с. 400) развиваются из неоплодотворенных яиц. Однако все яйцеклетки пчел проходят оба деления созревания, поэтому являются гаплоидными и способными к оплодотворению (*гаплоидный партеногенез*). Произойдет или нет оплодотворение, определяет плодущая самка (матка) пчел, которая либо пропускает сперматозоиды из семяприемника к яйцеклетке, либо откладывает неоплодотворенное яйцо. В первом случае развивается самка (матка или рабочая пчела), во втором – самец (трутень). Неоплодотворенные яйца начинают развиваться с гаплоидным набором хромосом, так как проходят редукционное деление. В соматических клетках тела восстанавливается диплоидный

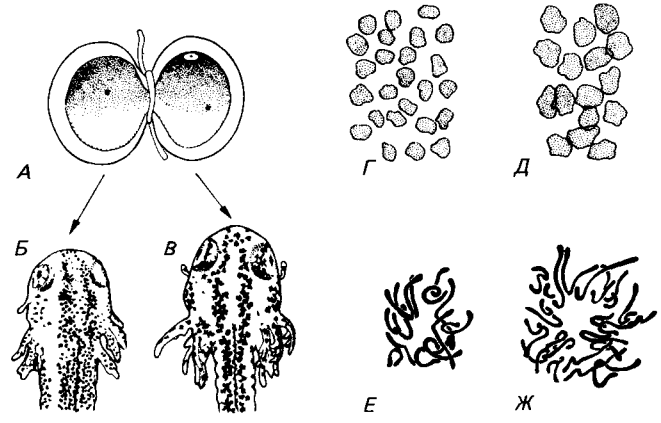


Рис. 23. *А* – получение мерогонов тритона перешнуровыванием только что осемененной яйцеклетки. Слева – мерогоническая половина с внедрившимся сперматозоидом, справа – дающая начало диплоидному близнецу часть яйцеклетки с ядром (светлое пятно) и внедрившимся сперматозоидом. *Б* – гаплоидная мерогоническая личинка с большим количеством мелких пигментных клеток. *В* – диплоидная сестринская личинка с меньшим количеством более крупных пигментных клеток. *Г* – размеры и густота ядер в эпидермисе гаплоидной личинки. *Д* – аналогичный фрагмент эпидермиса диплоидной личинки. *Е* – деление ядра с 12 хромосомами у гаплоидного мерогона. *Ж* – 24 хромосомы диплоидной личинки (*Б* – *Д* по Fankhauser)

идия, а клетки так называемого зародышевого пути остаются гаплоидными. Следовательно, когда образуются мужские гаметы, конъюгации хромосом не происходит и редукционное деление выпадает.

Противоположностью партеногенезу является **андрогенез**, или **мерогония**. Под этим понимается развитие без участия материнского хромосомного набора. Экспериментально удаляют ядро яйцеклетки, убивают его облучением или перевязывают яйцеклетку (рис. 23). Если теперь в «безъядерную» часть яйца поместить ядро сперматозоида, оно берет на себя функции, в норме выполняемые ядром зиготы. Успешное развитие мерогонических морских ежей, оболочников и амфибий показывает, что отцовский хромосомный набор, как и материнский, несет полную наследственную программу. Само собой разумеется, что при мерогонии должна функционировать плазма яйцеклетки, обеспечивая пластический и энергетический обмен веществ. Если в лишенную ядра (энуклеированную) цитоплазму одного вида ввести ядро сперматозоида другого вида, возникают *гибридные мерогонические* особи, на которых можно изучать взаимодействие чужеродных элементов клетки, в частности вопрос о том, в какой степени ее собственное ядро определяет (и определяет ли вообще) проявление тех или иных признаков (с. 102).

Наследование и локализация генов

Комбинирование и распределение генов

Из *механизмов мейоза и оплодотворения* выводятся закономерности распределения, комбинирования и локализации генов. Отдельные фазы этих важнейших процессов имеют такие последствия: 1) *конъюгация гомологичных хромосом* с образованием тетрад и их последующее расхождение (рис. 24) приводят к тому, что при редукции числа хромосом каждая из них и каждый генный локус переходят в гаметы поодиночке (чистота гамет); 2) отдельные *тетрады* располагаются в плоскости веретена *случайно* и *независимо* друг от друга, поэтому гаметы получают (рис. 24) любые возможные сочетания исходных материнских и отцовских хромосом (*свободное комбинирование генов*); 3) в результате кроссинговера образуются хромосомы (рис. 21) с новым генным составом, включающим элементы различных родительских хромосом (*изменение сцепления генов*); 4) при оплодотворении все яйцеклетки с генетически различными хромосомами могут быть с *равной вероятностью* оплодотворены любым из также генетически различных сперматозоидов. Таким образом, зиготы нового поколения содержат самые разнообразные случайные комбинации также случайно образовавшихся в результате мейоза сочетаний генов предыдущего поколения.

Количество таких комбинаций может быть невероятно большим. Если, например, между каждой из 23 пар гомологичных хромосом человека имеется отличие хотя бы по одному локусу (на самом деле их значительно больше), при оплодотворении возможно 2^{46} различных

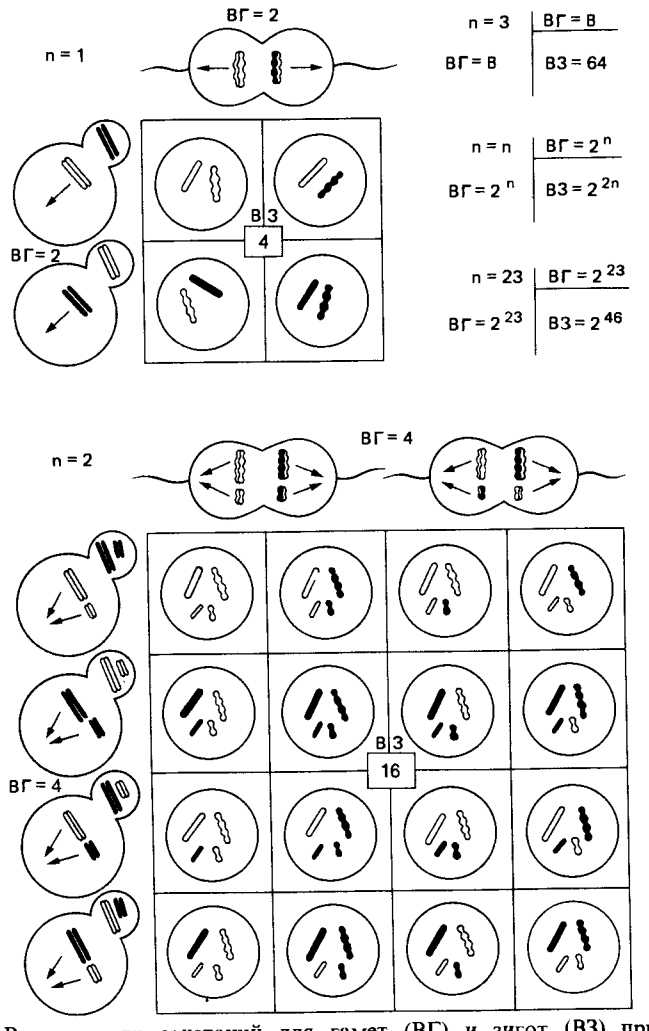
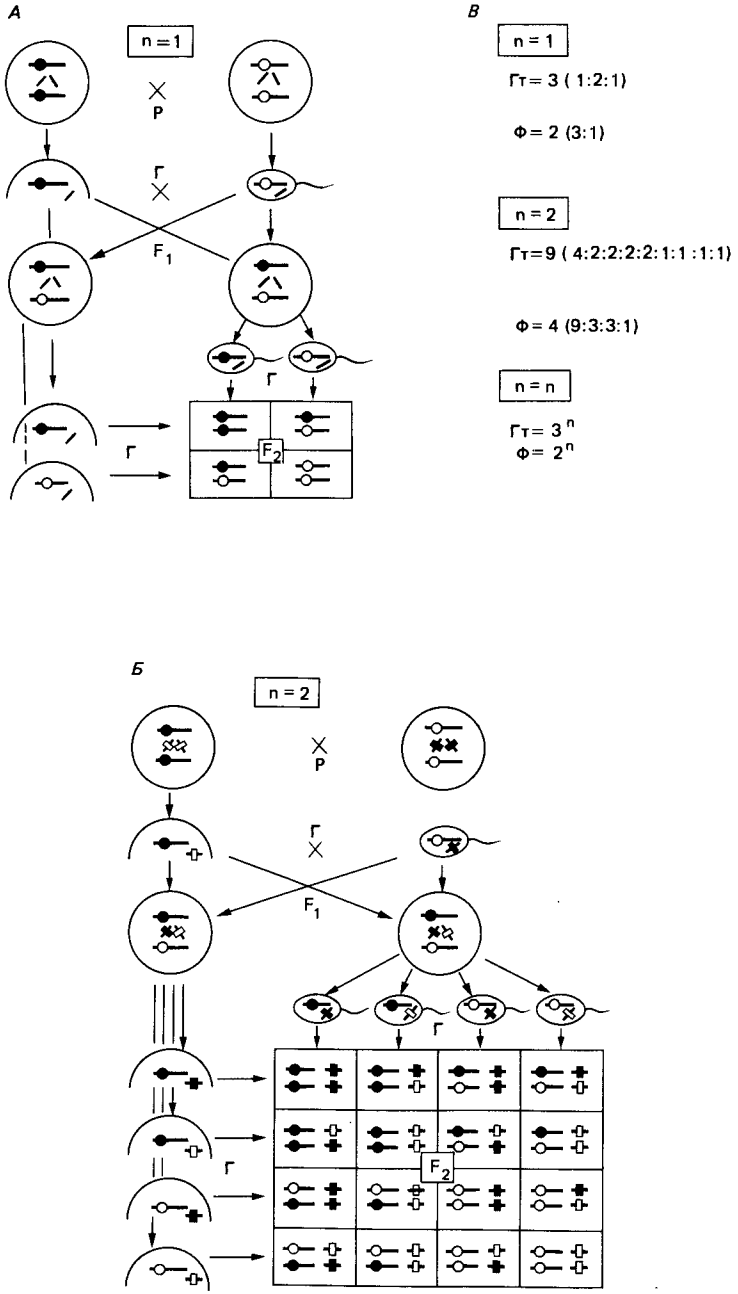


Рис. 24. Возможности сочетаний для гамет (ВГ) и зигот (ВЗ) при разном количестве хромосом (n). Хромосомы донора яйцеклеток изображены прямыми, донора сперматозоидов – волнистыми линиями. Слева – яйцеклетки с полярными тельцами, вверху – сперматоциты в ДС I. Материнские хромосомы светлые, отцовские – темные. Для зигот (в квадратах) это будут соответственно хромосомы бабушки и дедушки. Вверху справа – возможности для n = 3, n = n и n = 23 (человек)

генных комбинаций (рис. 24). При этом не принимается во внимание кроссинговер. Значит, если не учитывать однояйцевых близнецов (с. 101), можно ожидать появления двух идентичных наборов генов только в



группе из 70 триллионов ($70 \cdot 10^{12}$) потомков. Таким образом, мейоз и оплодотворение приводят к *генетической индивидуальности* каждого ребенка.

На рис. 25 представлены распределение и комбинирование хромосом в ряду поколений. На основании экспериментальных данных сейчас известно, что каждая хромосома содержит множество наследственных факторов (рис. 12, 31, 35). В зависимости от размера хромосомы и вида животного количество структурных генов в ней может достигать от нескольких сотен до примерно тысячи. Эти гены действуют как самостоятельные функциональные единицы. С ними можно связать специфические наследственные свойства (фены) (с. 83).

Представление о том, что наследуемые свойства представлены *отдельными факторами,* восходит к монаху-августинцу Грегору Менделю (1822-1884). Еще в 1866 г. он опубликовал результаты опытов по скрещиванию гороха, проведенных в монастырском саду в Брно. Однако открытые Менделем закономерности остались незамеченными. Только в 1900 г. их «переоткрыли» и полностью подтвердили Корренс, Де Фриз и Чермак. Гениальные выводы Менделя, положившие начало науке о наследственности – генетике, были результатом того, что он сконцентрировал внимание на передаче отдельных признаков (например, окраски цветов и семян), комбинируемых путем скрещивания чистых линий. При этом Мендель количественно оценивал частоты проявления различных признаков в последующих поколениях и объяснял экспериментальные результаты случайным распределением и случайным сочетанием наследственных факторов при образовании гамет и оплодотворении, т. е. на основе математической вероятности. Мендель не мог связать свои «абстрактные» наследственные факторы и их распределение с каким-либо «конкретным» субстратом, так как ничего не знал о хромосомах. Только в 1902 г. Бовери и Саттон показали, что **законы Менделя** полностью вытекают из поведения хромосом при мейозе и оплодотворении.

Диплоидное ядро (рис. 25) содержит двойной набор наследственных факторов. Гены, находящиеся в одинаковых локусах в гомологичных

Рис. 25. Распределение хромосом и генов родительского поколения (Р) в первом дочернем поколении (F_1) и после скрещивания внутри F_1 во втором дочернем поколении (F_2) при свободном комбинировании. Г – гаметы; слева яйцеклетки, справа сперматозоиды. Учитываются только две пары хромосом. *А* – моногибридное скрещивание с одной парой аллелей (n = 1): ● – доминантный аллель; ○ – рецессивный аллель (соответственно А и а на рис. 26). *Б* – дигибридное скрещивание (n = 2) с двумя несцепленными парами аллелей. ● доминирует над ○ и ■ доминирует над □ (соответственно В и b на рис. 26). В квадратах – образующиеся с одинаковой вероятностью генотипы в F_2. *В* – количество различных генотипов (Гт) для 1, 2 и n пар аллелей (в скобках – расщепление в F_2); Ф – количество различных фенотипов при полном доминировании А над а, В над b и т.д. (в скобках – расщепление по генотипам)

материнских и отцовских хромосомах, называются *аллелями*. Если оба аллеля идентичны, особь называют *гомозиготной* по этой паре генов. Если они различны, генотип определяется как *гетерозиготный*. Полностью чистые расы, у которых все аллели идентичны (*изозиготность*), в естественных размножающихся половым путем популяциях не встречаются. Однако в результате длящегося в течение многих поколений инбридинга (скрещивания братьев и сестер) или самооплодотворения у гермафродитов может быть достигнута высокая степень гомозиготности. Изозиготным становится потомство (клон) *парамеции* после цикла аутогамии (с. 107).

Понять механизм распределения наследственных факторов можно исходя из результатов скрещивания *наследственно различных особей* и дальнейшего размножения потомков такого скрещивания. Общая схема передачи хромосом и генов представлена на рис. 25. Исходные формы обозначаются как родительское поколение (P). В самом простом случае (рис. 25,*А*) партнеры отличаются только одной парой аллелей, по которой они гомозиготны. Такое *моногибридное* скрещивание можно выразить формулой A/A × a/a, причем гены A и a отвечают за разные фены. *Дигибридное скрещивание* происходит, когда присутствуют две пары аллелей (A/A; b/b × a/a; B/B) (рис. 25, *Б*) и 26). В зависимости от числа комбинируемых при размножении пар аллелей выделяют также тригибридное и т. д. (до полигибридного) скрещивания.

Гибриды от первого скрещивания представляют собой первое дочернее поколение F_1. Так как особи F_1 происходят от гомозиготных родителей, образующих при мейозе только один тип гамет, все они имеют одинаковые генотипы (A/a или A/a, B/b и т. д.). Этим объясняется установленный Менделем *закон единообразия гибридов первого поколения*. Кроме того, приведенные генетические формулы F_1 показывают, что безразлично, какая форма была отцовской, а какая – материнской. Такая идентичность гибридов от реципрокных скрещиваний обусловлена равноценностью (гомологичностью) наборов хромосом яйцеклеток и сперматозоидов (с. 43), принимающих одинаковое участие в формировании генотипа гибридов. Этому правилу не подчиняются гены, локализованные в половых хромосомах (с. 66). По форме проявления признаков (фенотипу) однородного поколения F_1 определяется тип и сила действия генов одной пары аллелей. Потомки могут иметь *промежуточные фены*, т. е. промежуточные по сравнению с родительскими признаками. Так, например, черные куры одной из пород при скрещивании с определенной белой породой в F_1 дают гетерозиготных особей с пятнистым оперением. Такие гибриды, не сохраняющие при дальнейшем размножении чистоту признаков, известны под названием «голубых андалузских кур». Однако часто один аллель (A) является *доминантным*, т. е. проявляется одинаково как в одиночку (A/a), так и в двойном числе у родительской расы (A/A). Второй аллель (a) при этом называют *рецессивным;* у гибридов (A/a) он никогда не проявляется (рис. 26). Доминантные аллели принято обозначать большими, а рецессивные –

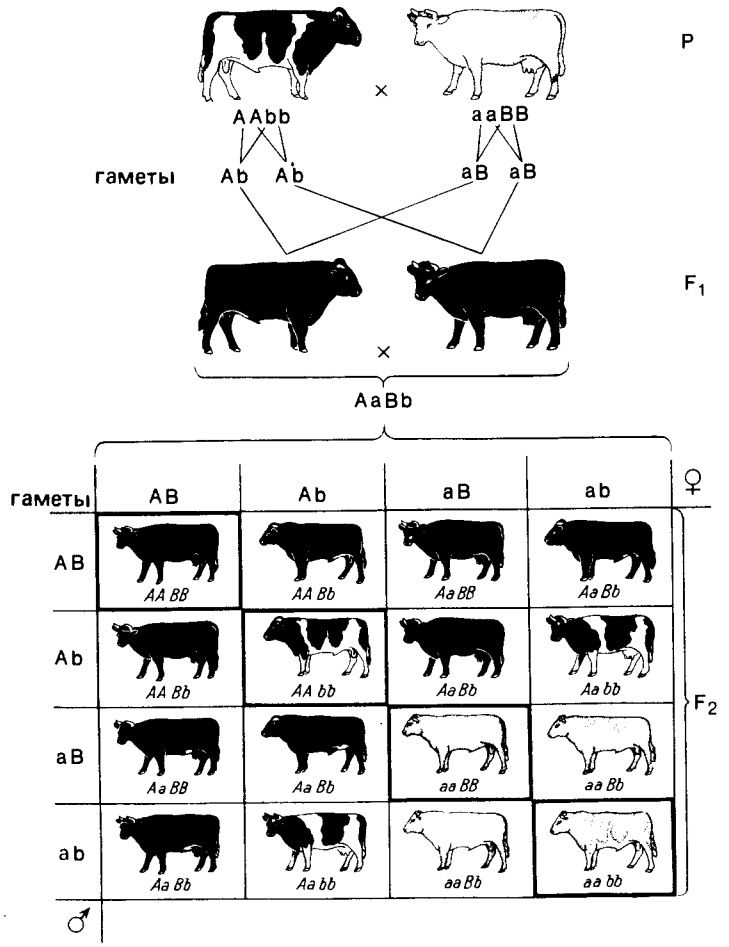


Рис. 26. Дигибридное скрещивание двух пород скота – чернопятнистой и одноцветной рыжей. В F_1 одноцветность доминирует над пятнистостью (однако не полностью, остаются мелкие белые пятна, в большинстве случаев на кончике хвоста, брюхе и голове); черный цвет доминирует над рыжим. В F_2 16 возможных комбинаций генов дают 9 разиых генотипов и 4 разных фенотипа в соотношении 9 : 3 : 3 : 1 (по Lauprecht). Схема распределения хромосом представлена на рис. 25

малыми буквами. В случае «нормальных аллелей», характерных для стандартных типов при лабораторном разведении или в диких популяциях, часто применяют значок +. Если, например, обозначить ген альбинизма у млекопитающих a, то a^+ (или $+^a$, или только +) будет соответствовать «дикому аллелю», обусловливающему нормальную окраску шерсти. С улучшением методов исследования обнаружилось, что

полное доминирование или полная рецессивность встречаются редко. Часто у гетерозигот оба аллеля (A^1/A^2) образуют специфические генные продукты независимо друг от друга. Такая *кодоминантность* доказана, в частности, для генов гемоглобина и генов, определяющих группу крови (с. 77).

В классическом опыте Менделя особи F_1 скрещивались друг с другом. При этом в результате мейоза (рис. 24) из пар генов F_1 каждая гамета получала с равной вероятностью один или другой аллель. В результате половые клетки всегда были «чистыми» в отношении определенного генного локуса, т. е. не являлись по нему гибридными (*закон чистоты гамет*).

Во втором дочернем поколении (F_2) вероятность соединения любой яйцеклетки с любым сперматозоидом одинакова. При моногибридном скрещивании это ведет к образованию трех генотипов – A/A: A/a: a/a, ожидаемая вероятность которых составляет 1:2:1 (рис. 25,*А*). Таким образом, снова выщепляются чистые родительские формы. При доминировании A над a проявляются два класса фенотипов A/A, A/a: a/a в отношении 3:1. При дигибридном скрещивании гены пар A/a и B/b по законам мейоза распределяются между гаметами независимо друг от друга, т. е. свободно комбинируются. Возможные варианты сочетаний генов для F_2 в случае двух и более пар аллелей приведены на рис. 25. При этом возникают и «новые» чистые формы, у которых гены обоих родителей поколения P объединяются в гомозиготном генотипе (закон

Таблица 1. Числовые данные для серий экспериментов с рецессивными факторами (a). В F_2 ожидается соотношение +/+, +/a (дикий тип): a/a (мутанты) = 3 : 1. В скобках указаны ожидаемые величины; p – вероятность случайного отклонения (по Grüneberg и Hadorn)

Экспериментальное животное	Ген	Общее число особей	Дикий тип (+/+, +/a)	Мутанты (a/a)	p
Мышь	a = *wh* (*white*) белая масть	850	632 (637,5)	218 (212,5)	> 0,5
Аксолотль	a = *f* (*fluid imbalance*) водный дисбаланс	8441	6334 (6330,7)	2107 (2110,3)	> 0,5
Мышь	a = *dw* (*dwarf*) карликовость	609	455 (456,75)	154 (152,25)	> 0,5
Курица	a = *wg* (*wingless*) бескрылость	141	111 (105,8)	30 (35,2)	> 0,3
Мышь	a = *ch* (*congenital hydrocephaly*) врожденная водянка головного мозга	2474	2069 (1855,5)	405 (618,5)	< 0,001
Мышь	a = *gl* (*grey-lethal*) серая масть, летальная	4613	3642 (3459,8)	971 (1153,2)	< 0,001

независимого комбинирования генов). Для селекции этот закон имеет огромное значение.

В результате случайного распределения хромосом в мейозе и случайного слияния гамет при оплодотворении частоты особей, относящихся к одному классу менделирующих признаков, в разных экспериментах несколько различны, отличаясь от теоретически ожидаемых. В табл. 1 приведены результаты опытов по моногибридному расщеплению 3:1. Для серий наблюдений с помощью статистических методов можно определить вероятность отклонения от ожидаемой величины. Если для проявляющегося признака эта вероятность (p) слишком мала (например, $p < 0{,}01$), то либо наследование не соответствует постулируемому случаю менделевского наследования, либо имеются какие-либо дополнительные влияния на случайные процессы. Класс менделирующих признаков может оказаться слишком малым, если они проявляются не у всех особей (с. 101) или если определенные генотипы ведут к ранней гибели и, таким образом, не могут быть учтены наблюдателем.

Гены, наследование которых идет по законам Менделя, известны в большом количестве и у людей. Они определяют как индивидуальную изменчивость нормальных фенотипов, так и различные патологические проявления, известные как *наследственные болезни*. В настоящее время известно более тысячи подобных заболеваний. На рис. 27 и 28 приведены

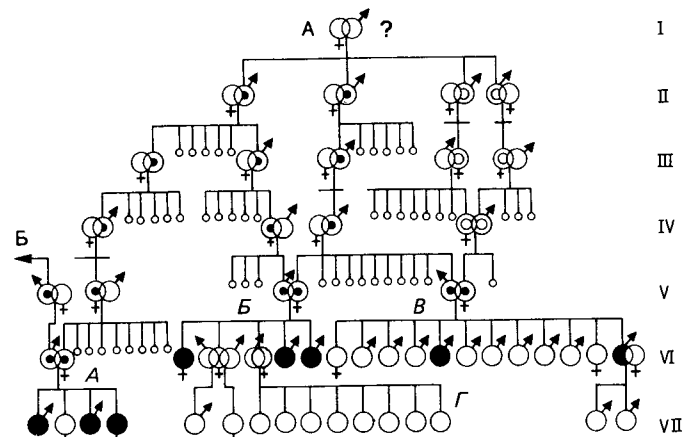


Рис. 27. Родословная семьи А из изолята в кантоне Валлис (Швейцария) с наследованием рецессивной глухонемоты для I – VII поколений (примерно 1700–1924 гг.) *А – Г* – группы братьев и сестер; Б – связь с другой семьей с глухонемотой. Черные кружки обозначают гомозиготных носителей признака. Индивиды, являющиеся с большой степенью вероятности гетерозиготными носителями мутантного гена, обозначены кружками с точкой; возможные его носители – двойным кружком; светлые кружки – гетерозиготы и гомозиготы без мутантного гена. Маленькие кружки обозначают индивидов, о которых нет достоверных данных (по Hanhart)

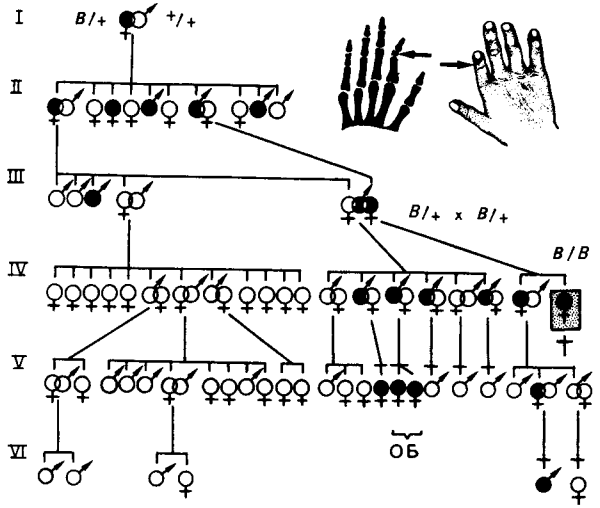


Рис. 28. Наследование доминантного гена брахидактилии (*B*) человека (укорочена средняя фаланга указательного пальца). Показана родословная I–VI поколений. Черные кружки – носители признака (*B*/+); светлые кружки – нормальные индивиды (+/+); *B*/*B* – очевидно, летальная (†) гомозиготная дочь с резко выраженными уродствами от близкородственного брака; ОБ – однояйцевые близнецы (по Mohr, Wriedt)

примеры родословных для рецессивного и доминантного генов. Как доминантные признаки наследуются, например, курчавость (в противоположность прямым волосам), темные волосы (по сравнению со светлыми), брахидактилия (короткопалость) по сравнению с нормальной кистью, а как рецессивные – альбинизм, некоторые формы глухоты и эпилепсия.

Сцепление генов

Мы рассмотрели наследование свободно комбинируемых генов, объясняемое случайным сочетанием несущих их хромосом. При этом пары генов A/a и B/b локализованы в разных хромосомных парах (рис. 25).

Однако, так как в хромосомах одного набора распределено от тысяч до десятков тысяч генов, должно существовать определенное ограничение свободы их комбинирования. Действительно, опыты показали, что гены различных пар аллелей, локализованные в одной хромосоме, либо всегда наследуются вместе, либо гораздо чаще оказываются связанными друг с другом, чем можно было бы ожидать при их свободном комбинировании (рис. 29). Такие гены называются *сцепленными*. При этом если ген A сцеплен с B, а B с C, то и A оказывается сцепленным с C. Если же A и B свободно комбинируются, а B сцеплен с C, то A также

свободно комбинируется с C. Таким образом, можно определить количество *групп сцепления*. Оно соответствует числу хромосом гаплоидного набора (n). У *Drosophila melanogaster* обнаружено четыре группы сцепления. При этом число определяемых по мутациям генных локусов одной группы коррелирует с размером несущей их хромосомы. Для маленькой хромосомы 4 (рис. 11) известно не более 20 локусов. В зависимости от уровня исследования и удобства объекта можно определять принадлежность генов к определенной группе сцепления. Например, у мыши (n = 20) уже известно 19 таких групп. Однако у человека (n = 23) кроме генов X-хромосомы установлено не более 10 групп сцепления. Новые возможности в этом смысле дает методика слияния клеток (с. 96). Так как после слияния клеток мыши и человека человеческие хромосомы в процессе культивирования утрачиваются случайным образом, оказывается возможным связать многие гены, определяющие биохимические фены (прежде всего варианты ферментов), с отдельными хромосомами.

Различить на практике свободное комбинирование, абсолютное или относительное сцепление проще всего с помощью *возвратного скрещивания*, как показано на рис. 29 для двух пар аллелей. При этом обнаружено, что часто степень сцепления различна у разных полов.

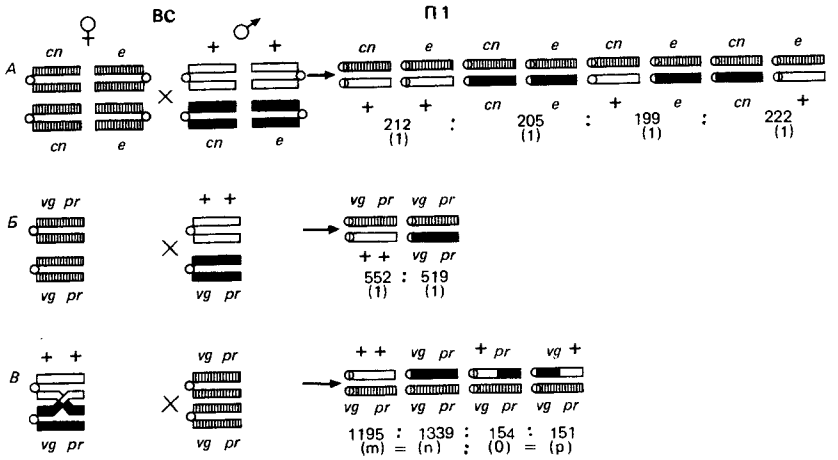


Рис. 29. Проверка сцепления генов возвратным скрещиванием (ВС) дважды гетерозиготного родителя (белый и черный цвет) с родителем, гомозиготным по рецессивным аллелям (заштриховано). Показано расщепление признаков в следующем поколении (П1); числа получены в опытах с *Drosophila melanogaster*. Доминантные аллели обозначены +, мутантные аллели – условными сокращениями: *cn* – *cinnabar* (киноварноглазый); *e* – *ebony* (черный цвет тела); *pr* – *purple* (пурпурный цвет глаз), *vg* – *vestigial* (зачаточнокрылый). *A* – свободное комбинирование; *Б* – абсолютное сцепление у самцов; *B* – сцепление с рекомбинацией у самок. Можно видеть, что m + n > 50% > o + p, а частота рекомбинации составляет (o + p) : (m + n + o + p) = 305 : 2839 = 10,75%

Например, по еще не вполне понятным причинам гены самцов дрозофил (за редким исключением) полностью сцеплены, в то время как у самок эти же гены свободно рекомбинируются (рис. 29). При этом в мейозе синаптонемальный комплекс (с. 47) появляется только у самок. Обычно обмен (рекомбинация) в группах сцепления происходит чаще (у человека, мыши) или исключительно (у дрозофилы, шелкопряда) у гомогаметного пола (с. 66).

Рекомбинация генов в группах сцепления

Связанный с мейозом *кроссинговер* ведет к взаимному обмену частями гомологичных хромосом (рис. 21). Для двух данных пар генов можно экспериментально определить характерную частоту обменов (рис. 29), которая в отдельных опытах колеблется около постоянной средней величины. Эта **частота рекомбинаций** (ЧР) экспериментально определяется по процентному отношению рекомбинантных гамет к общему изученному их числу.

Для сцепленных генов *vg* (или vg^+) и *pr* (или pr^+) на рис. 29 ЧР составляет 10,75%. Для генов в первой группе сцепления у *Drosophila melanogaster* в отдельных экспериментах были получены следующие значения ЧР: *y (yellow* – желтый цвет тела) и *w* (*white* – белоглазый): 1,5%; *y* и *v* (*vermilion* – киноварный цвет глаз): 31,2%; *y* и *B* (*bar* – полосковидные глаза): 48,7%; *v* и *B*: 22,4%; *f (forked* – вильчатые щетинки) и *B*: 0,5%.

Различные значения ЧР становятся понятными, если предположить, что гены занимают в хромосомах постоянные места (локусы). В этом случае ЧР могут использоваться для определения расстояния между ними. При этом допускается, что кроссинговеры, ведущие к обмену участками хромосом, распределяются по длине последних случайно. Значит, возможность таких кроссинговеров тем больше, чем дальше отстоят друг от друга обмениваемые генные локусы. Если сравнивать ЧР между тремя (или более) генами одной группы сцепления, выявляется следующая общая закономерность: пусть между геном 1 и геном 2 ЧР = a, а между геном 2 и геном 3 ЧР = b; тогда между геном 1 и геном 3 ЧР = a + b или a – b.

Это «*правило суммы – разности*» представлено на рис. 30 графически, причем ЧР изображены в виде отрезков.

Если полученные таким способом «расстояния между генами» нанести на прямую, возникает схема расположения локусов, соответствующая экспериментальным данным. С помощью этой методики Морган со своими сотрудниками Стёртевантом и Бриджесом изучали расстояние между многочисленными сцепленными генами дрозофилы. Это привело к общепринятой в настоящее время теории *линейного расположения генов* в хромосомах. Когда у какого-либо организма обнаруживается новый мутант (с. 69), путем его экспериментального скрещивания с генотипами, хромосомы которых уже маркированы, сначала

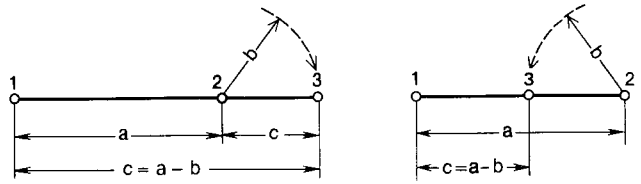


Рис. 30. Правило суммы-разности для частот рекомбинаций a, b и c при анализе на сцепление трех факторов для локусов 1, 2 и 3. В представленном слева случае ген 3 должен находиться за пределами расстояния 1 – 2, в случае справа – между генами 1 и 2

определяют несущую мутацию группу сцепления. После этого на основании ЧР определяют положение мутантного гена относительно других с уже установленной линейной локализацией. Таким образом

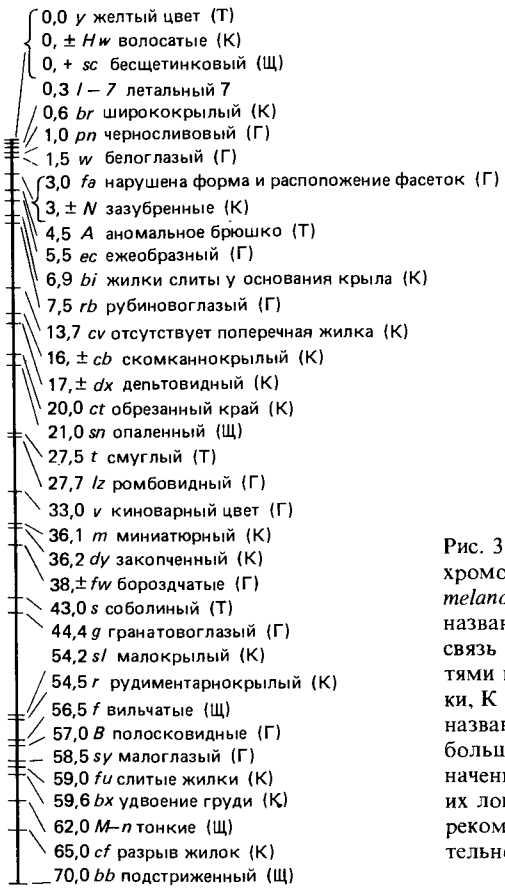


Рис. 31. Генетическая карта первой хромосомы (Х-хромосомы) *Drosophila melanogaster*. Стоящие в скобках после названия гена буквы указывают на связь признака с теми или иными частями насекомого: Г – глаза, Щ – щетинки, К – крылья, Т – тело. Перед русским названием помещены официальные, в большинстве случаев английские, обозначения генов и отмечены положения их локусов, определенные по частотам рекомбинации (в морганидах) относительно концевого локуса 0,0 (по Morgan, Stern)

строятся генетические карты хромосом (рис. 31). Такие карты в настоящее время составлены для многих организмов (вирусов, бактерий, растений и животных). Данные самых разнообразных экспериментов показывают, что они соответствуют реальности, т. е. правильно отражают порядок и относительное расстояние между генами в группе сцепления (это было подтвержено и исследованиями гигантских хромосом – рис. 12). Эти расстояния измеряются в единицах *морганидах*, названных так в честь Моргана; 1 морганида соответствует ЧР, равной 1%. Каждый ген имеет численное обозначение своего локуса (например, $v = 33{,}0$ на рис. 31), показывающее расстояние от того гена, который предположительно занимает крайнее левое положение в группе сцепления (например, $y = 0{,}0$ на рис. 31). При этом договариваются о том, какой из ее концов считать левым и какой правым.

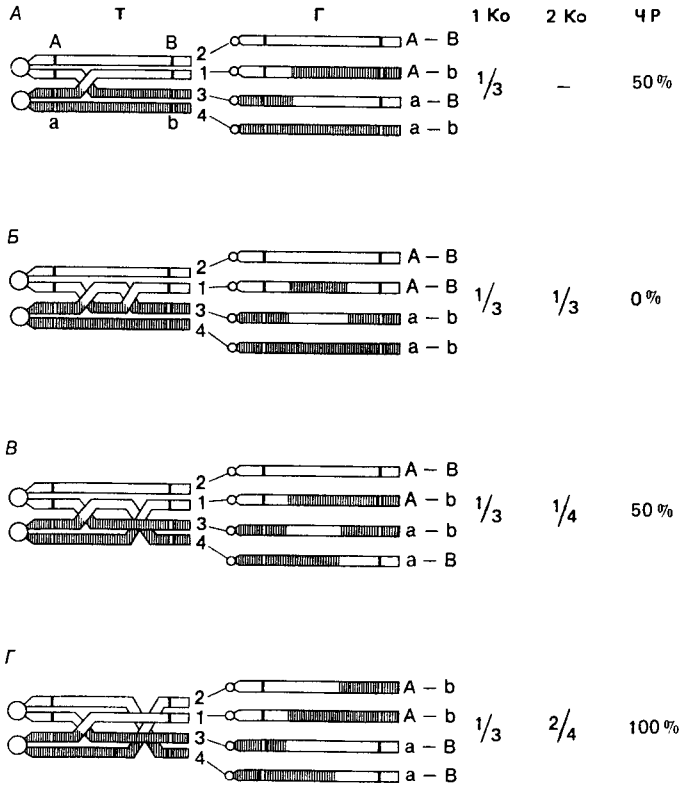


Рис. 32. Возможности кроссинговера. *А* – одиночный, *Б*–*Г* – двойной кроссинговер между локусами A/a и B/b: 1 Ко – первый кроссинговер; 2 Ко – второй кроссинговер, 1 и 2, 3 и 4 – сестринские хроматиды; Г – генный набор гамет после мейоза; ЧР – максимальная частота рекомбинаций; Т – тетрады

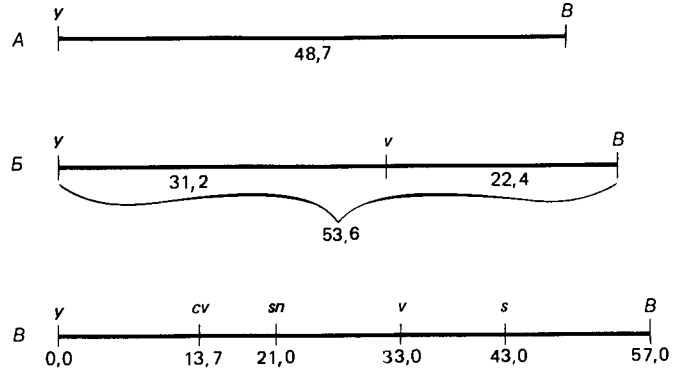


Рис. 33. Связь между частотами рекомбинации (ЧР) и расстояниями на генетической карте (map distances). *А* – непосредственно определенная ЧР между локусами *y* (*yellow*) и *B* (*Bar*). *Б* – введение промежуточного локуса *v* (*vermilion*), в результате чего может оцениваться и двойной кроссинговер между локусами *y*–*v* и *v*–*B*; расстояние *y*–*B* возросло. *В* – генетическая карта, построенная по ЧР ближе расположенных генов. Введены еще локусы *cv* (*crossveinless* = отсутствует поперечная жилка крыла), *sn* (*singed* = опаленный) и *s* (*sable* = соболиный)

Более глубокое понимание структуры генетических карт хромосом может быть достигнуто только в том случае, если будут учтены следующие закономерности *кроссинговеров* (Ко) (рис. 32): 1) обмен фрагментами хромосом происходит на *стадии четырех нитей тетрады;* 2) в Ко участвуют только две нити, и рекомбинация происходит лишь в том случае, если фрагментами обмениваются отцовская и материнская (гомологичные) хроматиды; вопрос о том, может ли происходить Ко и между сестринскими хроматидами, остается спорным, но в любом случае этот процесс не приводит к рекомбинации; 3) если в одной тетраде происходят множественные Ко, каждый из них может затрагивать *любые хроматиды, выбор которых случаен* и не зависит от других хроматид. В примере на рис. 32 I Ко происходит между хроматидами 1 и 3. Во II Ко могут принимать участие эти же хроматиды, однако так же вероятны и обмены между хроматидами 1 и 4, 2 и 4 или 2 или 3 (на рис. 32 не изображены); 4) Ко на определенном расстоянии затрудняет прохождение другого Ко. Эта *интерференция* у дрозофилы почти полная на расстоянии 10 морганид; с увеличением расстояния она ослабевает.

Даже если два гена лежат далеко друг от друга, значение ЧР в среднем может достигать *не более* 50%. Результаты экспериментов по скрещиванию в этом случае не отличаются от получаемых при свободном комбинировании признаков (см. рис. 29,*А*). Как показывает рис. 32, это прослеживается для всех возможных случаев. Не имеет значения, происходят ли во всех тетрадах простые, двойные или множественные кроссинговеры между двумя данными локусами: в среднем нерекомби-

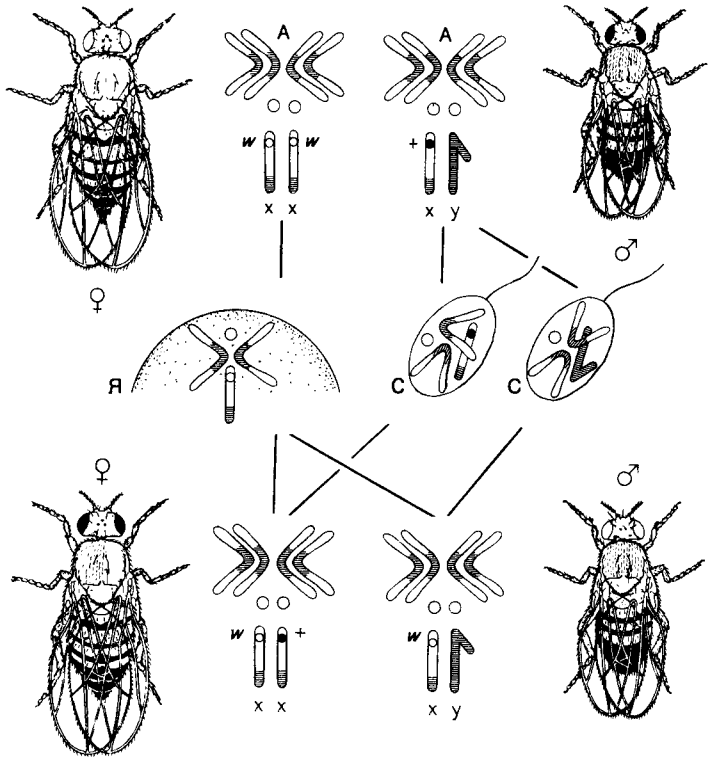


Рис. 34. Хромосомное определение пола у *Drosophila melanogaster* и сцепленное с полом наследование аллелей окраски глаз *w* (*white*) и + (дикий тип): А - аутосомы; X и Y - половые хромосомы; Я - яйцеклетка; С - сперматозоид после мейоза. Бедный генами гетерохроматин заштрихован

нантные классы (ЧР = 0%) так же часты, как и классы со 100% рекомбинаций; остальные случаи имеют ЧР = 50%. Для определения «истинных» расстояний должны бать выявлены все простые и множественные кроссинговеры между локусами, что невозможно при анализе на сцепление двух факторов, разделенных расстоянием, превышающим область интерференции (с. 63). *Расстояние на карте* можно определить, только использовав и другие лежащие между исследуемыми гены, что позволяет учесть все встречающиеся варианты кроссинговера. Поэтому при построении хромосомных карт небольшие расстояния между генами, на которых из-за интерференции возможен только один кроссинговер, наносятся по очереди. Связь между значениями ЧР и расстоянием на картах (map distances) показана на рис. 33 на примере первой группы сцепления дрозофилы с использованием приведенных на с. 0056 экспериментальных данных и изображенных на рис. 31 локусов. Генетическая карта длиной 70 морганид (рис. 31) превышает максимальное значение ЧР 50%, полученное в опытах с анализом на сцепление двух факторов *y* и *bb*. Длина второй хромосомы достигает 104 морганид, третьей - 106, а в маленькой четвертой хромосоме (рис. 11, 34) концевые гены удалены друг от друга только на 3 морганиды.

Наследственность и определение пола

У подавляющего большинства раздельнополых животных пол развивающегося из яйцеклетки индивида определяют хромосомные факторы (гены). Это называется *генотипическим определением пола*. В диплоидном организме имеются два гомологичных набора одинаковых *аутосом* (2А) и в большинстве случаев одна пара гетеросом, или *половых хромосом*. В аутосомном наборе обоих полов отцовские и материнские хромосомы морфологически (рис. 34) и функционально равноценны, а между половыми хромосомами имеются, как правило, морфологические (рис. 9, 34) и всегда функциональные различия. Распределение половых хромосом в мейозе и их комбинирование при оплодотворении показаны на рис. 34. Ту из них, которая представлена у одного из полов в двойном числе, называют *X-хромосомой*. Она противопоставляется *Y-хромосоме*, присутствующей в одном экземпляре. В приведенном на рис. 34 примере мужской пол характеризуется формулой: 2А + XY, а женский - 2А + XX, где 2А соответствует трем парам (2 × 3) аутосом. В мейозе самка с таким набором дает по половым хромосомам только один тип гамет (яйцеклеток) 1А + X, поэтому ее пол называется *гомогаметным*. Так как в мейозе у самцов с генотипом 2А + XY обе половые хромосомы ведут себя как партнеры по конъюгации, возникают два типа спермиев - с генотипами 1А + X и 1А + Y. В этом случае мужской пол является гетерогаметным. Спермии с X-хромосомой определяют женский, а с Y-хромосомой - мужской пол.

При нормальном мейозе оба типа сперматозоидов образуются с одинаковой частотой. Если они оплодотворяют яйцеклетку с одинаковой вероятностью, должно наблюдаться *отношение полов* 1 : 1, которое у многих животных обычно отмечается и в действительности.

Сейчас прежнее предположение о том, что у человека это соотношение к моменту оплодотворения сильно смещено в сторону мужских зигот, подвергается сомнению. Также не доказана более высокая смертность мужских эмбрионов и плодов во время беременности по сравнению с женскими. Во всяком случае для «белой расы» установлено отношение полов в момент рождения 100 ♀ к 106 ♂. Оно выравнивается, доходя до 1 : 1, ко времени наступления половой зрелости из-за более высокой смертности мальчиков и далее с возрастом еще более смещается в пользу женщин. Если действительно при зачатии преобладают мужские зиготы, тогда в оплодотворении должно было бы принимать участие больше сперматозоидов с Y-, чем с X-хромосомой.

Роль *Y-хромосомы* в определении пола различна у разных групп

животных. У дрозофилы эта хромосома не оказывает на него непосредственного влияния, и пол зависит от *отношения между числом X-хромосом и числом наборов аутосом.*

Это утверждение основано на редких, но регулярно наблюдаемых случаях, при которых в результате ошибок распределения в мейозе или митозе формируются аномальные хромосомные наборы (с. 72). При этом насекомые с наборами XXX + 3A и XXY + 2A развиваются в таких же нормальных самок, как и особи XX + 2A, а набор XY + 2A приводит, как и X0 + 2A (случай отсутствия Y-хромосомы), к развитию самцов. В целом получается, что соотношение X:A = 1 определяет женский, а X:A = 0,5 – мужской пол. Если оно оказывается между 1 и 0,5 (например, 2X:3A = 2/3), формируются промежуточные в половом отношении формы – так называемые *интерсексы.* На развитие влияют и соотношение больше 1 (например, 3X:2A) и меньше 0,5 (например, X:3A). В первом случае формируются стерильные *сверхсамки,* во втором – стерильные *сверхсамцы.* И те и другие обладают пониженной жизнеспособностью. Таким образом, нормальная жизнеспособность и пол зависят от равновесия генов, находящихся в разных хромосомах. Эта *теория генного баланса* справедлива и в отношении аутосомных факторов (с. 73).

Хотя гетерохроматиновая Y-хромосома (см. рис. 34) дрозофилы и не определяет пола, она необходима для существования вида, поскольку содержит многие факторы, обеспечивающие развитие нормальных подвижных сперматозоидов. В этой хромосоме, за одним исключением (локус *bb* рис. 31), отсутствуют гены, способные действовать как аллельные по отношению ко многим сотням структурных генов X-хромосомы, зато гетерохроматин Y-хромосомы богат повторяющимися последовательностями (с. 86), кодирующими, в частности, рРНК. Для мелкой *Y-хромосомы человека* (рис. 9) также не установлено достоверно какого-либо классического генного локуса. Однако Y-хромосома млекопитающих в противоположность Y-хромосоме мух оказывает непосредственное влияние на формирование пола, поскольку содержит определяющие мужской пол факторы (ср. с. 73). В этом случае даже особи с генотипом 2A + XXXXXY характеризуются мужским фенотипом.

Если исходные функции Y-хромосомы переходят к другим хромосомам, в ходе эволюции она может исчезать. Такие *генотипы X0* встречаются у разных групп животных. При этом определение пола идет по типу XY. В ходе мейоза у гетерогаметного пола образуются два сорта гамет – с A + X и только с A. При женской гомогаметности первый тип, соединяясь с яйцеклеткой A + X, определяет женский пол (зигота 2A + XX), а сперматозоид без половой хромосомы – мужской пол 2A + X0.

До сих пор рассматривались примеры, когда *гомогаметным* (2A + XX) был женский, а *гетерогаметным* (2A + XY или 2A + X0) – мужской пол. Это наблюдается, в частности, у двукрылых, клопов, жуков, прямокрылых, многих рыб, некоторых амфибий (лягушки рода

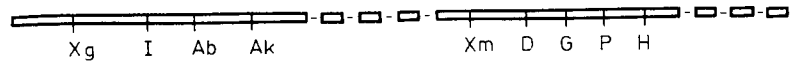


Рис. 35. Предположительная генетическая карта X-хромосомы человека: *Ab* – альбиинизм глаз; *Ak* – ангиокератома (кожное заболевание); D – дейтеранопия (слепота на зеленый цвет); *G* – глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа (фермент); *H* – гемофилия A; *I* – ихтиоз (кожное заболевание); *P* – протанопия (слепота на красный цвет); X_g – группа крови; X_m – группа сыворотки (по Race, Sanger)

Rana) и у всех млекопитающих. В других классах и семействах животных гомогаметен самец. Он образует только один тип сперматозоидов, в то время как гетерогаметная самка в результате мейоза дает одинаковое количество яйцеклеток, определяющих женский (A + Y или A + 0) и мужской (A + X) пол. Мужская гомогаметия доказана для бабочек, птиц и рептилий, отдельных видов рыб и земноводных (хвостатые амфибии и шпорцевая лягушка *Xenopus*).

Так как X-хромосома в большинстве случаев несет множество генов (рис. 31), известны правила наследования определяемых ими признаков (*сцепленное с полом наследование*, рис. 34). Поскольку для этих генов в Y-хромосоме нет аллельных, у гетерогаметного пола они представлены одной дозой и особь является по ним *гемизиготной.* При гемизиготности могут проявляться все рецессивные гены. Хорошо известна связываемая с X-хромосомой человека группа сцепления, включающая более 100 наследственных факторов (предположительная генетическая карта – рис. 35). На рис. 36 показан ход наследования на примере одного из

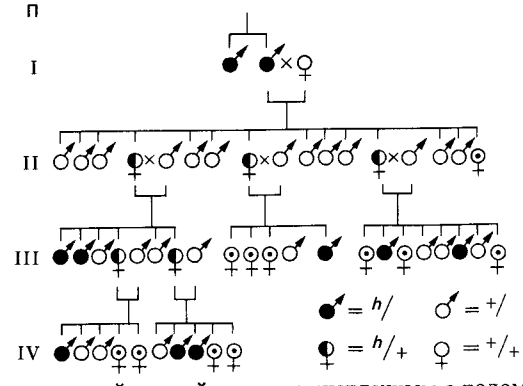


Рис. 36. Родословиая швейцарской семьи со сцепленным с полом наследованием заболевания крови (гемофилии A). В первом поколении (П I) больной гемофилией (*h/*) женился на нормальной гомозиготной женщине +/+. В ПII ни один из 10 сыновей не мог болеть гемофилией, но 3 из 4 дочерей оказались гетерозиготными (*h*/+) носительницами гена. В ПIII 5 из 10 сыновей были больны гемофилией, и в ПIV вероятность появления таких больных соответствует 50%. Кружок с точкой означает дочерей, генотип которых неизвестен (*h*/ + или +/+) (по Fonio)

локусов, определяющих свертывание крови (*гемофилию*). Больные гемофилией женщины, которые должны быть гомозиготными по этому гену, могут рождаться от брака здоровой его носительницы с мужчиной-гемофиликом. Такие случаи известны, но они крайне редки, так как частота гена гемофилии невелика. Из распределения и комбинирования X- и Y-хромосом вытекает, что в отношении сцепленных с полом генов реципрокные скрещивания (с. 54) приводят к разным результатам. Это объясняется тем, что (при гомогаметности женского пола) сыновья получают X-хромосомы только от матери.

Особый тип хромосомного определения пола встречается у некоторых систематических групп беспозвоночных, размножающихся партеногенетически. У перепончатокрылых (осы, пчелы, муравьи) самцы (трутни) развиваются из неоплодотворенных яиц (с. 49) и являются гаплонтами (у пчел n = 16), в то время как самки, формирующиеся в результате полового процесса, диплоидны. При этом *гапло-дипло-механизме* решающее значение, безусловно, имеет общее число хромосом (n = ♂, 2n = ♀). Однако в отдельных случаях, картина осложняется, так как могут встречаться и самцы с 2n.

Генотипическому определению пола противопоставляется *фенотипическое*, когда направление половой дифференцировки определяется не генами, а какими-либо факторами внешней среды. Так, у морского червя *Bonellia viridis* оплодотворенные яйцеклетки сначала развиваются в индифферентные в половом отношении личинки, которые могут давать начало и самцам, и самкам. Личинки, свободно развивающиеся в морской воде, становятся самками. Другие личинки прикрепляются на 4–6 дней к хоботку взрослой самки, что обусловливает их превращение в самцов[1]. Если период прикрепления экспериментально сократить, ослабив тем самым влияние на личинку веществ самки, формируются интерсексы.

У некоторых животных (например, амфибий) с хромосомным (генотипическим) определением пола факторы внешней среды, например *температура* или *гормоны*, могут влиять на развитие таким образом, что половой фенотип не соответствует хромосомному набору. Это в принципе возможно у всех позвоночных, так как гонады и другие половые органы сначала закладываются у них как бисексуальные образования (с. 461).

У некоторых рыб-«чистильщиков», имеющих гаремы, доминирующая самка берет на себя функции самца при его гибели или удалении. В этом случае психические факторы определяют дифференцировку ткани семенников из эмбриональной закладки, сохраняющейся в составе гонад.

Морской кольчатый червь *Ophryotrocha puerilis* меняет пол в течение жизни. Молодые особи сначала являются самцами, а сформировав

[1] Карликовые самцы бонеллии обитают внутри половых путей самки. – *Прим. ред.*

15–20 сегментов, превращаются в самок. Если отрезать задние сегменты, оставив только 5–10 передних, регенерирующие животные снова становятся самцами и остаются ими до тех пор, пока не достигнут характерных для самок размеров.

Мутации, генный баланс, аллелизм и популяционная генетика

Типы мутаций

Мутации представляют собой *изменения наследственного вещества*. Они происходят у всех живых существ и дают исходный материал для возникновения новых рас и видов (с. 478). Выделяются мутации генные (точечные), хромосомные (структурные) и связанные с изменением числа хромосом (рис. 37).

В самом простом случае *генная мутация* может быть вызвана заменой единственного основания в последовательности ДНК (рис. 37, *А*). Когда пурин замещается пурином (например, G → A) или пиримидин пиримидином (C → T), говорят о *транзиции*, а если на месте пурина оказывается пиримидин (или наоборот) – о *трансверсии*. Поскольку ген как функциональная единица включает от сотен до тысяч оснований, разнообразнейшие изменения, затрагивающие и отдельные из них (иногда большое количество) (рис. 37, *Б*), также относят к генным мутациям. При этом утрата или встраивание дополнительных оснований действуют так же, как и их перестановки (инверсии) в пределах одного гена.

Известны генные мутации по всем признакам организма, отражающиеся на морфологических, физиологических, биохимических и психических фенах. У человека на основе мутаций обнаруживается все большее количество менделирующих генов. Опубликованный в 1970 г. список включает 531 рецессивный и 837 доминантных аутосомных, а также 119 сцепленных с полом наследственных факторов, каждому из которых соответствует определенный фен[1].

Хромосомные мутации в противоположность генным при благоприятных условиях могут быть выявлены на микроскопическом препарате (рис. 12, 13). *Инверсии* изменяют частоту рекомбинаций (рис. 37); кроме того, в гетерозиготном состоянии они препятствуют возникновению жизнеспособных рекомбинантов, т. е. действуют как «ингибиторы кроссинговера» (рис. 46). В результате блоки генов наследуются как неделимое целое, что может влиять на способность вида к адаптации. После одновременных разрывов негомологичных хромосом их фрагменты могут соединяться путем реципрокных *транслокаций* (рис. 37, *Г*), т. е. изменяя свою принадлежность к группе сцепления. *Выпадения (нехват-*

[1] Феном называется элементарный дискретный признак фенотипа. – *Прим. ред.*

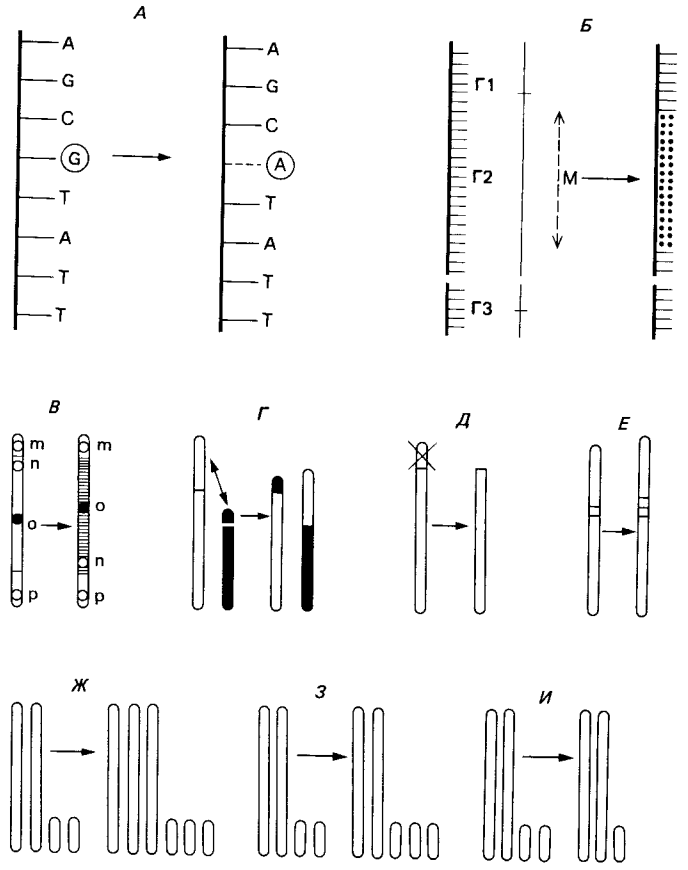


Рис. 37. Типы мутаций. *А* – точечная мутация; изменение единственного основания. *Б* – «точечная мутация» (генная мутация); изменение значительной части гена (Г2); Г1 и Г3 – соседние с ним гены; короткие штрихи обозначают, как и на *А*, отдельные основания ДНК; разрыв в области Г2 означает, что в состав гена как функциональной единицы входит значительно больше оснований; М – участок мутации. *В* – инверсия; m – p – генные локусы; инвертированная область заштрихована. *Г* – реципрокная транслокация между негомологичными хомосомами. *Д* – нехватка (deficiency). *Е* – дупликация. *Ж* – эуплоидная мутация. *З* – мутация, ведущая к трисомии. *И* – мутация, ведущая к моносомии

ки) фрагментов приводят к утрате отдельных (иногда многих) генов (рис. 12). Их гомо- или гемизиготные носители часто погибают на ранних стадиях развития (летальные факторы, с. 0091) или развиваются аномально. *Дупликации* могут нарушать генный баланс, но наряду с этим позволяют увеличивать набор генов вида. Сначала гены в удвоившихся участках одинаковы, однако позже новые мутации могут привести

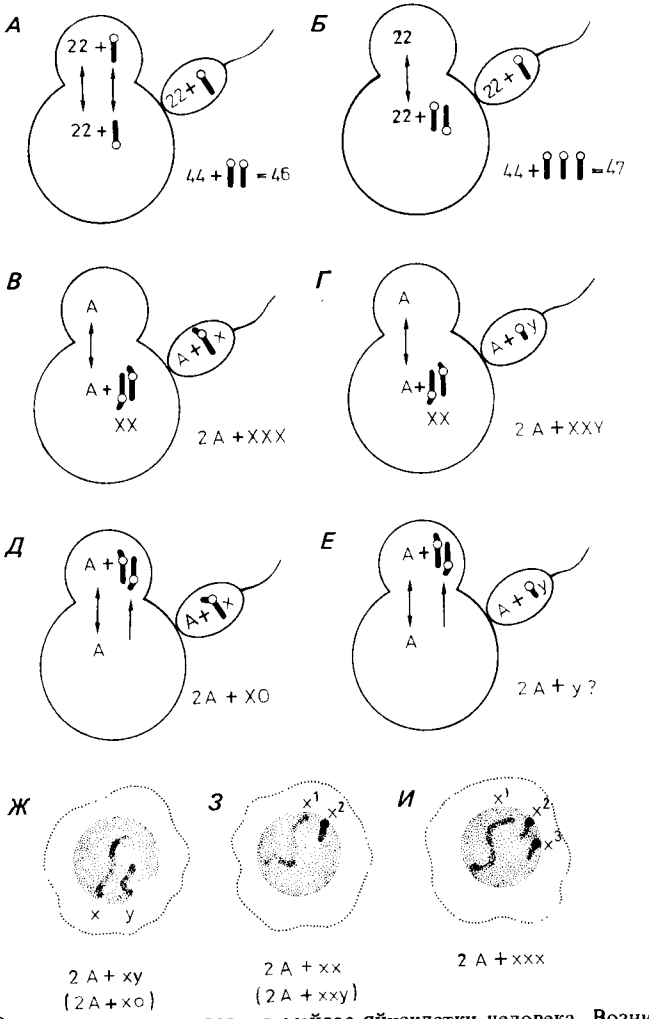


Рис. 38. Распределение хромосом в мейозе яйцеклетки человека. Возникновение анэуплоидного генотипа и инактивация Х-хромосом. *А* – все 46 хромосом нормально распределяются между яйцеклеткой и полярным тельцем; особо выделена мелкая 21-я аутосома; оплодотворенная яйцеклетка имеет 46 хромосом. *Б* – нерасхождение 21-й пары аутосом ведет к трисомии по 21-й паре (синдром Дауна) с 47 хромосомами в оплодотворенном яйце. *В* – *Е* – нерасхождение Х-хромосом при нормальном распределении аутосом (А). *В* и *Г* – обе Х-хромосомы остаются в яйцеклетке (*В* – генотип девочки 2А + XXX; *Г* – генотип мужчины с синдромом Клайнфелтера). *Д* и *Е* – обе Х-хромосомы попадают в полярное тельце: *Д* – генотип девочки с синдромом Тернера; *Е* – вероятно, гибель зародыша. *Ж* и *И* – состояние Х-хромосом в интерфазном ядре при различных хромосомных формулах; *Ж* – отсутствие полового хроматина; *З* – одна Х-хромосома (X^1) активна, вторая (X^2) инактивирована и представлена тельцем полового хроматина; *И* – два тельца полового хроматина

к качественным различиям исходно идентичных генов, что равноценно появлению новых генов.

У человека нередко встречается транслокация фрагмента хромосомы 21 (рис. 9) на более крупную аутосому (например, 14). Если при этом имеются еще две свободные хромосомы 21, возникает так называемая трисомия по 21-й паре (с. 72), внешне выражающаяся в виде так называемой «монголоидности», связанной с идиотией. Тяжелое нарушение развития – «синдром кошачьего крика» – связано с нехваткой у больных детей половины короткого плеча хромосомы 5. Нехватка фрагмента хромосомы 22 (эта мутация называется филадельфийской хромосомой) описана у пациентов, страдающих одной из форм злокачественной анемии.

Мутации, связанные с изменением *числа хромосом*, обусловлены их неправильным распределением в ходе мейоза и митоза. Если хромосомы вообще не расходятся при делении, формируются сбалансированные *эуплоидные* генотипы, и из диплоидной исходной формы могут возникать жизнеспособные полиплоидные расы с числом хромосом 3 n (рис. 37) или 4 n. Дополнительными мерами можно еще более повысить степень плоидности. Создание новых сортов и видов путем *полиплоидизации* у растений распространено гораздо больше, чем у животных. В последнем случае триплоидия из-за нарушения генного баланса часто ведет к интерсексуальности (с. 74), например у бабочек и кур. Если в анафазе мейоза (рис. 38) или митоза не расходятся и остаются в одной дочерней клетке отдельные хромосомы, возникают *анэуплоидные* генотипы. При этом *трисомией* называют наличие трех экземпляров хромосомы одной пары (рис. 37, *З*), а *моносомией* – утрату одной хромосомы.

Хромосомные мутации у человека наблюдаются часто. В среднем 1–3% новорожденных имеют такие аномалии. Значительно выше процент аномалий на предродовых стадиях. Все тяжелые случаи, ведущие к прекращению развития и гибели плода, при этом приводят к спонтанным абортам. По некоторым оценкам, так прерывается до 50% всех беременностей.

Генный баланс

У человека, как и у дрозофилы, при анэуплодии генный баланс нарушается так, что нормальное развитие происходить не может. Ошибки распределения хромосом в результате их нерасхождения (nondisjunction) в принципе могут затрагивать любую из 23 пар. На рис. 38 представлены некоторые наиболее частые случаи нерасхождения при мейозе яйцеклетки. Однако анэуплоидия может возникать и в результате нарушений процесса созревания сперматозоидов, а также при соматических митозах.

Обусловленная *трисомией* по аутосоме 21 (рис. 38, *Б*) генетическая аномалия (*синдром Дауна*) связана с изменением как физического («монголоидность»), так и психического (клиническая идиотия) фенотипа.

Этот синдром обнаруживается в среднем у одного из 500–600 новорожденных. С увеличением возраста матери возможность возникновения этой аномалии возрастает, что может быть вызвано нарушением функциональной связи между аппаратом веретена и центромерой хромосомы. У более старых матерей риск повышен, так как в этом случае больше «период ожидания» ооцитов, находящихся на стадии мейоза уже в момент рождения женщины (с. 46). Другие аутосомные трисомии (с летальным исходом) известны только для хромосом 13 и 18; остальные, по-видимому, приводят к гибели эмбрионов на ранних стадиях развития.

Относительно часто наблюдается нерасхождение половых хромосом. Так, обе Х-хромосомы могут либо оставаться в яйцеклетке (рис. 38, *В, Г*), либо попадать в полярное тельце (рис. 38, *Д, Е*). В зависимости от хромосомного набора оплодотворяющего сперматозоида формируются различные генотипы. Генотип 2А + ХХХ (рис. 38, *В*) соответствует особям женского пола, у которых нарушение генного баланса прежде всего приводит к психической патологии. При генотипе 2А + ХХУ (рис. 38, *Г*) добавочная Y-хромосома обусловливает развитие преимущественно по мужскому типу. Однако у этих мужчин с *синдромом Клайнфелтера* имеются и черты женской конституции, в частности в признаках грудных желез и характере волосяного покрова. Синдром Клайнфелтера, наблюдающийся в среднем у одного из 600 новорожденных, почти всегда приводит к стерильности: в недоразвитых семенниках не формируется сперматозоидов. Если яйцеклетку без Х-хромосомы оплодотворяет Х-сперматозоид, из получившейся зиготы 2А + Х0 формируется физически и психически неполноценная, остающаяся стерильной девочка (не развиваются яичники). Этот *синдром Тернера* встречается с частотой примерно один случай на 1500 родов. Мужчины с генотипом 2А + Y0 (рис. 38, *Е*) неизвестны. Очевидно, такие эмбрионы вообще нежизнеспособны, так как у них отсутствуют многие жизненно важные гены Х-хромосомы. Нередко у мужчин обнаруживают хромосомный набор 2А + ХУУ. Имеются данные, что эта аномалия коррелирует с высоким ростом и, возможно, со склонностью к антисоциальным поступкам[1)].

Если ошибки распределения хромосом происходят при эмбриогенезе в соматических клетках, возникают *мозаичные особи*, у которых наряду с нормальными участками тела имеются зоны с аберрантными хромосомными наборами (например, с трисомией по 21-й паре). В фенотипе при этом в большинстве случаев проявляются промежуточные признаки (слабо выраженная форма монголоидности).

Мозаичность по наборам половых хромосом образуется путем утраты Х- или Y-хромосомы в ходе митозов дробления. Это приводит к *гинандроморфизму*, т. е. к формированию индивидов, имеющих одновременно женские и мужские клетки. У насекомых, у которых в большинстве случаев отсутствуют половые гормоны, такая мозаичность проявля-

---

[1)] По-видимому, правильнее говорить о врожденной психической неполноценности. – *Прим. ред.*

ется в соответствии с генотипом клеток всех характеризующихся половым диморфизмом структур. Однако у позвоночных половые гормоны могут менять хромосомный пол клеток. Вместе с тем иногда встречаются люди, имеющие одновременно семенники и яичники. Гинандроморфизм не следует путать с *интерсексуальностью* (с. 66), когда хромосомный состав всех клеток тела одинаков и аномалия основана на том, что ни женская, ни мужская тенденция развития не доминирует в достаточной степени.

Разнообразные патологии, связанные с анэуплоидией и обусловленными ею нарушениями генного баланса, четко демонстрируют, что нормальные развитие и жизнедеятельность зависят не только от качественного состава отдельных генов. Не менее важно и сбалансированное *количественное соотношение генов* в хромосомном наборе. Как резко реагирует на отклонения от этого соотношения организм, показывает пример трисомии по 21-й паре, при которой избыточное количество хромосомного материала составляет всего около 1%.

Особые проблемы возникают и в случае нормальных генотипов, когда богатая генами Х-хромосома у гомогаметного пола представлена двойной, а у гетерогаметного – единичной дозой. В ходе эволюции возникли различные механизмы, компенсирующие возможные опасные последствия различного *действия дозы*. У самцов дрозофил одиночный ген в Х-хромосоме действует почти так же, как и пара генов у самок. Особенно остроумно эта трудность обходится у млекопитающих. После стадии бластоцисты (рис. 62, *Б*) одна из двух Х-хромосом самок здесь полностью или частично инактивируется и в таком виде клонально (с. 95) передается дальше. При этом инактивированная Х-хромосома образует видимое в интерфазном ядре тельце. Этот *половой хроматин* отсутствует у мужчин и у девочек с синдромом Тернера, имеющих только одну Х-хромосому (рис. 38, *Ж*). В нормальных женских клетках, как и у мужчин с синдромом Клайнфелтера, обнаруживается одно тельце полового хроматина (рис. 38, *З*). При аномальных генотипах с тремя и более Х-хромосомами количество телец полового хроматина увеличивается (рис. 38, *И*). Во всех этих случаях активной остается лишь одна Х-хромосома. У высших млекопитающих (с. 430) инактивация материнской или отцовской Х-хромосомы в отдельных клетках и возникающих от них клонах происходит случайно. Поэтому женский организм в отношении сцепленных с Х-хромосомой генов имеет мозаичную природу, что проявляется в пестрой окраске тела или пятнистом распределении ферментов (например, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, рис. 35). У изученных до настоящего времени сумчатых, напротив, всегда инактивируется отцовская Х-хромосома.

Частота мутаций и спектр жизнеспособности

Различают *спонтанные мутации*, появляющиеся при нормальных условиях среды, и *экспериментальные мутации*, вызванные действием

особых обусловливающих (мутагенных) факторов. Под *частотой мутаций* понимают отношение числа гамет с новой мутацией к общему числу изученных гамет данного поколения.

Для *отдельных генов* дрозофилы частота спонтанных мутаций оценивается в 10^{-4}–10^{-6}. Величины того же порядка получены и для генов человека. Так, например, вероятность мутирования в одном поколении какого-либо нормального гена свертывания крови в ген, обусловливающий гемофилию, составляет примерно $(2–4)\cdot10^{-5}$. Однако стабильность различных генов неодинакова. Умножив среднюю частоту мутаций отдельного гена на очень приблизительно известное число генов организма, можно получить общую частоту мутаций. Она оценивается в 10–50%. Это означает, что до половины всех половых клеток вводят в популяцию новые мутации.

Применение мутагенных факторов может во много раз повысить спонтанную частоту мутаций. Такими факторами являются *ионизирующие излучения* (ультрафиолетовое, рентгеновское и корпускулярное), а также некоторые *химические вещества*, например HNO_2 (с. 26), аналог азотистого основания 5-БДУ, формалин и алкилирующие агенты (например, этилметансульфонат и иприт). Многочисленные опыты с разнообразнейшими организмами показали, что вероятность мутаций повышается *прямо пропорционально дозе облучения* или концентрации вещества. При облучении не может быть обнаружена *подпороговая* («безвредная») *минимальная доза*. Определяющее значение имеет полученная в течение всей жизни поколения *общая доза*. Однако опыты на мышах показывают, что в последнем случае мутагенный эффект слабее, чем в случае такой же по величине дозы при кратковременном облучении. На экспериментальных данных базируются государственные законы по защите от облучения. *Профилактика мутаций* необходима потому, что более 90% новых мутаций сказываются на жизнеспособности организма. При этом в большом количестве происходят изменения наследственного вещества, которые как *летальные факторы* (с. 91) приводят к смерти всех их носителей на какой-либо стадии онтогенеза. Часто мутации вызывают гибель в процессе развития по крайней мере половины носителей (*полулетальные факторы*). Велика также доля *субвитальных факторов*, снижающих жизнеспособность настолько, что до 50% пораженных особей не достигает половозрелости. Выжившие носители новых мутаций часто имеют отклонения от нормы, выражающиеся в самых разнообразных нарушениях развития. Не более 10% всех мутаций обусловливают фены, практически не снижающие при определенных условиях внешней среды приспособленности организма. В качестве примера можно назвать признаки, связанные с окраской и формой тела. И наконец, в редких случаях возникают наборы генов, дающие мутантам преимущества по сравнению с исходным типом (*сверхвитальные факторы*). Их распространение в популяции в определенных условиях поддерживается естественным отбором (с. 480). Такие «положительные

мутации» являются необходимым условием возникновения новых, более приспособленных к окружающей среде рас и видов.

Итак, новые мутации лишь в редких случаях приводят к изменениям, не влияющим на жизнеспособность или даже повышающим ее. Это верно как при спонтанном, так и при экспериментальном их появлении, что объясняется двумя причинами. Во-первых, мутации основаны на *случайных событиях*, не зависящих непосредственно ни от природы мутагенных факторов, ни от потребностей организма. Во-вторых, наследственное вещество каждого вида представляет собой систему тонко «подогнанных» между собой носителей информации. В течение миллионов лет эволюции опробовалось и отбрасывалось невообразимо большое число ее возможных изменений. Таким образом, вероятность того, что случайная новая комбинация генов окажется лучше старой, очень мала.

Причины спонтанной мутабильности известны пока недостаточно. Обсуждается мутагенное действие космических лучей, излучения радиоактивных элементов земной коры, радиоактивных изотопов и органических соединений, принимающих участие в обмене веществ организма, а также сильных температурных шоков. Не исключены ошибки в репликации генов и термодинамическая нестабильность, связанные с их собственным молекулярным строением. Наряду с *мутациями половых клеток*, которые в виде наследственных факторов передаются следующим поколениям, изменения наследственного вещества происходят и в других клетках тела. Эти *соматические мутации* в случае деления мутировавших клеток могут приводить к появлению мозаичных областей, отличающихся по наследственным признакам от остальной части тела (например, частичный альбинизм). У растений можно вегетативно размножить мутировавшие побеги и получить в результате новые сорта. Для большинства многоклеточных животных это исключено, так как у них имеется только половое размножение. Сейчас обсуждается роль соматических мутаций как возможной причины *рака* и *процессов старения* (с. 163).

Аллелизм

Генные мутации превращают одно аллельное состояние в другое. Ген как участок молекулы ДНК может мутировать в разных местах и в разной степени (рис. 37). При этом образуются различные мутантные аллели (a^1, a^2, ... a^n). Кроме того, возникший из нормального аллеля (a^+) аллель a^1 может мутировать сам непосредственно в состояние a^2. Таким способом образуются «семейства генов», члены которых называются *множественными аллелями одного локуса*. Имеются характерные вероятности протекания отдельных этапов мутационного процесса; многие из них обратимы. Это значит, что обратная мутация аллеля a^2 может снова привести к a^1 или a^+.

Как правило, *серия аллелей* обусловливает сходные или сопоставимые фены. Для локуса *white* дрозофилы (рис. 12, 31, 34) известно более 20 аллелей. Дикий аллель w^+ связан с темно-красным цветом глаз дикой расы. Противоположный член серии – аллель w – полностью подавляет образование пигмента (белые глаза). Другие аллели этой серии, например w^a (абрикосовый), w^e (эозиновый), w^i (цвета слоновой кости), обусловливают промежуточную между красной и чисто белой окраску глаз.

Широко распространены множественные аллели в популяциях людей. В качестве примера упомянем *гены групп крови*, отвечающие за образование или отсутствие различных факторов крови типа изоагглютиногенов, относящихся к мукополисахаридам и встречающихся в мембране эритроцитов и в сыворотке. В классической системе (в упрощенном виде) имеются три аллеля I^A, I^B, I^O (*A, B, O*). В диплоидном организме они встречаются попарно и определяют фенотип своей группы крови: А – при генотипах *A/A* или *A/O* (*A* доминирует над *O*); В – при генотипах *B/B* или *B/O* (*B* доминирует над *O*); АВ – при генотипе *AB* (кодоминантность, с. 56) и О – при генотипе *O/O*. В определении групп крови по *резус-фактору*, вероятно, принимают участие три тесно сцепленных гена, каждый из которых может встречаться либо в доминантном, либо в рецессивном состоянии (*D* или *d, C* или *c, E* или *e*). Их комбинации дают восемь возможных типов хромосом (*DCE, DCe, Dce, ... dce*). Доминантные аллели обусловливают антигены D, C или E (резус-положительный фенотип); при наличии рецессивных аллелей эти антигены отсутствуют (резус-отрицательный фенотип). У человека в настоящее время известно по крайней мере 15 независимых локусов групп крови с более чем 70 аллелями.

Частота генов и популяционная генетика

В различных популяциях аллели из *серии групп крови* представлены с разной частотой. Для примерно 275 000 швейцарских солдат получены следующие частоты этих групп: А – 47,5%; В – 8%; АВ – 3,5% и О – 41%. Эти показатели более или менее типичны для Средней Европы. В Азии доля людей, с группой В повышается до 40% за счет снижения участия групп А и О. Задачей *популяционной генетики* является изучение закономерностей распределения аллелей и изменения частот генов при смене поколений.

В самых общих чертах можно сказать, что популяционная генетика исследует *динамику распределения* различных генотипов в ряду поколений, учитывая при этом как взаимодействие генотипов в зависимости от размеров популяций, так и влияние разнообразнейших факторов отбора. Этот раздел генетики имеет основополагающее значение для *эволюционного учения* (с. 480). Так как он требует сложного математического аппарата, мы ограничимся здесь лишь дающими общее представление упрощенными примерами.

Для резус-аллелей *D* и *d* в Средней Европе определены такие частоты:

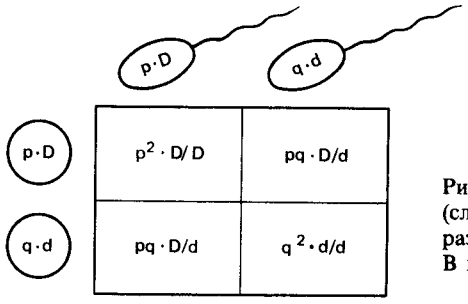


Рис. 39. Комбинирование яйцеклеток (слева) и сперматозоидов (вверху) с разными частотами (p и q) генов D и d. В квадратах – частоты генотипов в популяции

p = 0,6 для *D*; q = 0,4 для *d* (сумма p + q должна быть равной единице). Как показано на рис. 39, эти частоты переносятся на частоту гамет. Следовательно, существует вероятность p = 0,6 того, что яйцеклетка или сперматозоид несет ген *D*, и вероятность $p^2 = 0{,}36$ рождения гомозиготного резус-положительного ребенка. Из частот генов, представленных на рис. 39, вытекает следующее распределение генотипов в одном поколении: $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$. Это соотношение известно как закон *Харди – Вайнберга*. В нашем примере из него следует, что в популяции 36% генотипов *D/D*, 48% *D/d* и 16% *d/d*. Так как *D* доминирует над *d*, на 84% резус-положительных людей будет приходиться 16% резус-отрицательных. У вида *Homo sapiens* кроме генов групп крови такой *полиморфизм* характерен и для многих других наследственных факторов.

С помощью формулы Харди – Вайнберга можно рассчитывать частоты генов и генотипов в популяциях. Причиной *кистозного фиброза* у человека (с. 92) является рецессивный аллель *f*. На 1500–2000 новорожденных приходится один гомозиготный *f/f* ребенок. Таким образом, q^2 составляет примерно 1/1600, а q (частота *f*) – 0,025; значит, для f^+ p = = 0,975. Частота гетерозигот $f^+/f = 2pq = 2 \cdot 0{,}975 \cdot 0{,}025 \simeq 0{,}05$. Вероятность рождения ребенка с генотипом *f/f* в неблизкородственном браке равна $0{,}05 \cdot 0{,}05 \cdot 0{,}25 = 0{,}000625 = 1:1600$. Для близкородственных браков может ожидаться значительно более высокая вероятность патологии, если среди родни аллель *f* встречается чаще, чем в популяции в целом. На точность расчетов может повлиять то, что не все гомозиготные индивиды *f/f* достигают половой зрелости. Точно определить частоты генов можно только в том случае, если известен способ непосредственного выявления гетерозигот, что для генотипов f^+/f неосуществимо.

Если нужно оценить *полиморфизм популяции*, в которой встречается более двух аллелей, схему рис. 39 следует соответственно расширить. Для классической *системы A – B – O* в этом случае будем иметь: $[p \text{ (для } A) + q \text{ (для } B) + r \text{ (для } O)]^2 = 1$. Из непосредственно определяемых у населения частот фенотипов легко вывести частоты генов. Для приведенных на с. 77 цифр получим: p = 0,30; q = 0,06; r = 0,64.

Из закона Харди – Вайнберга следует, что *частоты генов* остаются *неизменными* в течение неограниченного числа поколений при следующих условиях: 1) *популяция* настолько *велика*, что любая комбинация гамет возможна с вероятностью, соответствующей частотам отдельных генов; 2) скрещивание родительских форм происходит случайно, т. е. осуществляется *панмиксия*: это значит, что при выборе партнеров не оказывается никакого предпочтения ни одному из генотипов; 3) разные генотипы обладают *одинаковой жизнеспособностью* и *возможностью размножения*; положительное или отрицательное *действие на них отбора* исключается. *Мутации*, приводящие к изменению частот аллелей, не должны играть *никакой роли*. Это условие выполняется также при уравновешивании прямых и обратных мутаций. Популяции, в течение длительного времени удовлетворяющие условиям равновесия Харди – Вайнберга, вряд ли встречаются в природе. Его может сдвигать мутабильность, а изменения условий окружающей среды всегда обеспечивают тому или иному генотипу селективное преимущество. *Эволюция* основана на *изменении частот генов* внутри размножающегося сообщества (с. 480).

Отличающиеся от распределения Харди – Вайнберга частоты генов могут сохраняться при различной жизнеспособности гомо- или гетерозигот. В некоторых районах Африки до 40% новорожденных гетерозиготны по летальному фактору *S*, обусловливающему аномальный гемоглобин (с. 84). У гомозигот *S/S* эритроциты имеют серповидную форму. Этот фен соответствует смертельной *серповидноклеточной анемии*. Гетерозиготные носители *S*-фактора, имеющие наряду с ним кодоминантный ген *A* нормального гемоглобина (*A/S*), остаются здоровыми. При этом в популяции, согласно формуле $p^2(A/A) + 2pq(A/S) + q^2(S/S)$, из-за вымирания индивидов с генотипом *S/S* частота гена *S* должна быстро уменьшаться. Казалось бы, отбор должен элиминировать летальный фактор, однако в Африке частота гена *S* сохраняется высокой. Это было бы объяснимо, если бы скорость элиминации компенсировалась невероятно высокой частотой мутаций $A \rightarrow S$, т. е. при непрерывном поступлении в популяцию новых *S*-генов. Однако детальные исследования выявили другой механизм поддержания равновесия. Гетерозиготы *A/S* оказываются более устойчивыми к заражению малярийными паразитами, чем гомозиготы *A/A*. Этого селективного преимущества в зонах распространения малярии оказывается, по-видимому, достаточно для сохранения на постоянном уровне высокой частоты гена *S*. Такая система, при которой селективное преимущество гетерозигот препятствует элиминации неблагоприятных в гомозиготном состоянии генов, называется *сбалансированным полиморфизмом*. Сходный механизм может также стабилизировать полиморфизм структурных типов хромосом. В исследованиях лабораторных популяций *Drosophila pseudoobscura* было показано, что гетерозиготные по определенному расположению генов (инверсиям) особи имеют селективное преимущество перед обоими генотипами с гомозиготным расположением.

Первичное действие генов

ДНК → РНК → белки

Специфичность гена как функциональной единицы определяется последовательностью оснований его ДНК (с. 25). Первым проявлением активности гена, приводящей в конечном итоге к возникновению у особи того или иного признака, является «переписывание» заключенной в ДНК информации с помощью фермента РНК-полимеразы с образованием сходно построенной молекулы рибонуклеиновой кислоты (РНК). Этот процесс называется *транскрипцией*. РНК отличается от ДНК двумя признаками: в качестве сахара вместо дезоксирибозы в РНК представлена рибоза, и роль тимина (Т) выполняет пиримидиновое основание урацил (U). Остальные три азотистых основания в РНК те же, что и в ДНК (А, G, C). Транскрипция, как и репликация, начинается расплетением двойной спирали ДНК (рис. 40). Одна из высвобождающихся при этом ее цепей служит для РНК-полимеразы матрицей, определяющей порядок последовательно соединяемых между собой нуклеотидов РНК. Как и при репликации ДНК (рис. 8), специфическое спаривание оснований (А – U; G – C) обеспечивает их комплементарную матричной последовательность в новосинтезируемой цепочке. На образующиеся в результате транскрипции молекулы РНК переходит содержащаяся в наследственном веществе ДНК информация. Затем они отделяются от ДНК хромосомы, попадают в кариоплазму, а оттуда – в цитоплазму.

Недавно для некоторых РНК-онковирусов доказана возможность и РНК-зависимого, обусловленного «обратной транскриптазой» синтеза ДНК. При этом вирусная информация передается синтезируемой ДНК, которая может встраиваться в геном клетки-хозяина и реплицироваться вместе с ним.

По размеру молекул и функциональному значению выделяют три типа РНК. Информационная, или *матричная, РНК* (мРНК) служит кодом, посредством которого ген определяет формирующийся признак. *Рибосомная РНК* (рРНК), накапливающаяся в ядрышке (с. 20), вместе с белками участвует в построении рибосом.

Транспортная РНК (тРНК) выполняет следующие функции. За транскрипцией следует *трансляция*. В ходе нее «язык оснований» *кода мРНК* переводится на *«язык аминокислот» пептидов и белков*. Синтез кодируемых мРНК (а следовательно, косвенно генами) пептидных цепей представляет собой образование первичных продуктов наследственных факторов, непосредственно определяющих формирование признака (с. 92). Трансляция связана с многочисленными структурами и биохимическими реакциями. Рис. 40 дает сильно упрощенное и схематизированное представление об этом процессе. Наряду с различными ферментными системами и переносящими энергию соединениями в нем участвуют 20 различных аминокислот, служащих материалом для построения пептидных и белковых цепочек, и по крайней мере такое же количество вариантов низкомолекулярной тРНК. Различные молекулы тРНК при-

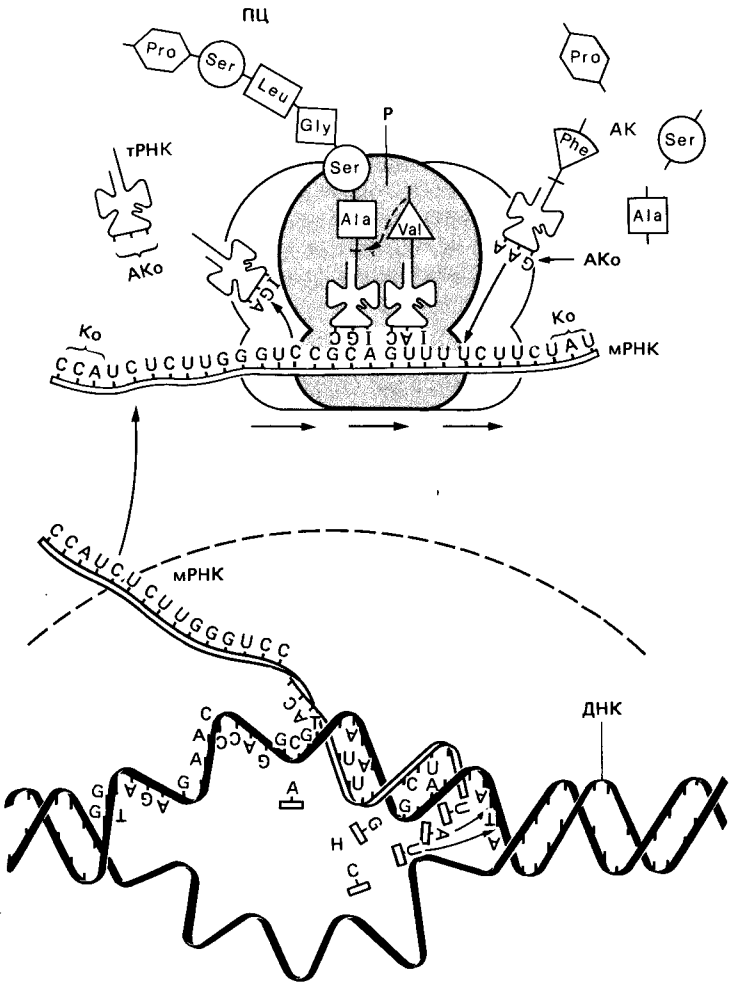


Рис. 40. Транскрипция и трансляция. Внизу – транскрипция, считывается одна нить расплетенной двойной спирали ДНК. Н – свободные нуклеотиды, служащие строительным материалом для мРНК; азотистые основания: А – аденин, С – цитозин, G – гуанин, U – урацил. Вверху – трансляция, мРНК в контакте с рибосомой (Р); относительное перемещение показано стрелками. Молекулы тРНК (структура клеверного листа) временно соединяются с аминокислотами (АК): Ala – аланин, Val – валин, Phe – фенилаланин. Вверху справа – свободные АК (Pro – пролин, Ser – серин). Вверху слева – уже соединенные в пептидную цепь (ПЦ) АК (Gly – глицин, Leu – лейцин и т. д.). тРНК включает антикодон (АКо), соединяющийся на время с триплетами кодонов (Ко). тРНК в третьем положении иногда может содержать инозин (I). Вверху слева – тРНК после отделения АК (частично по Crick)

соединяют к себе и доставляют к *рибосомам* строго определенные аминокислоты. Рибосомы в соответствии с закодированной в мРНК информацией обеспечивают сборку из них пептидных цепей со специфическими последовательностями аминокислотных остатков.

Репликацию (с. 37), транскрипцию и трансляцию можно экспериментально блокировать антибиотиками. *Митомицин* препятствует репликации. *Актиномицин D* связывается с гуанином ДНК, в результате чего не может присоединяться РНК-полимераза и не формируются продукты транскрипции. Как ингибиторы трансляции действуют наряду с другими веществами *пуромицин* и *циклогексимид*.

Генетический код

Генетический код расшифрован (табл. 2) в результате исследований, проведенных на микроорганизмах, особенно на бактерии *Escherichia coli*. Группа из трех оснований мРНК (*триплет*), называемая *кодоном*, определяет место включения специфической аминокислоты в пептидную цепь, синтезируемую в процессе трансляции (рис. 40). При этом молекула тРНК должна иметь два особых участка. Один из них отвечает за присоединение одной из 20 аминокислот, а другой, *антикодон*, на

Таблица 2. Генетический код

1-е положение	2-е положение U	2-е положение C	2-е положение A	2-е положение G	3-е положение
U	UUU Phe	UCU Ser	UAU Tyr	UGU Cys	U
	UUC Phe	UCC Ser	UAC Tyr	UGC Cys	C
	UUA Leu	UCA Ser	UAA ochre	UGA opal	A
	UUG Leu	UCG Ser	UAG amber	UGG Try	G
C	CUU Leu	CCU Pro	CAU His	CGU Arg	U
	CUC Leu	CCC Pro	CAC His	CGC Arg	C
	CUA Leu	CCA Pro	CAA Gln	CGA Arg	A
	CUG Leu	CCG Pro	CAG Gln	CGG Arg	G
A	AUU Ile	ACU Thr	AAU Asn	AGU Ser	U
	AUC Ile	ACC Thr	AAC Asn	AGC Ser	C
	AUA Ile	ACA Thr	AAA Lys	AGA Arg	A
	AUG* Met	ACG Thr	AAG Lys	AGG Arg	G
G	GUU Val	GCU Ala	GAU Asp	GGU Gly	U
	GUC Val	GCC Ala	GAC Asp	GGC Gly	C
	GUA Val	GCA Ala	GAA Glu	GGA Gly	A
	GUG* Val	GCG Ala	GAG Glu	GGG Gly	G

Триплетные комбинации азотистых оснований мРНК (U, C, A, G) определяют следующие аминокислоты: Phe – фенилаланин, Leu – лейцин, Ile – изолейцин, Met – метионин, Val – валин, Ser – серин, Pro – пролин, Thr – треонин, Ala – аланин, Tyr – тирозин, His – гистидин, Gln – глутамин, Asn – аспарагин, Lys – лизин, Asp – аспарагиновая кислота, Glu – глутаминовая кислота, Cys – цистеин, Try – триптофан, Arg – аргинин, Gly – глицин. Звездочкой обозначены стартовые кодоны; триплеты ochre, amber и opal действуют как «стоп-кодоны» (по Crick)

непродолжительное время связывается с кодоном мРНК. Например, тРНК с антикодоном AAA доставляет к рибосоме аминокислоту фенилаланин, которая встраивается туда, где находится кодон UUU или UUC. Для «процесса считывания» постулировано перемещение рибосом и мРНК относительно друг друга.

Если бы для определения положения аминокислоты требовалось только одно основание, четыре такие «буквы» в составе мРНК могли бы контролировать выстраивание в определенной последовательности лишь четырех составных элементов белка. Пары оснований могли бы обеспечить 16 различных комбинаций; для 20 аминокислот этого, очевидно, недостаточно. Триплетный код дает 64 комбинации. Все они используются, что приводит к избыточности (так называемой вырожденности) кода, заключающейся в кодировании одной и той же аминокислоты несколькими различными триплетами (например, фенилаланина – триплетами UUU или UUC). Некоторые кодоны обладают особыми функциями – они служат сигналами начала и конца считывания (табл. 2), определяя тем самым начало и конец пептидной цепочки. Каждая такая цепь может быть связана с одним структурным геном, занимающим определенный участок молекулы ДНК (рис. 37). Триплеты кода при считывании не перекрываются. Это значит, например, что в последовательности AGCCAAU отдельные аминокислоты определяются триплетами AGC и CAA или GCC и AAU, но не AGC и GCC или CCA и CAA. Кроме того, доказано, что последовательности оснований кода и аминокислот кодируемой цепи *колинеарны*. Это означает, что, если в пределах гена (цистрона, с. 85) известны различные мутации, соответствующие изменения аминокислотного состава обнаруживаются в том же порядке.

Генетический код, установленный для бактерий, справедлив и для эукариот. Эта его *универсальность*, при которой у всех организмов одинаковые кодоны определяют одинаковые аминокислоты, доказана многими экспериментами. Поэтому несущие аминокислоты молекулы тРНК из *E. coli* будут функционировать в бесклеточной системе, содержащей мРНК, рибосомы, ферменты и т. п. из молодых эритроцитов кролика, таким образом, что синтезируется белок гемоглобина кролика. При введении этой мРНК в яйцеклетку шпорцевой лягушки (с. 138) будет также синтезироваться гемоглобин кролика. Универсальный язык генов говорит о том, что в процессе эволюции он возник лишь однажды.

От гена к фену

Ген как функциональная единица

Мутации в последовательности оснований генетической единицы должны приводить к изменению полипептидной цепи. В простейшем случае, т. е. при точечной мутации (рис. 37, *А*), заменяется только одно основание. В результате в коде нарушается специфичность одного триплета, что влияет только на одну аминокислоту. Такие мутации

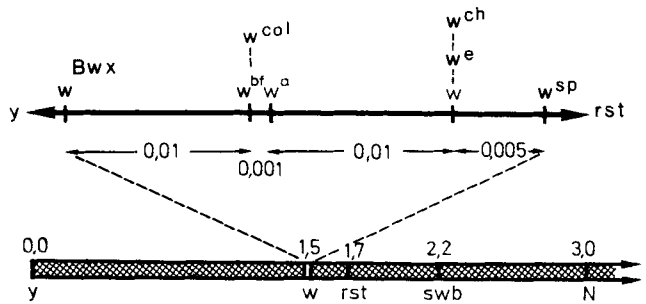


Рис. 41. Вверху – цистрон *white Drosophila melanogaster* с некоторыми псевдоаллелями цвета глаз: w^{Bwx} (коричиеватый), w^{bf} (рыжий), w^{col} (изменчивый), w^{a} (абрикосовый), w (белый), w^{e} (эозиновый), w^{ch} (вишневый), w^{sp} (пятнистый). Расстояния (частоты рекомбинации) даны в долях морганиды. Внизу – положение и размер цистрона *white (w)* на левом конце X-хромосомы (ср. рис. 31). Соседние гены: *y* (желтый цвет тела), *rst* (грубые глаза), *swb* (глаза в форме земляники), *N* (зазубренные крылья). Над генными локусами указаны расстояния на генетической карте (map distances) от левого конца

доказаны для *молекул гемоглобина* человека. Наряду с пигментом (гемом) в их состав входит белок – по две одинаковые α- и β-цепи (на рис. 44 это относится к гемоглобину взрослого индивида). В построении α-цепи участвует 141 аминокислота, а β-цепи – 146. В нормальном гемоглобине А в шестом положении β-цепи находится глутаминовая кислота. При *серповидноклеточной анемии* (с. 79) сюда «ошибочно» встраивается валин. Можно предположить, что в результате мутации вместо нормального кодона GAA (или GAG) в гене серповидных эритроцитов появляется кодон GUA (или GUG) (табл. 2). Другая мутация, затрагивающая β-цепь, установлена для триплета 63. В таком *«цюрихском гемоглобине»*, особо чувствительном по отношению к лекарствам из группы сульфонамидов, гистидин замещен аргинином. Для α-цепи также выявлены различные точечные мутации, приводящие к заменам отдельных аминокислот. На сегодняшний день известно более 100 аберрантных форм гемоглобина.

Если каждая пара цепей гемоглобина кодируется собственным геном, причем каждый из них мутирует в разных участках, этот пример можно использовать как модель строения и принципа действия менделирующих наследственных факторов. «Классические менделирующие гены» представляют собой функциональные единицы, состоящие из *мутирующих субъединиц*. Опыты на микроорганизмах и на дрозофиле показали, что эти субъединицы могут быть отделены друг от друга *внутригенным кроссинговером*. Рис. 41 показывает это на примере одного из генов дрозофилы. Полная функциональная единица, которая в немутировавшем состоянии (ген w^+) обусловливает дикую красную окраску глаз, имеет длину не менее 0,026 морганид. В пределах этой области отмечаются многочисленные мутации, связанные с самыми разнообразными

аллелями (с. 76), дающими окраску глаз, промежуточную между красной (у дикой формы) и белой (аллель *white*). Мутации, затрагивающие различные участки гена и разделяемые кроссинговером, связывают с так называемыми *псевдоаллелями* (например, w^a и w^e). Об *истинных аллелях* говорят тогда, когда вся имеющаяся информация подтверждает присутствие мутаций в одной и той же субъединице (в одном «сайте») гена (например, w и w^e). Как показано на рис. 42, *Б* и *В*, в зависимости от положения псевдоаллелей различают гетерозиготы двух типов. Если в гомологичных хромосомах псевдоаллели лежат друг против друга (транс-положение), затрагиваются обе функциональные единицы и тип становится «мутантным». Если же псевдоаллели лежат рядом в одной хромосоме (цис-положение), проявляются признаки дикого типа, так как имеющаяся наряду с ними немутировавшая функциональная единица обеспечивает формирование нормального первичного продукта. Генетическая функциональная единица, характеризующаяся таким *цис-транс-эффектом*, называется *цистроном*. Если как функциональные единицы рассматривать гены, все они в широком смысле слова, вероятно, представляют собой цистроны, кодирующие в зависимости от обстоятельств «свои» пептидные цепочки. Однако приравнивание цистрона гену означает также, что «ген» не является ни единицей мутации (мутоном), ни единицей рекомбинации (реконом). Мутации возможны в любом участке гена, и кроссинговер, очевидно, может происходить между отдельными основаниями повсюду.

Молекулы ДНК, которые как отдельные функциональные единицы в процессе транскрипции и трансляции определяют специфичность пептидных цепочек, называют *структурными генами*. Наряду с ними в хромосомах имеются участки ДНК с иными функциями; одни из них

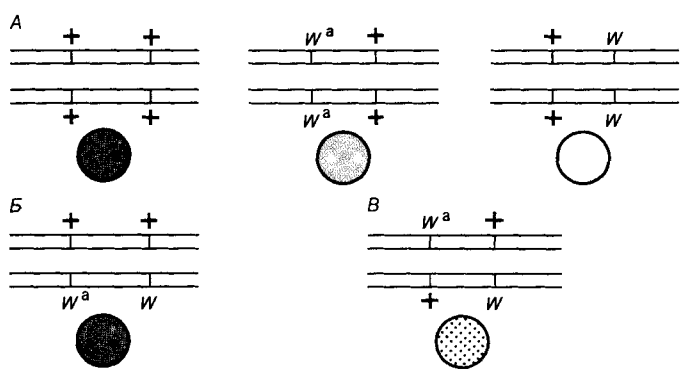


Рис. 42. Цис-транс-эффект для двух псевдоаллелей локуса *white Drosophila melanogaster* (ср. рис. 41). *А* – гомозиготы: внизу в кругах обозначен цвет глаз (красный у дикого типа, абрикосовый, белый). *Б* – в цис-положении глаза дикого типа (красные). *В* – в транс-положении возникает мутантный, промежуточный между w^a и w цвет

кодируют рРНК (с. 80), другие – тРНК. Еще одна категория генов определяет активацию или инактивацию соответствующих структурных генов. Такие контрольные, или *регуляторные, гены*, однако, до сих пор достоверно обнаружены только у микроорганизмов. Так как установлено, что и у высших организмов на определенных этапах развития и в специализированных клетках работают не все структурные гены, какие-то контрольные факторы, очевидно, и здесь «включают» или «выключают» их в соответствующее время и в нужном месте (с. 88).

Повторяющиеся последовательности ДНК и амплификация генов

Классическое представление, согласно которому в гаплоидном хромосомном наборе, если не считать случайных дупликаций (с. 70), за определенную функцию отвечает только один ген, верно по отношению не ко всем структурным генам. Гены, кодирующие рРНК, тРНК и гистоны, представлены многочисленными копиями, т. е. **повторяющимися последовательностями**, локализованными прежде всего в *гетерохроматине* (рис. 43) и в области *ядрышкового организатора* (с. 30).

Для выявления повторяющихся последовательностей двухцепочечную ДНК разделяют на комплементарные цепи кратковременным нагреванием или повышением pH (*денатурация*). Если раствор с денатурированной ДНК оставить при 60–70 °С на некоторое время, комплементарные последовательности снова соединяются друг с другом благодаря соответствию своих оснований, и в результате опять образуется двухцепочечная ДНК (*ренатурация*). Это воссоединение происходит за счет случайного столкновения комплементарных цепочек в растворе, поэтому степень ренатурации зависит от продолжительности реакции. Скорость ее определяется температурой, концентрацией солей, длиной нуклеотидных цепочек и прежде всего концентрацией имеющихся комплементарных последовательностей. Если, например, в одном растворе определенная последовательность ДНК встречается в 10 раз чаще, чем другая, можно ожидать, что она в 10 раз быстрее ренатурирует с образованием двухцепочечного фрагмента. Многократно повторяющаяся последовательность может соединяться таким способом со всеми одинаковыми последовательностями, соответствующими ее бывшему партнеру. Неповторяющиеся последовательности, напротив, должны найти единственного партнера, вероятность чего гораздо меньше.

Из экспериментов по ренатурации можно сделать следующие выводы. В противоположность прокариотам, где последовательности представлены в единственном числе или очень небольшим числом копий, *бóльшая часть генома* всех изученных до сих пор эукариот состоит из повторяющихся последовательностей ДНК. Количество копий варьирует при этом от очень небольшого числа до нескольких миллионов, причем эти последовательности имеют длину от 10 до 50 000 нуклеотидов. Их количество и длина видоспецифичны. Такие последовательности в большинстве случаев не полностью идентичны, но очень сходны по порядку нуклеотидов. О *функциональном значении* большинства повторяющихся последовательностей до сих пор не известно ничего определенного. Значительная часть их, во всяком случае, никогда не транскрибируется. Этим последовательностям приписывали какую-то роль в построении области центромеры, мейотической коньюгации и генной регуляции. Присутствие повторяющихся копий генов, кодирующих рибосомные и транспортные РНК, кажется понятным, если учитывать большую потребность клетки в этих молекулах. Показано также, что гистоновые гены повторяются тандемно.

Одноцепочечная ДНК соединяется в экспериментах и с комплементарной ей РНК. С помощью такой *РНК–ДНК-гибридизации* удалось установить специфическое умножение числа (**амплификацию**) генов, кодирующих рРНК, в ооцитах амфибий и некоторых других организмов. При этом содержание рДНК увеличивается в 1000–4000 раз. Исходные матрицы для амплифицируемых генов у амфибий локализуются в области ядрышкового организатора (с. 30). Точный механизм амплификации еще неизвестен, однако ясно, что образуемые экстракопии рДНК теряют связь с хромосомами. В ооцитах амфибий они находятся в многочисленных ядрышках, рРНК которых необходима для синтеза белков во время эмбрионального развития (см. рис. 15, *А* и с. 111).

Уточнить локализацию повторяющихся последовательностей ДНК можно с помощью методики *гибридизации* in situ (рис. 43). При этом РНК с высокой удельной радиоактивностью гибридизируется с денатурированной ДНК хромосом. С помощью авторадиографии может быть определено положение в хромосомах (например, в гигантских хромосомах двукрылых) рДНК и других повторяющихся последовательностей.

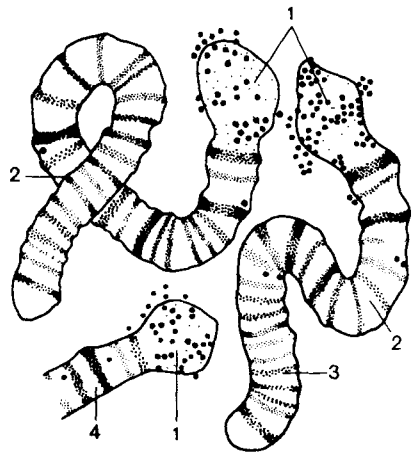


Рис. 43. Авторадиография гибридизации РНК/ДНК. Радиоактивная рРНК шпорцевой лягушки (*Xenopus*) гибридизируется с ДНК в хромосомах слюнных желез двукрылого *Rhynchosciara*. Метятся (черные точки) только гетерохроматиновые концы (1); в эухроматине заметны диски (3), мечения не происходит; 2 – Х-хромосома; 4 – аутосома (схематично по Pardue et al.)

Регуляция активности генов

Было показано, сначала на микроорганизмах, что активность структурных генов может включаться или выключаться с помощью особых регуляторных, промоторных и операторных генов. Такая регуляторная система называется *опероном*. До сих пор, однако, не удалось обнаружить соответствующую систему у высших организмов, хотя многочисленные факты говорят о том, что и у эукариот активности генов как-то контролируется. Установлено, в частности, что у Metazoa на определенной стадии развития у одного из типов клеток транскрибируется всего лишь около 20% структурных генов, а бóльшая часть наследственной информации остается в репрессированном состоянии. Опыты по трансплантации ядер (с. 138) и слиянию клеток (с. 96) показывают, кроме того, что переход от активного к неактивному состоянию генов обратим.

Многие специфические кодируемые генами белки в онтогенезе сначала не выявляются. Так, образование инсулина начинается только после дифференцировки поджелудочной железы, причем его продуцирует только один тип клеток (в островках Лангерганса). Впечатляющие изменения активности генов установлены в случае *гемоглобинов* (рис. 44). Их молекулы состоят из четырех гемов (гем – пигмент, содержащий внутри порфиринового кольца атом железа) и двух пар пептидных цепей – глобинов (с. 84). Цепи каждой пары идентичны, т. е. имеют одинаковую аминокислотную последовательность. Это значит, что они кодируются одним геном. У человека в процессе развития последовательно представлены, частично перекрываясь во времени, три типа гемоглобина. Сначала в клетках крови, образующихся в желточном

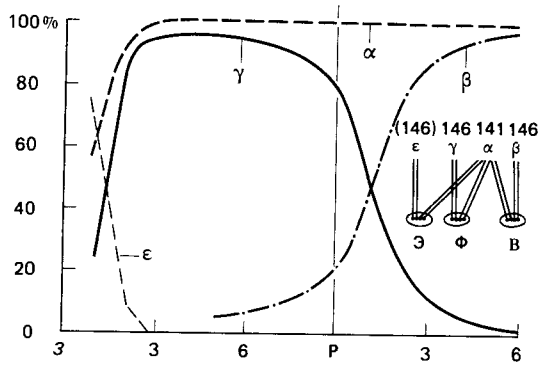


Рис. 44. Активность генов гемоглобина в ходе развития человека. По оси абсцисс – время от момента зачатия (З) до родов (Р) и после родов (в месяцах). По оси ординат – процентное содержание различных пептидных цепей (ε, α, γ, β). Справа – схема сочетания глобиновых цепей (гем обозначен точкой) в эмбриональном (Э), фетальном (Ф) и взрослом (В) гемоглобине (по Huchns, Beaven)

мешке, формируется один (или несколько) *эмбриональных гемоглобинов*, включающих 2ε- и 2α-цепи. Этот тип сменяется *фетальным гемоглобином*, образующимся в молодых эритроцитах (ретикулоцитах) печени и содержащим 2γ- и 2α-цепи. К концу беременности (рис. 44) активность γ-гена снижается и включается β-ген. Это приводит к формированию гемоглобина взрослого человека с 2β- и 2α-цепями. Одновременно ретикулоциты начинают дифференцироваться не в печени, а в костном мозге.

Изменения активности генов лежат в основе дифференцировки тех или иных клеток в нужном направлении на определенных стадиях онтогенеза (с. 138). Вещества цитоплазмы яйцеклетки, индукторы и гормоны, по-видимому, играют при этом направляющую роль, но вряд ли они непосредственно запускают или останавливают транскрипцию. Согласно новым представлениям, доступ к гену во многих случаях (например, для пептидных гормонов) опосредуется циклическим аденозинмонофосфатом (cAMP). Синтез этого вещества, считающегося вторым посредником при передаче сигнала клетке, сначала катализируется наряду с прочим, гормонально активируемым ферментом клеточной мембраны аденилатциклазой (с. 206). Затем cAMP вызывает целый каскад последовательных ферментативных реакций, по-видимому, ведущих к синтезу генотропных (действующих на ген) веществ, благодаря чему в конце концов начинается транскрипция.

Вероятно, непосредственно влияют на ген связанные с ДНК белки (с. 31), в частности генспецифичное регуляторное действие предполагается для негистоновых белков. В случае бактерий доказано, что такие белки обратимо связываются с определенными последовательностями ДНК и таким образом могут управлять активностью генов. Однако в настоящее время еще недостаточно понятны молекулярные механизмы, участвующие в контроле генной активности у высших организмов. Устранение этих неясностей помогло бы решить одну из фундаментальных проблем биологии.

Метаболические цепи

Все генетически обусловленные признаки и жизненные отправления основаны на продуктах работы структурных генов, т. е. специфически построенных пептидах и белках. Эти *первичные продукты* могут, например, использоваться непосредственно для построения клетки в качестве каталитически неактивных структур (например, коллаген). Другие пептиды играют роль гормонов, к которым относятся действующие вещества гипофиза (с. 202) и инсулин поджелудочной железы. Однако в большинстве случаев кодируемые генами белки действуют как ферменты. Мутации структурных генов приводят к полному отсутствию фермента или к синтезу его измененной неактивной молекулы. Последнее понятно, так как *третичная структура белков*, т. е. их трехмерная конфигурация, непосредственно определяется аминокислотной последовательностью, а

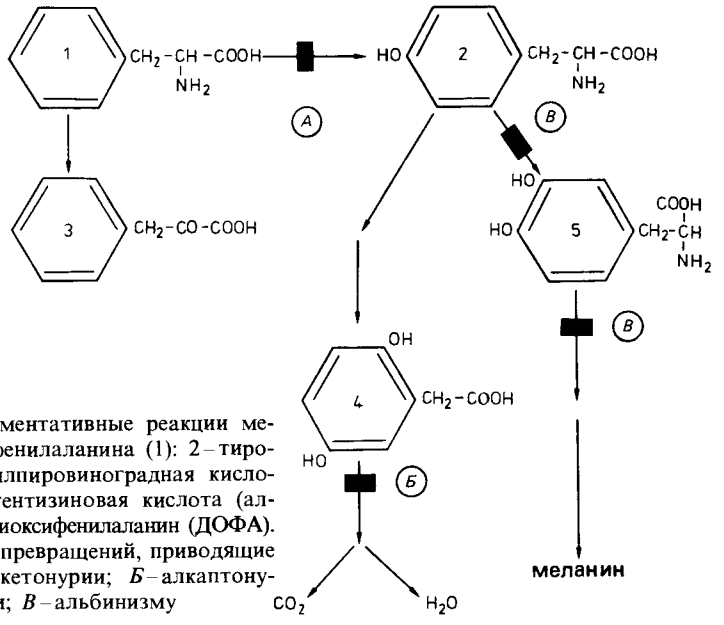


Рис. 45. Ферментативные реакции метаболизма фенилаланина (1): 2 – тирозин; 3 – фенилпировиноградная кислота; 4 – гомогентизиновая кислота (алкаптон); 5 – диоксифенилаланин (ДОФА). Блокировки превращений, приводящие к: *А* – фенилкетонурии; *Б* – алкаптонурии; *В* – альбинизму

именно специфическая третичная структура является решающим условием функционирования биокатализаторов. Обусловленное мутациями отсутствие или изменение ферментов блокирует соответствующие участки метаболической цепи. При этом проявляются наследственные признаки (фены), связанные либо с накоплением не перерабатываемого ферментами субстрата, либо с недостатком нормального продукта ферментативной реакции.

На рис. 45 представлены отдельные звенья *метаболической цепи* человека, соответствующие превращениям ароматических аминокислот. Вызванная мутацией блокировка ферментативной реакции образования тирозина из фенилаланина приводит к накоплению последнего. Анормально высокие концентрации этого вещества и его производных серьезно нарушают деятельность мозга, приводя к идиотии. Так как избыток фенилаланина после превращения в кетоформу выделяется в виде фенилпировиноградной кислоты с мочой, это наследственное заболевание называется *фенилкетонурией*. Если такие наследственные признаки выявляются сразу после рождения, можно избежать развития идиотии с помощью диеты, включающей минимальное необходимое человеку количество фенилаланина. Ген фенилкетонурии рецессивен, и примерно на 15 000 новорожденных приходится один гомозиготный по нему ребенок.

В этой же метаболической цепи в качестве продукта распада тирозина образуется гомогентизиновая кислота, анион которой называется

алкаптоном. Английский врач Гэррод еще в начале нашего века выяснил, что при этом в результате рецессивной мутации выпадает фермент алкаптоназа. В результате прекращается распад алкаптона до CO_2 и H_2O (рис. 45), и он выделяется с мочой (*алкаптонурия*). Это заболевание легко диагностируется, так как моча при контакте с кислородом воздуха окрашивается в черный цвет. Примером фенотипа, основанного на выпадении ферментативных реакций, ведущих к образованию производных аминокислот, является *альбинизм* (рис. 45). Меланин, пигмент волос и радужной оболочки глаз, не может синтезироваться, если отсутствуют его предшественники, возникающие в норме из тирозина и диоксифенилаланина (ДОФА). Мутации, блокирующие синтез меланина, широко распространены у животных. Речь идет об изменениях гомологичных генов, встречающихся у всех видов, дикий тип которых характеризуется наличием этого темного пигмента.

Летальные факторы

Так как все процессы жизнедеятельности и развития основаны на нормальной работе кодируемых генами рибонуклеиновых кислот и белков, причем гармоничное взаимодействие факторов развития в пространстве и во времени находится под контролем наследственного вещества, понятно, что многие мутации должны действовать как летальные факторы (с. 75). Обычно они приводят к *прекращению развития и гибели особи* в том возрасте, когда размножение еще невозможно. Кроме такой *стадийной специфичности* (рис. 46) часто отмечается и *клеточная специфичность действия*, при которой мутантное наследственное ве-

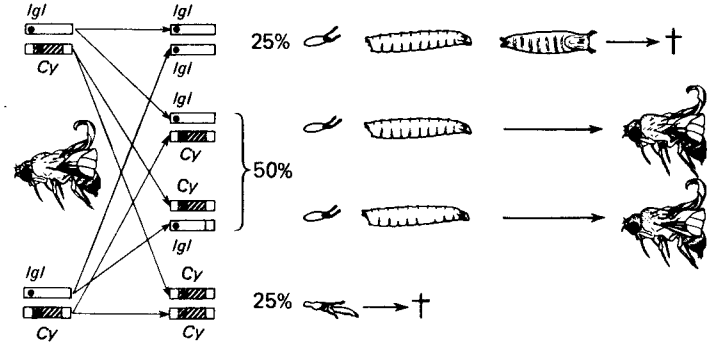


Рис. 46. Стадийная специфичность действия локализованных во второй хромосоме летательных факторов *lgl* (*lethal giant larvae*) и *Cy* (*Curly*, крылья загнуты вверх у гетерозигот). Так как фактор *Cy* находится в области подавляющей кроссинговер инверсии (заштриховано), в этой сбалансированной системе жизнеспособны только гетерозиготы по обоим факторам (из E. Hadorn, Letalfaktoren. Thieme, Stuttgart, 1955)

щество приводит прежде всего к нарушениям в определенных клетках или органах (с. 132). Летальные факторы можно использовать для выяснения жизненно важной роли отдельных генов. Так как летальные мутации в большинстве случаев обладают сложным *плейотропным действием* (с. 92), на таких генотипах можно изучать взаимосвязи фенов, имеющих основное значение для организации и функционирования особи.

В *животноводстве* носители рецессивных (не выявляемых у гетерозигот) летальных и субвитальных факторов (с. 75) могут причинять чрезвычайно большой вред, если как доноры спермы передают свои наследственные признаки многочисленному потомству. Поэтому, например, быка разрешается использовать для крупномасштабного осеменения только в том случае, если его возвратные скрещивания с собственными дочерьми или другими близкими родственницами с достаточной вероятностью доказали отсутствие неблагоприятных рецессивных генов.

У человека летальные и субвитальные факторы, как и хромосомные аберрации (с. 69), в значительной степени определяют *внутриутробную смертность*, наблюдающуюся, по-видимому, приблизительно при 50% всех беременностей. Из факторов, обусловливающих высокую смертность после рождения, особенно широко распространен ген *кистозного фиброза* (с. 78). При этом наследственном заболевании резко нарушена секреция всех экзокринных желез, что приводит к хроническим опасным для жизни изменениям легких.

Плейотропия и полигения

Первичное действие отдельного структурного гена, выражающееся в кодировании пептидной цепочки, может приводить к возникновению многочисленных наследственных признаков. Такую *полифению*, или *плейотропию*, при детальном исследовании удается установить для большинства генов. В качестве примера с особо богатыми фенотипическими проявлениями можно указать ген *lozenge-clawless* (lz^{cl}) дрозофилы (рис. 47). Хотя мутирует только он один, оказываются затронутыми цвет и форма глаз, сенсиллы, образование коготков, половые органы и набор птериновых пигментов. При такой *мозаичной плейотропии* до сих пор не удалось связать разнообразные фены с вызванным мутацией первичным действием, т.е. с отсутствием или изменением какого-либо пептида. Однако для «*цистрона rosy*» дрозофилы показано, что отсутствие кодируемого им фермента (ксантиндегидрогеназы) обладает плейотропным действием потому, что это вещество участвует как в пуриновом, так и в птериновом метаболизме. Понятна плейотропия и в том случае, когда генная мутация первично затрагивает железу внутренней секреции. Это наблюдается при «*гипофизарной карликовости мышей*». Ген «*dwarf*» (*dw*) блокирует развитие продуцирующих гормоны клеток передней доли гипофиза. Это влияет наряду с прочим и на гормон роста (соматотропин), что приводит к карликовости. Кроме того, прекращается выделе-

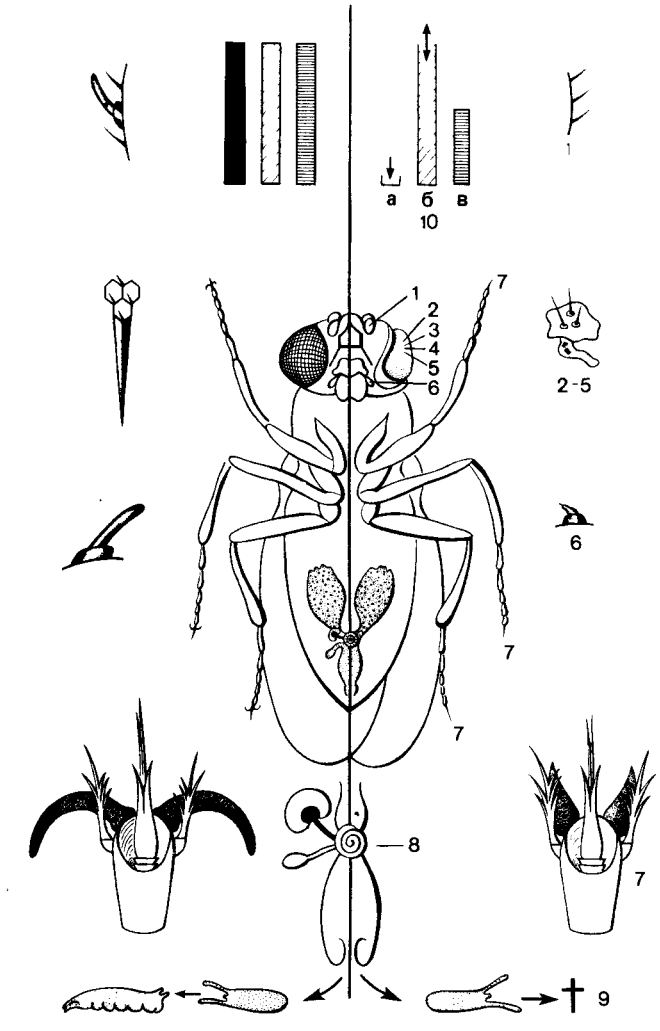


Рис. 47. Плейотропный характер проявления мутантного гена *lozenge-clawless* (lz^{cl}) у *Drosophila melanogaster*. Справа аномальные фены (1-10) мутантов; слева – фены нормального дикого типа (+/+): 1 – третий членик антенн укорочен и отсутствуют сенсиллы; 2 – глаз ромбической формы; 3 – глаз янтарного цвета; 4 – пигментирован по краям; 5 – отсутствие фасеток, глыбки пигмента; 6 – сенсиллы на шупиках редуцированы; 7 – аномальные коготки; 8 – отсутствие ряда структур женского полового аппарата, 9 – стерильность; 10 а, б, в – различия по трем фосфоресцирующим веществам (птеринам) глаз (по Anders, Hadorn)

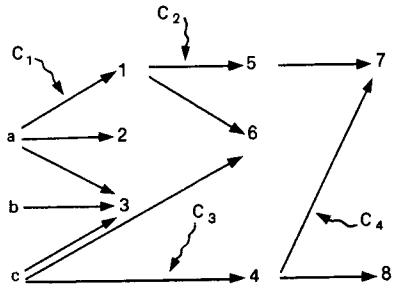


Рис. 48. Сеть взаимодействий. Гены a - c прямо или косвенно плейотропно определяют фены 1 - 8. Отдельные фены (3, 6, 7) определяются полигенно. Влияния среды ($C_1 - C_4$) изменяют действие генов

ние гонадотропина (с. 203), что обусловливает недоразвитие половых желез, и мыши оказываются стерильными. При такой «*относительной плейотропии*» вторичные фены (*аллофены*) - такие как рост и стерильность - связаны с проявляющимся в гипофизе нервичным феном (*аутофеном*). Если гомозиготным карликовым мышам ежедневно вводить нормальные клетки гипофиза, животные вырастают до нормальных размеров и остаются фертильными. Однако столь успешное лечение до сих пор удается лишь при небольшом числе генетических заболеваний.

Особый тип плейотропии можно ожидать в том случае, когда мутация затрагивает не структурный, а регуляторный, или контрольный, ген (с. 88), изменение которого влияет на функцию многих структурных генов. При такой «*регуляторной плейотропии*» всего одна мутация может повлиять на многие ферментные системы.

Плейотропии противопоставляется *полигения*. Это значит, что отдельные фены, как правило, являются результатом активности нескольких (иногда многих) генов. Так, для синтеза меланина, проявляющегося как единый цветовой признак, требуется последовательное взаимодействие различных генов (рис. 45). Полигенно обусловлены и компоненты физической и психической структур. Например, в определении размеров тела принимают участие многие гены. Отдельные факторы полигенной системы могут действовать аддитивно. Так, у человека различия между «белой» и «черной» кожей, по-видимому, обусловлены 4–6 генными локусами. Между неаллельными генами также установлены разнообразнейшие взаимодействия. Особого упоминания заслуживает явление *эпистаза*, при котором один локус (например, ответственный за образование пигмента) определяет проявление признаков, обусловленных другими локусами (например, всех остальных генов окраски и пятнистости).

Связь ген - фен с учетом плейотропии и полигении можно представить в виде крайне сложной *сети взаимодействий* (рис. 48). При этом в качестве еще одного важнейшего фактора следует учитывать и влияние внешней среды (с. 97).

Соматическая генетика

Наряду с изучением генетических систем, возникающих при мейозе и комбинировании генов в ходе оплодотворения, в настоящее время исследуются и процессы, происходящие в соматических клетках в случае экспериментального или спонтанного изменения их генного набора. Уже упоминалось (с. 76), что это может происходить в результате соматических мутаций.

Особый подход к рассмотрению этой проблемы дает **соматический кроссинговер**. Эта митотическая рекомбинация до настоящего времени выявлена только у двукрылых, грибов и сои. Рис. 49 показывает, как в соматических клетках дрозофилы, гетерозиготных по некоторым локусам, в результате кроссинговера, затрагивающего в данном случае околоцентромерный гетерохроматин, возникают две гомозиготные по соответствующим генам дочерние клетки. Каждая из них дает начало клону, т. е. группе клеток с фенотипом, отличающимся в случае клеточной автономности от фенотипа второй группы и окружающих нерекомбинировавших клеток. Соматический кроссинговер удается вызвать рентгеновским облучением на любой стадии развития, причем частота его невелика, но все же достаточна для обнаружения (1–3% клеток при 1000 Р). Таким способом можно получать информацию о времени и характере *детерминации* клеток. Если, например, как показано на рис. 49, из клона образуются наряду с некоторыми фасетками и прилежащие части головы, это значит, что детерминация его исходной клетки еще соответствовала обоим качествам. Более поздний кроссинговер приведет к появлению особой зоны только на одном из этих участков тела.

Размеры, форма и положение парных пятен дают возможность судить об интенсивности и направлении пролиферации клеток в марки-

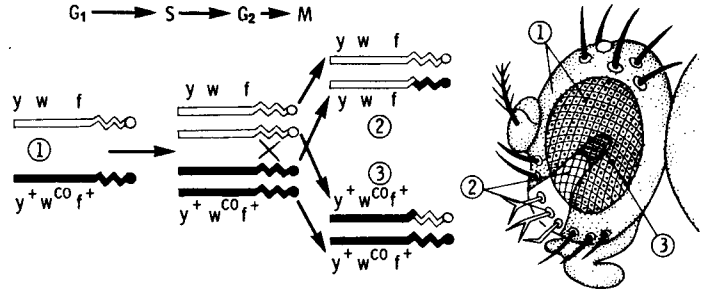


Рис. 49. Соматическая рекомбинация у дрозофилы в имагинальном диске глаз и антенн (с. 00163). Маркирующие гены: *y* и y^+ (локус *yellow*), *w* и w^{co} (аллели *white* и *white-coral*), *f* и f^+ (локус *forked*); $G_1 - S - G_2 - M$ - периоды митотического цикла (с. 37); эухроматин изображен прямыми линиями, гетерохроматин - зигзагом; × - кроссинговер в гетерохроматине. Справа - голова мухи с пятнами 1–3 соответствующих схеме областей (по Nöthiger)

рованных областях. Наконец, может быть проверена *клеточная автономность* формирования признаков. Если, например, одна из клеток становится гомозиготной по рецессивному летальному фактору, то при клеточной автономности проявления мутации клона не образуется. В других случаях окружающие клетки могут действовать так, что летальные для целого животного мутации не приводят к гибели мутантных клеток внутри мозаичного пятна.

Клонально-соматически наследуются и *инактивированные Х-хромосомы самок млекопитающих* (с. 74), и генная активность, становящаяся неустойчивой, если соответствующие гены вследствие хромосомных аберраций оказываются вблизи от восстановленных разрывов в гетерохроматине. Таким *эффектом положения* у дрозофилы на одной из ранних фаз определяется, будет функционировать в потомстве отдельных клеток немутантный, но находящийся вблизи от гетерохроматина ген (например, w^+) или он окажется в неактивном состоянии. Так как при этом оба клона возникают в разных местах случайным образом, позже образуются глаза с белыми и красными пятнами. Их белые участки показывают, что необходимая для формирования красного пигмента глаз активность гена блокирована действием на локус w^+ гетерохроматина. В настоящее время известно, что однажды переведенный в неактивное состояние локус может реплицироваться при длительном культивировании клеток, не восстанавливая активности. С другой стороны, не затронутый на начальной критической фазе локус реплицируется, сохраняя нормальную активность.

Другие направления исследований связаны с возможностью **слияния соматических клеток**. Такая гибридизация может происходить спонтанно в клеточных культурах. Однако добавление инактивированного УФ-лучами вируса Сендай или действующего на клеточную мембрану полиэтиленгликоля во много раз повышает частоту слияния. В ряде случаев, если сливаются две диплоидные клетки, например мыши и человека, при следующих митозах могут реплицироваться хромосомы обоих партнеров. В клонах таких полученных слиянием клеток оба генома способны работать одновременно, дополняя (комплементируя) друг друга. Если, например, генотип a/a, b^+/b^+, не способный к синтезу вещества А, гибридизуется с генотипом a^+/a^+, b/b, не способным синтезировать вещество В, на питательной среде, в которой отсутствуют А и В, вырастают только слившиеся клетки: a/a, a^+/a^+; b^+/b^+, b/b. В результате можно выделять клоны с новыми наследственными свойствами, позволяющие глубже понимать механизм действия генов.

Однако в гетерогенных смесях слившихся клеток разных видов вскоре после возникновения клонов отдельные хромосомы утрачиваются. В гибридных клетках мыши и человека элиминируются преимущественно хромосомы человека. Как правило, из 46 хромосом сохраняются только 2–10. Этот на первый взгляд неблагоприятный факт дает прекрасные возможности для исследований. Так как акроцентрические хромосомы мыши отличаются от метацентрических хромосом человека,

причем с помощью новых методов исследования (рис. 9) можно идентифицировать каждую из них, удается связать с отдельными хромосомами специфические гены, ответственные, например, за синтез определенных ферментов или злокачественный рост, и получить непосредственную информацию о *группах сцепления* (с. 59). Так, установлено, что в хромосоме 17 (рис. 9) локализован ген фермента тимидинкиназы.

Кроме того, представляют интерес данные, показывающие, как ведут себя находящиеся в определенном функциональном состоянии геномы, оказавшись в цитоплазме и под влиянием генов с иным функциональным состоянием. Например, клеточное ядро в зрелых эритроцитах птиц полностью прекращает функционирование. Если поместить его геном в плазму пролиферирующей соединительнотканной клетки мыши или человека, он снова начинает синтезировать ДНК и РНК, и образуются характерные для птиц белки.

Зачаток и окружающая среда

Наблюдения в природе и специальные эксперименты показали, что формирование фенотипа происходит в ходе интегрированного взаимодействия двух компонентов. Находящаяся в ДНК генетическая информация определяет совокупность предельных условий существования организма, допускающую различные возможности реализации признаков – *норму реакции*. Возникновение каждого отдельного признака в разной степени, в зависимости от соответствующей генетической системы, обусловлено окружающей средой. Некоторые гены (например, гены групп крови) проявляют свое действие при любых условиях среды и любом внутреннем состоянии особи. Наряду с такими устойчивыми по отношению к внешним условиям наследственными факторами в геноме наблюдаются все переходы к крайне лабильным в этом смысле генам. К внешней среде относятся, например, характер питания, все климатические факторы, результаты воспитания и общественное окружение особи. По отношению к отдельному локусу совокупность всех остальных генов клетки является внутриклеточной средой (рис. 50). Это *генотипическое*

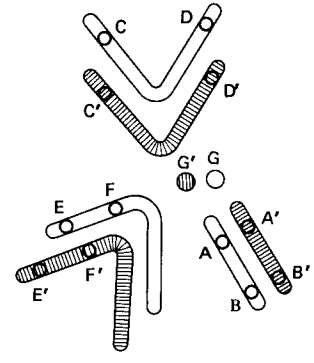


Рис. 50. Хромосомный набор *Drosophila melanogaster*. A – G – материнские, A′ – G′ – отцовские аллели. Для каждой пары аллелей (например, A/A′) остальные гены образуют генотипическое окружение

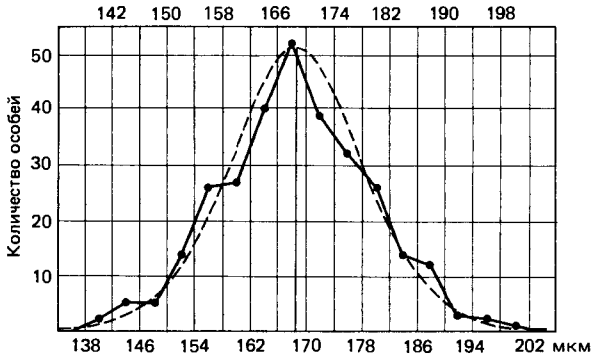


Рис. 51. Кривая модификационной изменчивости длины *Paramecium* из культуры, в которой все особи относятся к одному клону (числовые данные по Jennings), и идеальная кривая гауссовского распределения (пунктир). По оси абсцисс длины (мкм) сгруппированы в классы с интервалом 4 мкм; по оси ординат отложены количества экземпляров каждого размерного класса в выборке из 300 особей. Средняя длина – 168,5 мкм

окружение может решающим образом влиять на проявление активности локуса. Другой тип внутренней среды организма представлен гормональной системой. Так, определенные гены проявляются только в присутствии мужских или женских половых гормонов. Это означает *ограниченное полом наследование.*

У некоторых пород овец наличие тех или иных половых гормонов определяет, будут ли расти рога: h^+/h^+-животные обоих полов рогатые, в случае гетерозигот h^+/h рога имеют только бараны, и при гомозиготности h/h оба пола безроги. Таким образом, аллель h доминирует над h^+ у самок, но рецессивен у самцов. Сходная ситуация наблюдается у людей в отношении такого признака, как *лысина.* Ее образование связано с широко распространенным наследственным фактором, доминирующим только в том случае, если содержание андрогенных гормонов (с. 205) превышает определенный пороговый уровень. Поэтому мужчины лысеют чаще, чем женщины.

Разнообразные факторы окружающей среды обусловливают проявление в рамках определяемых генотипом возможностей *фенотипических модификаций.* «Приобретаемые» при этом признаки *не наследуются* (с. 477).

Если группа особей генетически однородна (например, в клоне парамеций, с. 107), модификации (например, различные размеры клетки) закономерно распределяются вокруг некоего среднего значения (рис. 51). Частоты особей в отдельных размерных классах при этом соответствуют *распределению Гаусса.* Это обусловлено тем, что многие факторы внешней среды либо тормозят, либо стимулируют развитие признака и комбинируются чисто случайно. По теории вероятности чем

больше факторов действует одинаково, тем реже встречается такое их сочетание, и наоборот, чем больше число тормозящих и стимулирующих факторов уравновешивает друг друга, тем чаще их комбинации.

Такая *флуктуирующая модификационная изменчивость* (с плавными переходами) особенно часто наблюдается в связи с влиянием температуры (рис. 52). В других случаях организм реагирует на изменение внешней среды скачкообразно в количественном отношении или появлением качественно отличных признаков. Такая *альтернативная модификационная изменчивость* определяет, например, различия в строении и в инстинктивном поведении плодущей самки и рабочих особей у муравьев и пчел. Эти «касты» развиваются из генетически и цитоплазматически одинаковых яйцеклеток, и лишь различное питание личинок приводит к их дифференциации.

Особенно чувствительными к воздействию внешней среды могут быть *ферменты.* У кролика известна серия аллелей, которые в зависимости от мутаций обусловливают разную интенсивность образования меланина и различный характер распределения этого пигмента. Дикий аллель C^+ отвечает за действие ферментной системы, активной в широком диапазоне температур. В этом случае пигмент образуется при всех переносимых животными температурах и откладывается в шерсти по всему телу. Аллель c^h определяет так называемую *гималайскую окраску.* При этом измененная ферментная система действует лишь при температуре ниже 30 °С, и меланобласты могут синтезировать пигмент только на относительно холодных «концах тела» (в частности, в ушах). Если, наложив на ухо муфту, искусственно держать его в тепле, оно останется белым. И напротив, если у кролика выбрить на боку шерсть и поместить животное в холод, то на этом обычно белом месте вырастет

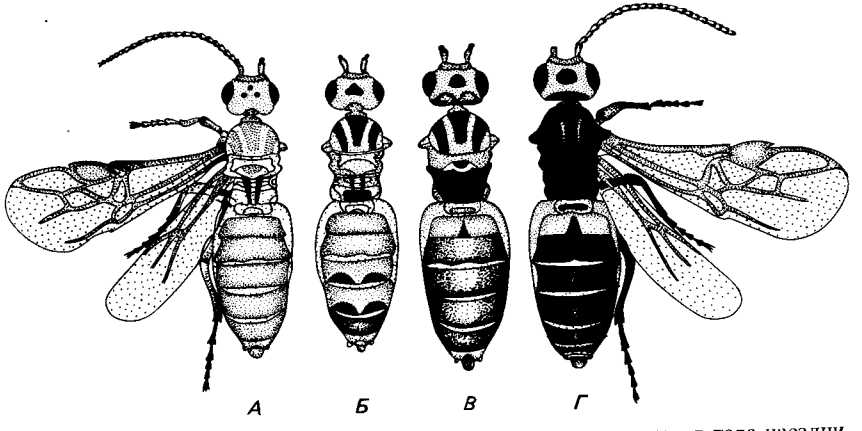


Рис. 52. Модификационная изменчивость пигментации и размеров тела наездника *Habrobracon juglandis* в зависимости от температуры: *А* – насекомое, выращенное при 35 °С; *Б* – при 30 °С; *В* – при 20 °С; *Г* – при 16 °С. Увеличение в 13 раз (по Schlottke).

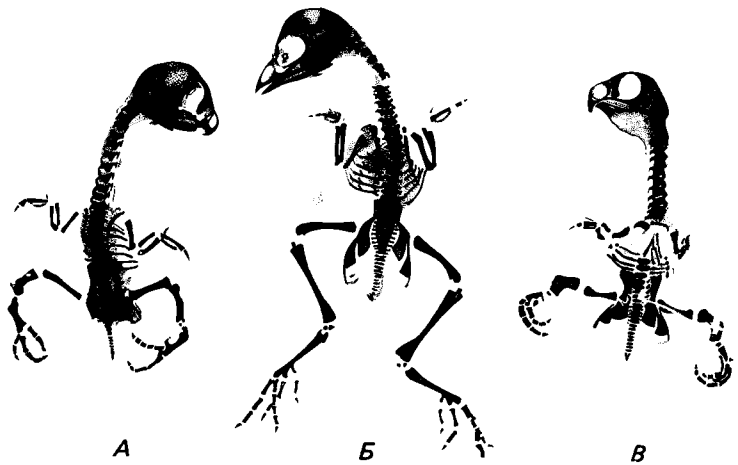


Рис. 53. Сравнение действия летального фактора (хондродистрофия) у курицы (*А*) с фенокопией, обусловленной недостатком биотина (авитаминоз) (*В*). *Б* – скелет нормальной контрольной птицы на 21-й день насиживания (к моменту вылупления) (из E. Hadorn, Letalfactoren, Thieme, Stuttgart, 1955)

окрашенная шерсть. Крайний аллель альбинизма (*c*) не позволяет формироваться меланину ни при какой температуре. Таким образом, *альбинизм* относится к мутационным проявлениям, стабильным по отношению к условиям окружающей среды.

Различные внешние влияния, например облучение, экстремальные температуры, недостаточное питание, химикаты (особенно соединения-антиметаболиты, включающиеся в метаболизм вместо обычных продуктов обмена, и ферментные яды), могут приводить при нормальном генотипе к имитации мутантных признаков. Такие **фенокопии** почти неотличимы от проявлений мутантных генов (рис. 53). Это относится главным образом к *уродствам*. В некоторых случаях, например, невозможно решить, является ли недоразвитие передней части головы у позвоночного (микро- или анэнцефалия) результатом действия наследственных факторов, ослабляющего индуцирующую способность крыши головной кишки (с. 148), или произошло под влиянием на зародыш внешних агентов (облучения, химических веществ), дающих такой же эффект. В **тератологии** (науке об уродствах) всегда следует иметь в виду обе возможности, учитывая, кроме того, что внешние тератогенные факторы в зависимости от генотипа могут действовать с разной силой.

Можно выявить определенные стадии онтогенеза, чувствительные к появлению фенокопий; в эти периоды развивающаяся система особо восприимчива к внешним воздействиям. Так, препарат контерган (талидомид) влиял на формирование конечностей зародыша только в том случае, когда принимался в течение второго-третьего месяцев беременности. В то же время известно, что уродства типа обусловленной талидомидом фенокопии возникают у многих позвоночных в результате генных мутаций. Фенокопии относятся к *модификациям*. Сами гены при этом не изменяются; воздействие происходит на пути от гена к фену.

У человека взаимоотношения зачатка с внешней средой часто изучают на близнецах. Среди их пар 60–75% (в зависимости от расы) – разнояйцевые (РБ). Они отличаются друг от друга, как и обычные братья и сестры. Остальные, однояйцевые, близнецы (ОБ) развиваются из одной зиготы в результате ее деления на две самостоятельно развивающиеся клетки, поэтому они одинаковы в наследственном отношении. Сравнение четырех категорий – РБ с разными условиями окружающей среды (УС), РБ с одинаковыми УС, ОБ с одинаковыми УС и ОБ с разными УС – позволяет оценить степень влияния на проявление их физических и психических свойств наследственности и среды. Разные фенотипы генотипически одинаковых близнецов следует рассматривать как обусловленные внешней средой варианты в пределах определяемой наследственностью нормы реакции.

Генетическую основу следует иметь в виду при решении проблем, связанных с *образованием* и *воспитанием*. *Homo sapiens* является политипическим и полиморфным видом (с. 466) не только по физическим признакам, но и по наследуемым компонентам психики. Поэтому «равенство шансов» может означать лишь то, что семья, школа и общество должны создать для каждого человека условия, обеспечивающие его оптимальное развитие в пределах различных у каждого индивида генетических возможностей.

В случае очень многих генов доказано, что они не всегда проявляют свое действие. Вероятность проявления, называемая **пенетрантностью**, может быть настолько низкой, что не все носители генов обладают соответствующими фенами. Так, 20%-ная пенетрантность для рецессивного гена означает, что только одна пятая гомозигот будет иметь определяемый им признак. У человека гены заячьей губы, косолапости и эпилепсии характеризуются низкой пенетрантностью. При колебаниях пенетрантности образование фена может зависеть от генотипического окружения и внешней среды. Пониженная пенетрантность в экспериментах по скрещиванию и в родословных приводит к отклонениям результатов от ожидаемых в соответствии с законами Менделя (с. 57).

Наряду с пенетрантностью может в широких пределах варьировать и степень проявления наследственного фактора – его **экспрессивность**. Экспрессивность также может зависеть от генотипического окружения и внешней среды. При этом встречаются все переходы от еле заметного действия мутации до крайне резких отклонений от нормального фенотипа. Различия в экспрессивности установлены, в частности, для уродств (заячья губа – волчья пасть), нарушений обмена веществ (диабет) и нервных заболеваний (эпилепсия).

Роль цитоплазмы

Когда при оплодотворении в результате слияния яйцеклетки и сперматозоида закладывается новая особь, в отношении хромосомных генов вклад родителей (за исключением половых хромосом) равноценен. На этом основана идентичность потомков реципрокных скрещиваний (с. 54). Однако разница в цитоплазматическом «наследстве» гамет при образовании зиготы очень велика. В то время как сперматозоид кроме хромосом дает ей только центриоли и, пожалуй, еще митохондрии, неоплодотворенная яйцеклетка уже представляет собой высокоорганизованную систему (с. 109), которая, как доказывает партеногенез (с. 48), сама по себе обладает всем необходимым для развития. Различно протекающие в разных типах клеток процессы дифференцировки регулируются веществами и структурами цитоплазмы, являющимися *активаторами определенных наборов генов* (с. 115). Так как в яичнике яйцеклетка развивается под влиянием материнского ядра, его гены находятся в активном состоянии задолго до оплодотворения. Поэтому не следует удивляться тому, что иногда признаки породы или вида передаются от матери. Из-за такого *материнского эффекта* потомки от реципрокных скрещиваний (например, лошади и осла) оказываются неидентичными по некоторым признакам. Их фенотип является скорее *матроклинным*. Такая *предетерминация* (с. 111) материнскими генами доказана, например, для направления закручивания раковины у улиток и для личиночного пигмента мельничной огневки *Ephestia*. Материнские гены нередко определяют жизнеспособность ранних стадий развития. Во всех этих случаях принесенные спермиями гены как бы «опаздывают».

Из опытов по мерогонии (с. 50) известно, что энуклеированная цитоплазма одного вида лишь в ограниченной степени может взаимодействовать с ядром сперматозоида другого вида. Так, цитоплазма нитеносного тритона (*Triturus helveticus*) с ядром гребенчатого тритона (*Triturus cristatus*) развивается самое большее до завершения нейруляции. В зависимости от таксономической близости доноров цитоплазмы и ядра их комбинации достигают лишь стадии бластулы или останавливаются в своем развитии на ранних личиночных стадиях. В любом случае ядерно-цитоплазматические гибриды доказывают, что *цитоплазма обладает специфичностью* еще до оплодотворения.

Вопрос о том, имеются ли иная предетерминация, кроме обусловленной генами, и истинная, т. е. не зависящая от ядра, *плазматическая наследственность*, требует тщательного изучения. Эта наследственность должна быть связана с компонентами цитоплазмы, которые в ряду поколений репродуцируются с образованием идентичных структур (авторепродукция) и обладают автономной информационной системой. Таким требованиям, по-видимому, хотя бы частично отвечают *митохондрии* (с. 16) и *хлоропласты* растений. В этих размножающихся делением органеллах обнаружена ДНК, и эксперименты по скрещиванию говорят, что некоторые признаки наследуются независимо от ядра.

4. Процессы развития

Размножение и онтогенез

Продолжительность жизни организмов ограниченна. Непрерывность существования видов обеспечивается процессами размножения. Единицей размножения является клетка. У простейших оно основано на делении всей особи, при котором образуются две или много дочерних клеток (рис. 54, 55). Такой прототип *вегетативного размножения* с передачей в ходе митоза неизменяющегося наследственного вещества родительского организма потомкам известен и у многоклеточных животных. Например, за счет клеточных делений на теле *гидры* образуются отделяющиеся впоследствии почки. У многих видов отпочковавшиеся особи сохраняют связь с материнским организмом, образуя колониальные формы, в частности у кишечнополостных (рис. 195), мшанок (рис. 204, *Б*), асцидий (рис. 249). Благодаря разному строению особей колонии (*полиморфизм*) между ними может происходить разделение функций (см. сифонофоры, с. 357). У большинства животных и растений циклы размножения включают процессы оплодотворения. При *половом размножении* различно дифференцированные половые клетки (гаметы) или клеточные ядра объединяются в зиготу. При этом наследственное вещество двух родительских особей перекомбинируется, давая генотипы

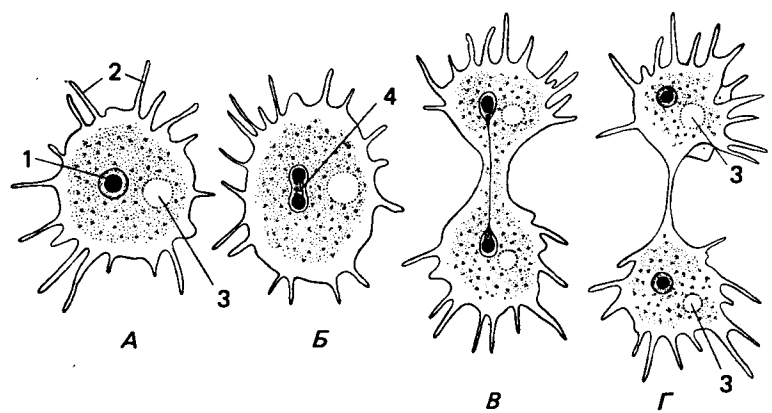


Рис. 54. Стадии деления амебы (*Amoeba polypodia*): 1 – ядро; 2 – псевдоподии; 3 – сократительная вакуоль; 4 – деление ядра (по Schulze)

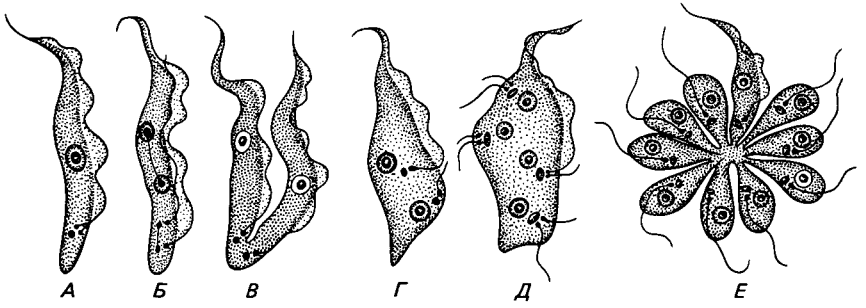


Рис. 55. Размножение трипаносом. *А–В* – деление надвое *Trypanosoma brucei* (ср. рис. 182, *В*): *А* – деление базального тельца жгутика; *Б* – деление блефаропласта, образование второго жгутика и ундулирующей мембраны, деление ядра; *В* – продольное деление цитоплазмы от переднего к заднему концу особи. *Г–Е* – множественное деление *Trypanosoma lewisi* (паразит крови крыс): *Г* – образование второго жгутика после деления ядра, базального тельца и блефаропласта; *Д* – стадия после следующего деления ядра и органелл; *Е* – перешнуровка цитоплазмы после еще одного деления ядра и соответствующего размножения жгутиковых аппаратов. Одной из дочерних клеток достаются материнские жгутик и ундулирующая мембрана, остальные потомки образуют ундулирующую мембрану позднее (по Kühn, von Schuckmann)

нового поколения (с. 39). Из одной клетки-зиготы происходят все клетки многоклеточного организма.

Совокупность процессов, протекающих с момента оплодотворения яйцеклетки до образования многоклеточного организма с его различно дифференцированными клетками и функционально специализированными органами, называется **онтогенезом** (индивидуальным развитием). В ходе онтогенеза организм формируется в соответствии с наследственной информацией, заложенной в ДНК (рис. 20), под влиянием тех или иных воздействий окружающей среды.

Онтогенетические изменения известны и у простейших. В их цикле размножения, как и у многоклеточных, можно обнаружить определенные процессы дифференцировки, например возникновение новых органелл или особых функциональных стадий. Тем не менее между одноклеточными и многоклеточными организмами существует одно фундаментальное отличие. У первых каждая клетка может дать начало новым особям, полностью сохраняя в следующем поколении свое вещество, остающееся как бы «бессмертным». Другими словами, «естественной смерти» и трупа здесь нет. В отличие от этого у многоклеточных обособляются клетки *зародышевого пути* (с. 115, рис. 272), дающие начало яйцеклеткам и спермиям, которые в свою очередь обеспечивают возникновение потомства. Прочие *соматические клетки* смертны и непосредственно в размножении не участвуют.

Простейшие

Размножение простейших основано на *делении клетки надвое*. У одноклеточных *амеб* (рис. 54) развитие организма исчерпывается процессами такого деления и последующего роста дочерних клеток. Дочерним особям непосредственно передается структура материнского организма. Заново у них образуется лишь сократительная вакуоль. У *жгутиконосцев* клетка делится продольно (рис. 55). Затем организму необходимо сформировать новый жгутиковый аппарат. У *инфузорий* делятся оба ядра (макро- и микронуклеус), а цитоплазма перешнуровывается в поперечном направлении, причем дочерняя особь получает пару ядер (рис. 56). Наблюдаются и новые дифференцировки цитоплазмы: в дочерних клетках образуются вторые сократительные вакуоли, а у особи, возникшей из «задней» половины материнской клетки, – новый цитостом («клеточный рост»), так как старый передается «передней» особи. Дифференцировка новых органелл происходит уже тогда, когда ядра начинают делиться.

Впечатляющие процессы развития происходят при *регенерации* частей тела у высокоорганизованных инфузорий (рис. 186). При этом нарушенные старые структуры (ресничные поля, мембранеллы и цито-

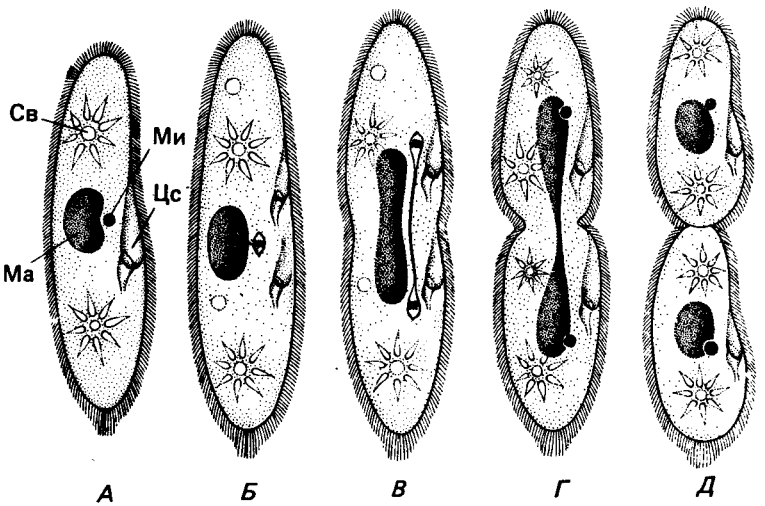


Рис. 56. Схема деления инфузории *Paramecium*: *А* – особь перед делением (ср. рис. 186, *А*); *Б* – деление микронуклеуса, удвоение цитостома, образование новых сократительных вакуолей в передней и задней частях тела; *В* – продвинутая стадия деления микронуклеуса, деление макронуклеуса; *Г* – заключительная стадия деления макронуклеуса, начало перешнуровки цитоплазмы; *Д* – стадия перед разделением дочерних особей. Ма – макронуклеус, Ми – микронуклеус, Цс – цитостом, Св – сократительная вакуоль

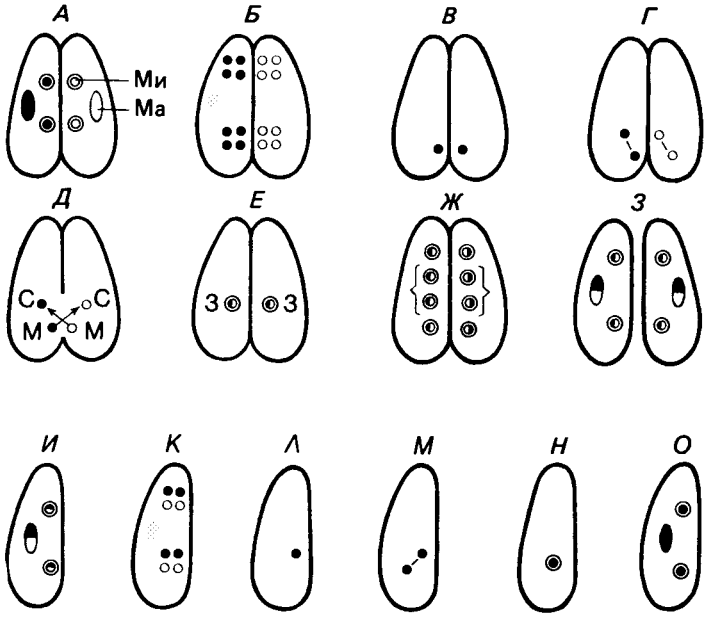


Рис. 57. Схема конъюгации *Paramecium aurelia* с одним макронуклеусом (Ма) и двумя микронуклеусами (Ми): *А* - вступление конъюгантов в контакт цитостомами; *Б* – мейоз Ми, распад старого Ма; *В* – все ядра, кроме одного гаплоидного Ми, погибают; *Г* - постмейотический митоз дает в каждом партнере одно стационарное (С) и одно мигрирующее (М) ядро; *Д* – обмен М; *Е* - кариогамия С и М в диплоидное зиготическое ядро (З); *Ж* – деление З с возникновением двух новых Ми и образующегося путем слияния Ма (скобки), который благодаря эндомитозам (с. 29) становится высокополиплоидным. *И – О* - цикл автогамии

стомные аппараты) рассасываются. Затем в имеющихся участках цитоплазмы дифференцируется совершенно новый набор органелл, содержащий все структурные элементы. После этого мелкий фрагмент клетки может перемещаться, захватывать пищу в конечном итоге дорастать до нормальных размеров.

У некоторых простейших, особенно у быстро и интенсивно размножающихся паразитов, сначала в еще однородной цитоплазме многократно делятся ядра и возникают новые органеллы движения. Только после этого клетка делится на множество самостоятельных дочерних особей (рис. 55, *Г – Е*).

У простейших известно два типа половых процессов.

1. *Копуляция*, т.е. полное слияние двух клеток (гамет) в зиготу. У более примитивных форм наблюдается морфологическая *изогамия*. Из нее можно вывести *анизогамию*, при которой мелкие подвижные микрогаметы, играющие роль мужских половых клеток, сливаются с крупными чаще всего неподвижными макрогаметами (с. 40).

2. *Конъюгация*, т.е. временное частичное слияние двух особей, при котором происходит взаимный обмен ядрами таким образом, что после разделения партнеров их ядра содержат перекомбинированные хромосомные наборы. Конъюгация наблюдается только у *инфузорий* (с. 341). Две чаще всего внешне сходные особи (конъюганты) соединяются между собой в области цитостомов с образованием цитоплазматического мостика. На рис. 57, *А – З* показана последовательность происходящих при этом процессов.

Конъюгирующие партнеры являются гермафродитами, так как содержат генеративные ядра двух типов, ведущие себя различно. Но парамеции конъюгируют только в том случае, если они принадлежат к различным *половым типам*. Такие типы основаны на биохимических свойствах ресничек, определяемых двумя альтернативно функционирующими генными локусами. При этом у каждой особи активен только один из отвечающих за половой тип локусов.

Мейоз может происходить в ходе развития простейших непосредственно перед оплодотворением, что также было показано для инфузорий. Редукция числа хромосом в гаметах (*гаметическая редукция*) типична и для многоклеточных организмов. Особи при этом диплоидны (диплонты). У других простейших, например у споровиков, хромосомный набор зиготы редуцируется при первых делениях этой диплоидной клетки (*зиготическая редукция*), и до следующего оплодотворения все организмы живут в гаплоидном состоянии. У фораминифер (с. 338) гаплоидные и диплоидные поколения могут чередоваться

У отдельных видов *парамеций* при определенных условиях окружающей среды происходит самооплодотворение (*автогамия*). При этом независимо от наличия партнера происходит мейоз и последующее деление, как при «нормальной» конъюгации. Стационарное и мигрирующее ядра одной особи в этом случае непосредственно сливаются в ядро зиготы, дающее новые микро- и макронуклеус. Благодаря этому процессу возникают *изозиготные индивиды* и клоны, гомозиготные по всем парам аллелей (рис. 57, *И – О*).

У многих простейших половой процесс происходит от случая к случаю и часто связан с условиями внешней среды. Любая особь при этом способна к оплодотворению или к изменениям, ведущим к возникновению этой способности (созреванию). Однако у очень многих видов некоторые особи могут размножаться только бесполым путем, в то время как другие, имеющие свойства гамет, запрограммированы для слияния при половом процессе. Часто у одного вида с определенной цикличностью сменяются поколения особей, различающихся как по способу размножения, так и по внешнему облику. Цикл развития, охватывающий целый ряд поколений, снова приводит к исходной стадии. Это называется *сменой поколений*. У паразитических форм такое явление может быть связано со *сменой хозяев*, характерной в первую

очередь для споровиков, например для возбудителей малярии (с. 341, рис. 185).

Как уже говорилось (с. 104), отличительная черта простейших – *потенциальное бессмертие*. Однако при этом их *индивидуальная жизнь ограниченна*. Когда амеба достигает определенной величины, она «должна» разделиться, и ее вещество продолжает существовать в двух новых особях, которые при одинаковом генотипе могут быть фенотипически по-разному модифицированы (с. 98). К тому же половое размножение дает новых индивидов, если при нем происходит образование новых генотипов.

У простейших можно наблюдать даже своего рода «трупы». При делении с образованием множества дочерних клеток (шизогония, спорогония, образование микрогамет; ср. рис. 185) погибает значительная часть цитоплазмы материнского организма, которая в результате не используется следующими поколениями. При нормальном жизненном цикле могут погибать и ядра. Так, макронуклеус инфузорий распадается при конъюгации и автогамии (рис. 57).

Многоклеточные

Тематика исследования

Процессы, ведущие от оплодотворенной яйцеклетки к полностью сформированному организму, могут быть прослежены прежде всего чисто описательно. Такая *описательная эмбриология* исследует отдельные фазы протекающего онтогенеза, включая изменения в ходе формообразования и дифференцировки. При этом учитываются как морфологические, так и биохимические процессы. Однако онтогенез является причинно обусловленным процессом, в котором состояния и условия предшествующей стадии влияют на события, протекающие на следующих стадиях развития. Вильгельм Ру (1850–1924) был первым, кто создал методику исследования, рассматривающую не только «Когда?», «Где?» и «Как?», но и «Почему?» происходят те или иные морфогенетические изменения. Таким образом, к описательной примыкает *экспериментальная эмбриология*, или физиология развития («механика развития»). В дальнейшем мы будем учитывать результаты обоих методологических подходов, по возможности интегрируя их.

Периоды развития

Ход развития многоклеточных организмов можно подразделить на периоды, или фазы.

а) Период *эмбрионального развития* (эмбриогенез). Этот период продолжается от момента оплодотворения яйцеклетки до начала свободной самостоятельной жизни с собственным передвижением и питанием (после рождения, вылупления из яйца). При этом последовательно протекают процессы *дробления*, *гаструляции*, *органогенеза* и *гистогенеза*. У амниот, кроме того, различают эмбриональное развитие в узком смысле слова (первичное развитие с последующим органогенезом) и развитие плода, приводящее непосредственно к вылуплению или рождению.

б) Период *ювенильных стадий* развития охватывает отрезок времени от рождения до полностью сформированного состояния. Ювенильные стадии организм проходит путем прямого или непрямого развития. В первом случае особь с момента рождения достаточно сходна со сформировавшимся животным и достигает взрослого состояния за счет постепенного роста и созревания органов. При непрямом развитии, т. е. наличии личиночных стадий и метаморфоза (с. 155), ювенильное (личиночное) состояние существенно отличается от полностью сформированного. У личинок отсутствуют многие органы и функции, присущие взрослому организму, и в то же время имеются особые личиночные органы и функции.

в) Период сформировавшегося, т. е. *взрослого, состояния* характеризуется половой зрелостью и воспроизводством новых особей путем размножения.

г) Период *старости*. В конце его развитие завершается естественной смертью.

Организация яйцеклетки

Зрелая готовая к оплодотворению яйцеклетка имеет упорядоченную структуру, определяющую эмбриональное развитие. Особую роль играют прежде всего свойства *симметрии*. Так, во многих яйцеклетках (например, у кольчатых червей, моллюсков, иглокожих, хордовых) прослеживается ось, соединяющая анимальный и вегетативные полюсы (рис. 58, 60, 74). Чаще всего такая *полярность* основывается на слоистом расположении питательных веществ (желтка), масса которых возрастает

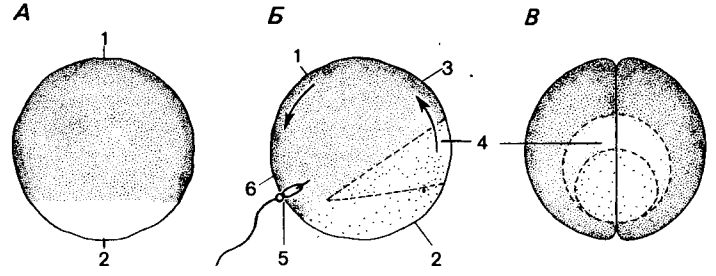


Рис. 58. Симметрия в яйцеклетке амфибий (лягушка). *А* – яйцеклетка перед осеменением с анимальным (1) и вегетативным (2) полюсами. *Б* – после осеменения (5 – место вхождения сперматозоида) и ориентационного поворота (стрелки) появляется серый серп (4). 3 – вид с дорсальной стороны; 6 – вид с вентральной стороны. *В* – вид на вегетативный полюс первого деления дробления в плоскости билатеральной симметрии

по мере приближения к вегетативному полюсу. Ее можно определять и по распределению яйцевых пигментов (рис. 58, 74). На основе анимально-вегетативной полярности устанавливается дорсовентральная ось (например, у рыб; рис. 66), а часто и переднезадняя ось (у амфибий, рис. 58; многих беспозвоночных) развивающегося организма. При определенном строении яйцеклетки можно в момент оплодотворения помимо полярности выявить по особым плазматическим структурам и *билатеральность*. Так, в яйцеклетке лягушки между темнопигментированным анимальным и светлым вегетативным полушариями появляется зона промежуточного оттенка – *серый серп*. Через эту область кортекса яйцеклетки в самой широкой ее части можно провести меридиан, который впоследствии совпадет с плоскостью симметрии зародыша (рис. 58).

Вопрос о том, при каких условиях возникает полярность яйцеклетки, остается спорным. Возможно, решающим фактором при этом является ее положение в яичнике; поступление питательных веществ к яйцу с одной стороны могло бы вызвать полярное наслоение последних. Довольно сложной представляется закладка билатеральности. В яйцеклетке лягушки ее плоскость определяется чаще всего местом вхождения сперматозоида (рис. 58, *Б*). Как правило, первая борозда дробления также проходит по этому меридиану (рис. 58, *В*). Определяющим для структуры яйцеклетки лягушки является вращательное движение, начинающееся сразу же после икрометания. Кортикальный слой яйца движется под действием силы тяжести в направлении, указанном стрелками на рис. 58, *Б*. При этом поверхностный яйцевой пигмент перемещается в сторону анимального полюса, что приводит к образованию более светлой зоны серого серпа. Направление силы тяжести и место проникновения сперматозоида в яйцеклетку можно изменять экспериментально. Эти опыты показали, что плоскость симметрии, даже если она уже была установлена в яичнике, впоследствии можно сместить.

Среди *запасных питательных веществ* яйцеклетки (белки, жиры, гликоген) белки синтезируются у позвоночных не в яичнике, а в *печени*. Кровь доставляет их к яичнику, где они через фолликулярные клетки переносятся в яйцо (рис. 62). У насекомых функции печени, по-видимому, выполняет жировое тело. Белковые компоненты желтка у птиц синтезируются под влиянием женских *половых гормонов*. Если петуху, который в нормальных условиях таких белков не образует, ввести эти гормоны, его печень тотчас начнет синтез белков желтка. Можно предположить, что в данном случае гормон прямо или косвенно активирует систему генов, которая присутствует у птиц обоего пола, но бездействует при отсутствии гормональной стимуляции (с. 89).

Ориентированное и упорядоченное расположение различных типов цитоплазмы в яйцеклетках кольчатых червей, моллюсков, нематод и оболочников может достигать высокой степени интеграции, что преформирующе влияет на тип дробления и органогенез (с. 138, рис. 74). Все особенности состава и структуры яйцеклетки определяются в яичнике *под влиянием генов материнского организма*. Это приводит к тому, что некоторые фенотипические признаки развивающейся зиготы соответствуют его генотипу (*предетерминация*, с. 102). Так, им еще до осеменения детерминируется ориентация делений дробления (спиральное дробление) улиток, что проявляется позднее в расположении органов и в правом или левом закручивании их раковины.

Мало что известно о *молекулярном механизме действия* материнских генов во время созревания яйцеклетки. Однако мы знаем, что у амфибий на стадии хромосом типа ламповых щеток (с. 34) гены, кодирующие *рРНК*, очень активны, вследствие чего в ядре ооцита накапливается большое количество ядрышек (с. 35, рис. 15). Этот запас рибосомного материала предоставляется новому поколению. Вероятно, в определенных случаях его хватает до завершения раннего личиночного развития. Это «доказывается» с помощью мутанта шпорцевой лягушки (*Xenopus*) с дефектом ядрышкового организатора. Животные, гомозиготные по нехватке этого участка хромосомы, погибают, лишь достигнув упомянутой стадии. Кроме рРНК в созревающей яйцеклетке транскрибируются также *мРНК*. Однако у амфибий и морских ежей эти молекулы остаются неактивными. Возможно, они так маскируются белками, что трансляция не может осуществляться. Эти долгоживущие молекулы мРНК начинают действовать только после оплодотворения. Продукты их трансляции можно обнаружить в виде новообразованных белков в период дробления. Они используются для построения митотического веретена и как ферменты. Поскольку дробление у морских ежей и амфибий не нарушается антибиотиком актиномицином (с. 82), который специфически блокирует транскрипцию, становится ясно, что гены нового поколения на этом этапе развития не транскрибируются. Речь идет скорее о накопленном в ооците запасе мРНК, обеспечивающем начальные стадии эмбриогенеза. Гены нового поколения активируются в этих яйцеклетках лишь в начале гаструляции.

Через дробление к бластуле

После оплодотворения (с. 39) в яйцеклетке начинаются последовательные быстро следующие друг за другом деления ядра и цитоплазмы. По мере такого *дробления* эмбриональные клетки (*бластомеры*) становятся мельче. Так, у амфибий сначала наступает стадия, напоминающая тутовую ягоду (*морула*)[1], которая продолжается до тех пор, пока не сформируется мелкоклеточный зародыш, приобретающий у многих типов яиц форму полого шара (*бластула*) (рис. 59, 60).

Для способа дробления большое значение имеет количество и распределение желтка. Для яйцеклеток с небольшим и равномерным (*изолецитальным*) распределением питательных веществ типично *полное равномерное* дробление (например, у морских ежей, рис. 60, и млеко-

[1] *Morus* по-латыни значит тутовник. – *Прим. ред.*

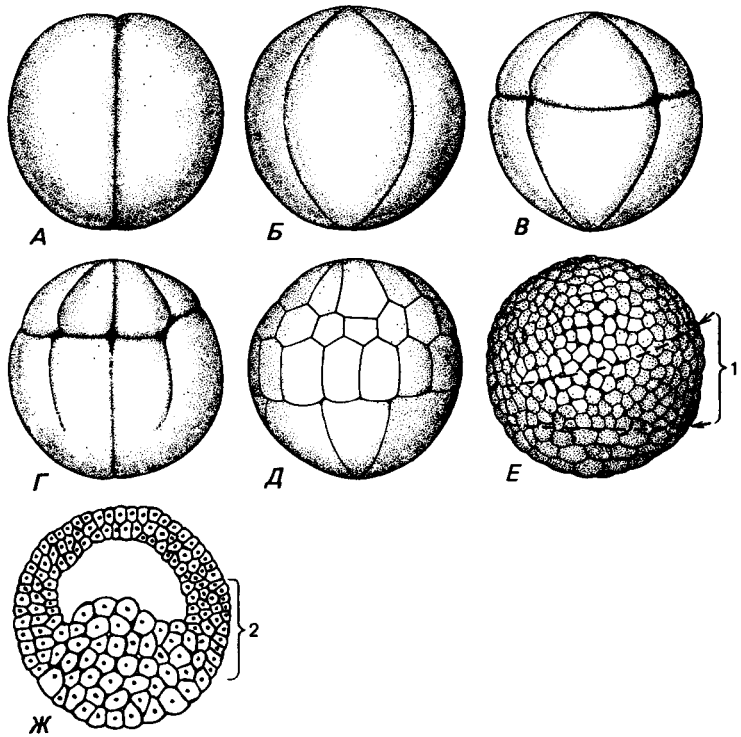


Рис. 59. Схема дробления яйцеклетки амфибий (лягушка). *А* – двуклеточная стадия. *Б* – четырехклеточная стадия. *В* – восьмиклеточная стадия. Клетки вегетативной половины зародыша крупнее, чем его анимальной половины (неравномериое дробление). *Г* – переход от восьми- к 16-клеточной стадии (анимальные клетки уже поделились; более крупные и более богатые желтком вегетативные клетки только начинают дробиться). *Д* – более поздняя стадия дробления. *Е* – *Ж* – бластула (*Ж* – в сагиттальном разрезе): 1 – краевая зона между будущими эктодермой и энтодермой (инвагинирует во время гаструляции, давая материал мезодермы); 2 – дорсальная краевая зона

питающих, за исключением однопроходных). Если желтка больше и он смещен к вегетативному полюсу, то у таких умеренно *телолецитальных* яйцеклеток дробление *полное неравномерное*. При этом у амфибий после двух меридиональных делений яйца третья плоскость дробления проходит над экватором (рис. 59). У некоторых беспозвоночных (например, у каракатиц), рыб, пресмыкающихся, птиц и однопроходных желтка настолько много (*полилецитальные* яйцеклетки), что борозды дробления не могут разделить его целиком. *Неполно*, *дискоидально* дробится только сконцентрированная на анимальном полюсе «шапочка» цитоплазмы, где находится ядро зиготы (рис. 66).

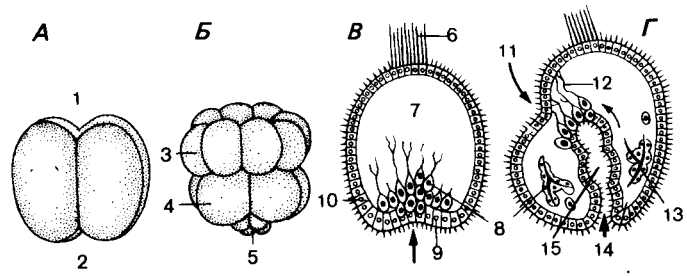


Рис. 60. Схема дробления и гаструляции морского ежа. *А* – четырехклеточная стадия, сверху – анимальная (1), снизу – вегетативная (2) области. *Б* – 16-клеточная стадия: 3 – анимальные бластомеры; 4 – вегетативные бластомеры; 5 – микромеры. *В* – начало гаструляции; стрелка указывает направление инвагинации энтодермы (9): 10 – ресничная энтодерма с султаном ресничек (6); первичная мезенхима (8) проникает псевдоподиями в бластоцель (7). *Г* – конечная стадия гаструляции перед образованием рта (11); вторичная мезенхима с псевдоподиями (12) вступает в контакт с эктодермой ротового углубления (11, стрелка); первичная кишка (15) движется в сторону участка контакта (стрелка); первичная мезенхима выделяет скелет (13); 14 – первичный рот

У членистоногих, особенно у насекомых, крупная масса желтка сконцентрирована внутри яйца (рис. 61), в то время как цитоплазма расположена вокруг него в виде кортикального слоя (*центролецитальные* яйцеклетки). В глубине желтка происходят первые синхронные

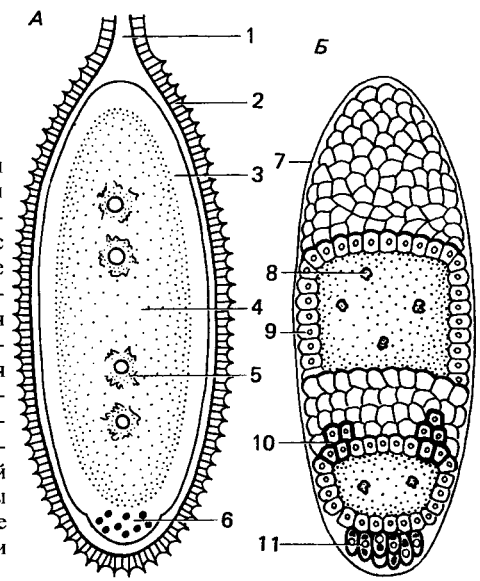


Рис. 61. Дробление и организация яйца насекомых. *А* – яйцо на стадии четырех ядер: 3 – кортикальная цитоплазма; 4 – центральный желток с четырьмя прошедшими деление ядрами (5); 2 – оболочка яйца («хорион») с микропиле (1); 6 – полярная цитоплазма с полярными гранулами. *Б* – стадия после образования бластодермы (9): 8 – ядра, оставшиеся в желтке; 7 – желточная мембрана; 10 – приблизительное положение материала для соматической части будущей половой железы (выделено жирным); 11 – первичные половые клетки с полярными гранулами

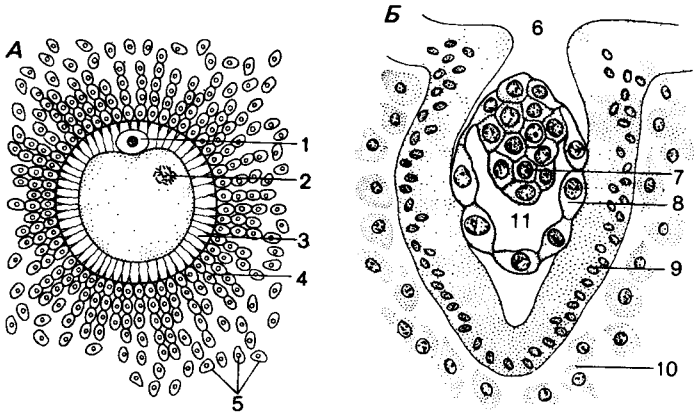


Рис. 62. Схема развития млекопитающих (мышь). *А* – еще не осемененная яйцеклетка из яйцевода в окружении фолликулярных клеток (5); corona radiata (4) и zona pellucida (3); 1 – первое направительное тельце; 2 – хромосомы в ходе второго деления созревания. *Б* – бластоциста на стадии имплантации в крипту матки: 11 – полость бластоцисты; 10 – децидуальная оболочка; 7 – внутренняя клеточная масса; 8 – трофобласт; 6 – просвет матки; 9 – эпителий матки (*А* – частично по фотографии Theiler)

ядерные деления, не сопровождающиеся образованием межклеточных границ. Ядра, окруженные небольшим количеством цитоплазмы, равномерно распределяются в желтке. Когда (в определенных случаях) достигается стадия 256 ядер, большинство из них мигрирует в кортикальную цитоплазму, где затем после образования межклеточных границ возникает *бластодерма*, выполняющая функции эмбрионального эпителия. При этом *неполном поверхностном* дроблении лишь немногие ядра остаются в глубине желтка, где они, по-видимому, участвуют в переработке запаса питательных веществ.

Клетки *бластулы* могут окружать внутреннюю полость (*бластоцель*), располагаясь в один (рис. 60) или в несколько слоев (рис. 59). У дискоидально дробящихся зародышей рыб и зауропсид[1)] стадия, гомологичная бластуле амфибий, имеет вид уплощенной структуры, располагающейся на нераздробившемся желтке (рис. 66). У других типов яйцеклеток (например, у членистоногих) отсутствует соответствующая бластоцелю полость бластулы. В *развитии млекопитающих* наблюдаются особенности, являющиеся следствием филогенеза. Богатая желтком яйцеклетка пресмыкающихся эволюционировала во вторично обедненное желтком яйцо млекопитающих, развивающееся в зародыш, способный к имплантации в стенку матки (рис. 62). При этом полное равномерное дробление ведет к образованию зародышевого пузырька (*бластоцисты*). В этой структуре различают наружную клеточную массу, которая в качестве *трофобласта* преобразуется в хорион (с. 134), и *внутреннюю клеточную массу*, дающую тело эмбриона, желточный мешок, аллантоис и амнион. Полость между двумя закладками бластоцисты не гомологична бластоцелю амфибий.

[1)] Группа, в которую объединяют рептилий и птиц. – *Прим. ред.*

Значение процессов дробления. Деление яйцеклетки приводит к тому, что клеточные ядра попадают в количественно и качественно различные области цитоплазмы. Возникающие клетки в разной степени обеспечены запасными питательными веществами (анимальная и вегетативная области), органеллами (митохондриями, эндоплазматической сетью, рибосомами) и локально представленными включениями (например, полярными гранулами у насекомых, рис. 61). Особое значение имеют структуры и соединения, распределенные в соответствии с определенными закономерностями в поверхностном слое (кортексе) яйца. Все эти различия могут иметь решающее значение при дифференцировке клеточных систем, приводя к тому, что в полных общих для всех ядер геномах «включаются» в зависимости от клеток только определенные наборы генов. Так, в задней полярной цитоплазме яйцеклетки насекомых (рис. 61) находятся РНК-содержащие гранулы. После миграции сюда разделившихся ядер здесь возникает группа клеток с полярными гранулами. Эти и только эти полярные клетки становятся *первичными половыми клетками* (с. 460). Приведенный пример может служить моделью, демонстрирующей, что первый толчок к различным направлениям дифференцировки бластомеров исходит от «цитоплазматических детерминант», избирательно активирующих или репрессирующих те или иные гены (с. 88). Установившееся различие, вероятно, ведет к дальнейшим генетически обусловленным дифференцировкам.

Хотя дробление создает предпосылку для дифференцировки, в отдельных случаях на ранних стадиях развития оно не является обязательным условием последней. Если обработать KCl яйцеклетку многощетинкового кольчеца *Chaetopterus*, имеющую сложную кортикальную структуру и различные типы цитоплазмы, дробления не происходит. Однако в такой «одноклеточной» структуре наблюдаются перемещения материала, сходные с протекающими при гаструляции, и дифференцируются вакуоли и реснички, подобные имеющимся у ранней трохофорной личинки (с. 124). Таким образом, эта цитоплазматическая система обладает автономной, независимой от ядер дробления компетенцией к развитию.

Морфогенетические движения гаструляции

Основные типы

У всех многоклеточных животных стадия бластулы переходит в стадию гаструлы. В простейших случаях она представлена только двумя

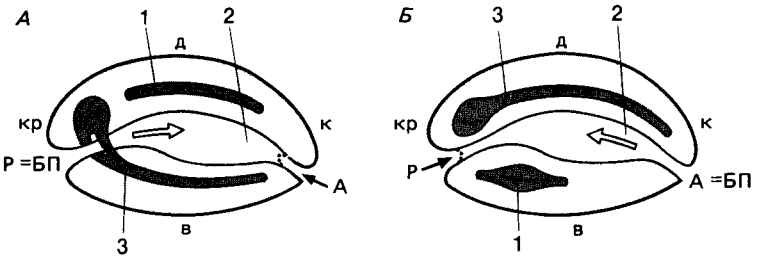


Рис. 63. Схема плана строения эмбрионов первичноротых (*А*) и вторичноротых (*Б*): А – анальное отверстие; БП – первичный рот (бластопор); Р – рот; к – каудальный конец; кр – краниальный (ростральный) конец; в – вентральная сторона; д – дорсальная сторона; 1 – сердце; 2 – кишка; 3 – центральная нервная система; светлые стрелки указывают направление инвагинации первичной кишки; черные стрелки – направление вторичной инвагинации эктодермы (*А* – проктодеума, *Б* – стомодеума)

зародышевыми листками, эктодермой и *энтодермой*. Эктодерма образует первичный покров тела. Энтодерма дает первичную кишку, которая образуется при многих типах эмбрионального развития путем простой инвагинации вегетативной области стенки бластулы (например, у иглокожих, рис. 60). Место инвагинации называют *первичным ртом* (бластопором). Третий зародышевый листок, *мезодерма*, образуется либо вторично, чаще всего из материала первичной кишки (у многих беспозвоночных, с. 124), либо, как у позвоночных, закладывается первично вместе с эктодермой и энтодермой (с. 119).

В зависимости от положения первичного рта среди билатерально

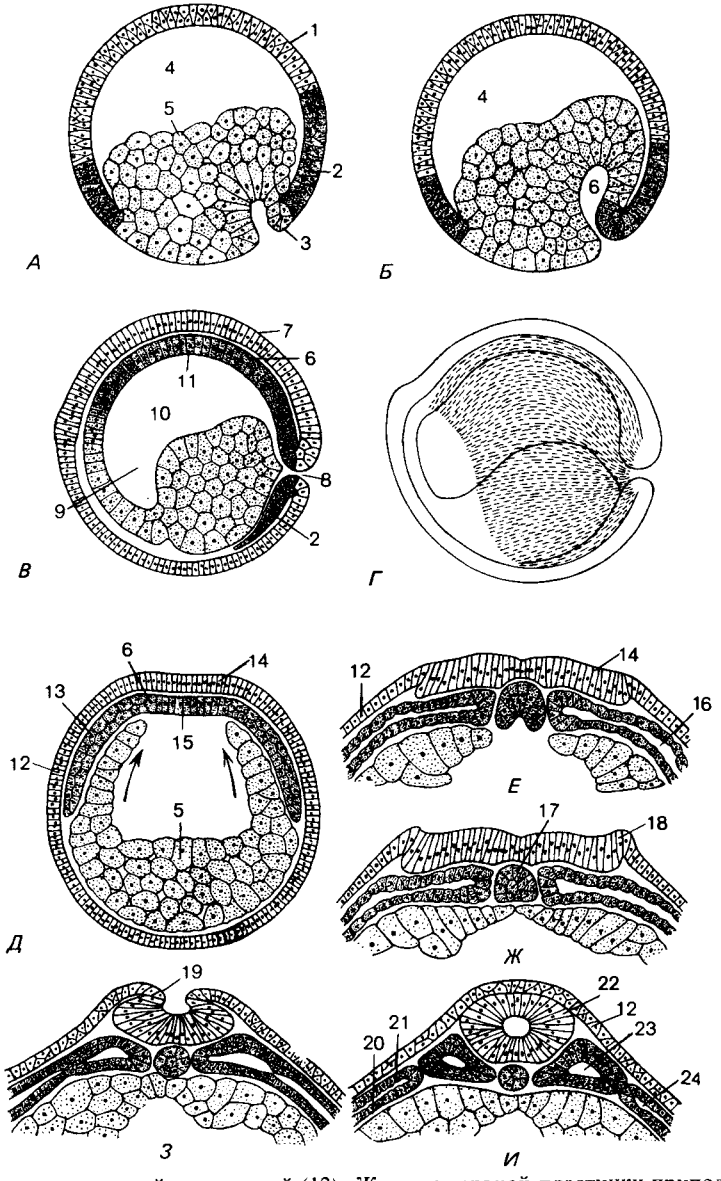


Рис. 64. Ход гаструляции и органогенез у зародышей амфибий. 1 – эктодерма (светлая); 5 – энтодерма (редкий пунктир); 2 – мезодерма (частый пунктир). *А – Г* – продольные срезы иллюстрируют ход инвагинации энтодермы и мезодермы: *А* – раняя гаструла с еще крупным бластоцелем (4); начало инвагинации под дорсальной губой бластопора (3); *Б* – средняя гаструла; развивающаяся полость первичной кишки (6) вытесняет бластоцель; *В* – поздняя гаструла; мезодерма со срединной закладкой хорды (11) в виде крыши первичной кишки (6) подстилает нейральную эктодерму (7); полость первичной кишки соответствует полости сформированного гастроцеля (10); спереди – просвет головной кишки (9); из области замкнутого бластопора (8) идет также вентральная инвагинация мезодермы (2); бластоцель полностью вытеснен; поверхность зародыша покрыта только эктодермой. *Г* – область инвагинировавшей мезодермы на стадии ранней нейрулы заштрихована. *Д – И* – поперечные срезы через среднюю часть туловища: *Д* – мезодермальная крыша первичной кишки (15) с боковыми пластинками (13) располагается между будущей нервной пластинкой (14) и кишечной энтодермой (5); она покрывает еще не замкнутый растущими вверх стенками кишечника (стрелки) его просвет; 12 – эпидермис; *Е* – хорда по средней линии крыши первичной кишки отделилась от остальной мезодермы; в боковой мезодерме возникает целомическая щель (16); эктодерма нервной пластинки (14) утолщена по сравнению с эпидермальной эктодермой (12); *Ж* края нервной пластинки приподняты, образуя нервные валики (18); 17 хорда (просвет кишечника под ней замкнут); *З* нервные гребни (19) сближаются, и начинается образование нервной трубки; *И* – нервная трубка (22) замкнута, отделена от эпидермиса (12) и погружена под него; первичные сомиты (23) отделены от мезодермы боковых пластинок (24); сформировались стенки целома с внешней (соматоплевра 21) и внутренней (спланхноплевра – 20) выстилками

симметричных животных различают две основные группы: **первичноротых и вторичноротых** (табл. 5, с. 331). У первичноротых первичный рот превращается в ротовое отверстие животного, тогда как анальное отверстие возникает из вторично прогнувшейся эктодермы, соединяющейся с задней областью энтодермальной кишки (рис. 63, *А*). В противоположность этому у вторичноротых первичный рот преобразуется в клоаку или в анус, а в головной области в виде эктодермального кармана заново образуется ротовое отверстие (рис. 63, *Б*). Это онтогенетическое различие коррелирует с определенной топографией органов. Например, продольные тяжи центральной нервной системы у первичноротых расположены по отношению к кишке вентрально, а у вторичноротых – дорсально (рис. 63).

Теория зародышевых листков

Прежде чем подробно остановиться на гаструляции у амфибий и на принципиально сходных процессах у других позвоночных, следует рассмотреть понятие зародышевого листка. Оно введено Карлом Эрнстом фон Бэром (1792–1876), открывшим зародышевые листки у куриного эмбриона. Позднее выяснилось, что у всех позвоночных образование определенных органов можно связать с тремя зародышевыми листками (рис. 65).

Эктодерма дает эпидермис и его производные (например, железы, волосяной покров, перья), нервную систему, чувствительный эпителий, производные нервного гребня.

Мезодерма образует мускулатуру, скелет, сосудистую систему, выделительный аппарат, соматическую часть гонад.

Из *энтодермы* возникают пищеварительный тракт и связанные с ним органы (например, печень, поджелудочная железа, легкие).

Однако экспериментты показали, что подобная классификация является слишком *жесткой* и *схематичной* и придавать ей универсальное значение нельзя. Так, область мезодермы ранней гаструлы после изоляции может давать эктодермальные и энтодермальные закладки, а эктодерма гаструлы под влиянием мезодермальных индукторов приобретает компетенцию к образованию мезодермальных органов (с. 143). Эктодермальный нервный гребень (с. 129) дает начало не только эктодермальным типам клеток (например, ганглиям спинного мозга), но также хрящам и костям висцерального скелета, тогда как остальной скелет головы и туловища развивается из мезодермы. Кроме того, в многочисленных органогенезах тесно взаимодействуют два зародышевых листка (печень и легкие: энтодерма и мезодерма). И наконец, клетки зародышевого пути, мигрирующие сквозь зародышевые листки, не удается причислить ни к одному из них (с. 460).

Вместе с тем главное положение классической *теории зародышевых листков*, согласно которому основной план строения тела многоклеточных всегда согласуется с двумя-тремя малодифференцированными зачатками, указывающими на филогенетическую общность этих животных (с. 344), вполне оправдано и полезно при описании взаимосвязей в процессе развития. Однако в настоящее время зародышевые листки не считаются *строго специализированными*. Границы между ними постоянно нарушаются за счет широких потенциальных возможностей клеток в ходе индивидуального развития.

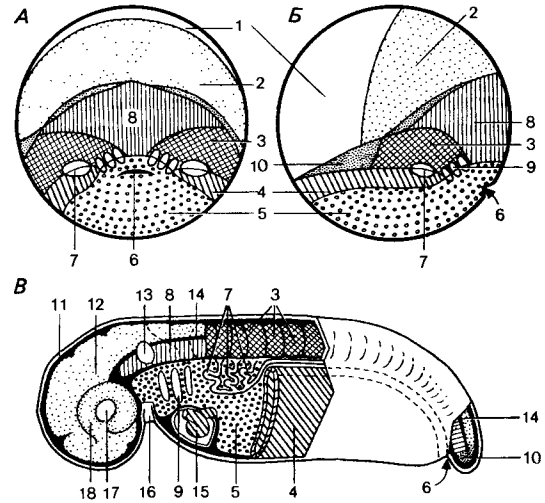


Рис. 65. *А* и *Б* – план закладок зародыша тритона к началу гаструляции: *А* – вид сзади, первичный рот в виде углубления в плоскости симметрии; *Б* – вид слева. *В* – топография органов на стадии хвостовой почки; 6 – первичный рот (стрелки). Энтодермальные закладки и органы: 1 – покровная эктодерма (белая) образует эпидермис (11), хрусталик (17), слуховой пузырек (13) и ротовое углубление (16); 2 – нейральная эктодерма (пунктир) образует нервную трубку с головным (12), спинным мозгом (14) и глазным бокалом (18). Мезодермальные закладки и органы: 8 – хорда (вертикальная штриховка); 3 – сомиты (в косую клетку); 4 – боковые пластинки (косая штриховка); 15 – сердце; 10 – хвостовая почка; 7 – пронефрос (светлый). Энтодерма (5, мелкие кружки) занимает снаружи вегетативную область ранней гаструлы (*А, В*) и образует позднее (*В*) кишку с жаберными щелями (9)

Амфибии

Особенно подробно гаструляция была изучена у амфибий. Фохт сумел проследить *путь перемещений* клеток, прикрепляя к поверхности бластулы кусочки агара, пропитанные витальными красителями (например, метиленовым синим), которые диффундировали в клетки. По положению меток до, в ходе и после завершения гаструляции, а также в

более позднем эмбрионе удается непосредственно описать перемещения дифференцирующихся закладок. Это позволяет наметить схему, показывающую, где в ранней гаструле находятся *презумптивные области* (рис. 65), из клеток которых развиваются будущие органы.

Стадии *гаструляции* представлены на рис. 64. Можно видеть, что расположенные в бластуле поверхностно, прилежащие друг к другу закладки эктодермы, мезодермы и энтодермы перемещаются, изменяют форму и накладываются друг на друга таким образом, что к стадии поздней гаструлы удается различать наружный, средний и внутренний зародышевые листки. При этом поверхность зародыша покрыта исключительно эктодермой.

Рыбы, зауропсиды, млекопитающие

Дискоидальное дробление у **рыб** ведет к образованию *бластодермы*, расположенной под окружающей желток оболочкой (рис. 66). Под бластодермой клетки, образовавшиеся при дроблении, теряя клеточные стенки, сливаются в синцитий (*перибласт*), который размещается на поверхности желточной массы. При дальнейшем развитии в бластодерме обособляются зародышевые листки, одновременно обрастающие своими краями желток. При этом анимально-дорсальная зона зародышевых листков образует эмбрион, а уплощенные слои, распространяющиеся над желтком в вегетативном направлении, формируют желточный мешок (рис. 72). Многие детали гаструляции рыб, которым не удается найти прямых соответствий у амфибий, еще недостаточно понятны.

У также дискоидально дробящихся яйцеклеток **зауропсид** сначала, как и у рыб, образуется бластодерма, плоско разрастающаяся в форме

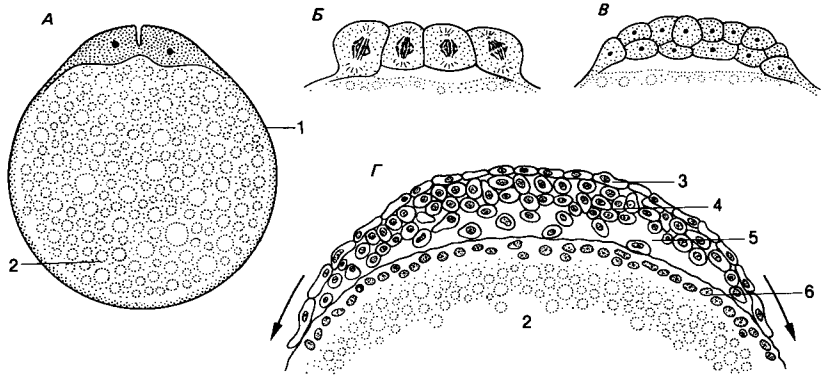


Рис. 66. Дискоидальное дробление и образование закладок у костистой рыбы. *А–В* – стадии дробления: 1 – слой цитоплазмы; 2 – желток. *Г* – зародышевый диск с оболочкой (3), бластодермой (4), бластоцелем (5) и перибластом (6) (по Trinkhaus)

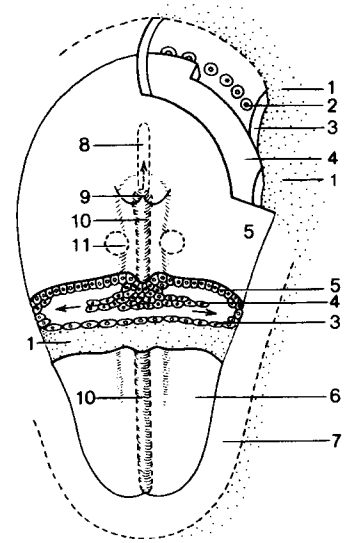


Рис. 67. Схема гаструляции и зародышевого пути у птиц: 1 – нераздробленный желток; 2 – первичные половые клетки; 3 – энтодерма; 4 – мезодерма; 5 эктодерма; 6 – area pellucida (образует эмбрион); 7 – area opaca (закладка внезародышевых оболочек); 8 – головной (хордальный) вырост; 9 – гензеновский узелок; 10 – первичная полоска; 11 примерное положение мезодермы соматической части гонад

зародышевого диска над желтком анимального полушария. В курином яйце, развитие которого начинается еще в яйцеводе, зародышевый диск к моменту откладки яйца состоит примерно из 60 000 клеток. В бластодерме в первую очередь обособляется *энтодерма*. Это происходит путем *диффузной иммиграции* клеток сначала из каудальной, еще поверхностной области зародышевого диска, а позднее из более глубоких слоев первичной полоски. Клетки энтодермы при этом собираются в виде плоского эпителия над нераздробленным желтком (рис. 67). В зародышевом диске можно различить *area opaca*, дающую эмбриональные оболочки (с. 132), которая окружает *area pellucida*, образующую тело эмбриона. По центру этой закладки проходит *первичная полоска*, определяющая продольную ось симметрии эмбриона. Она функционирует как *бластопор*, так как из этой области мезодерма мигрирует внутрь бластодиска. Клетки мезодермы движутся из центров деления, находящихся непосредственно в первичной полоске или на ее переднем конце – в *гензеновском узелке*. Наряду с этим мезодермальные клетки поверхностного слоя зародышевого диска, вероятно, также перемещаются к первичной полоске и затем инвагинируют главным образом в области гензеновского узелка, откуда направляются между эктодермой и энтодермой, образуя *головной* (*хордальный*) *вырост* с закладкой хорды в центре. В ходе гаструляции гензеновский узелок смещается в каудальном направлении. При этом первичная полоска укорачивается вплоть до исчезновения.

Экспериментально доказано, что *первичные половые клетки* обнаруживаются у эмбриона птиц вне гонад над энтодермой переднего края зародышевого диска и, как и у амфибий (рис. 272) или насекомых (рис. 61), лишь вторично мигрируют в мезодермальную соматическую

часть гонад (с. 461). Если в зародышевом диске на стадии, соответствующей рис. 67, облучить или удалить передний край *area pellucida* в форме полумесяца, то в соматической части гонад, расположенной позади гензеновского узелка, образуются хотя и типичные, но лишенные половых клеток семенники или яичники. Следовательно, дифференцировка гонад происходит автономно, т.е. без воздействия половых клеток.

Инвагинация мезодермы вдоль первичной полоски происходит также и в эмбриогенезе **млекопитающих**, зародышевый диск которых эволюционно унаследован от пресмыкающихся. Однако вследствие вторично приобретенного полного дробления и окружения бластоцисты трофобластом (рис. 62) гаструляция у млекопитающих отличается от происходящей у зауропсид.

Механика гаструляции и динамика формы клетки

В ходе гаструляции эмбриональные клетки движутся взаимосвязанно. Перемещение крупных клеточных масс внутрь зародыша и растяжение покровной эктодермы точно согласованы между собой. Однако это упорядоченное поведение не управляется эмбрионом. Отдельным группам клеток присущи скорее *автономные двигательные тенденции*. Так, изолированный участок эктодермы увеличивает свою поверхность таким же образом, как и в составе гаструлы, а фрагмент мезодермы из верхней губы бластопора при имплантации на поверхность эмбриона самостоятельно инвагинирует в любом новом месте.

Предпосылкой для перемещения клеточных пластов является автономная способность отдельных клеток к *изменению формы*. Проникнув через бластопор амфибий в бластоцель (рис. 64), клетки теряют свою первичную кубическую или призматическую форму. Вытягиваясь, они принимают колбовидные очертания, долгое время оставаясь прикрепленными узким концом к поверхности зародыша. Форму клетки непосредственно определяют *микротрубочки* и *микрофиламенты* (с. 17). В основе процесса *нейруляции* (с. 125), как и при гаструляции, лежит изменение этой формы. Поверхность, обращенная к возникающему просвету нервной трубки, сокращается, противоположная периферическая часть клетки расширяется, а клетка в целом растет в длину. Если активность исходит непосредственно от клеток, такие процессы должны привести к прогибанию нервной пластинки и образованию нервной трубки (рис. 64). С помощью электронного микроскопа показано, что в ходе этого под внутренней стягивающейся поверхностью клетки находятся ориентированные микрофиламенты, а микротрубочки располагаются вдоль продольной оси удлиняющейся клетки. Действуют ли эти структуры только как *цитоскелет*, или им присуща и *динамическая функция* (например, сокращение филаментов), еще не ясно. Во всяком случае важно, что после обработки *колхицином*, который разрушает микротрубочки (с. 18), образования нервной трубки не происходит, а уже удлиненные клетки округляются. Микрофиламенты также могут быть обратимо разрушены, в частности выделенным из грибов *цитохалазином* (с. 207), блокирующим, как и колхицин, морфогенез клеточных комплексов в направлении трубчатых закладок органов.

Эти данные помогают понять механику гаструляции. Они дополняются наблюдениями над зародышами **морских ежей** (рис. 60). Из расположенных первоначально над инвагинирующей первичной кишкой первичных *мезенхимных клеток*, которые, сначала энергично пульсируя, высвобождаются из массы энтодермы, вырастают *псевдоподии*. Они вытягиваются через бластоцель и по «принципу проб и ошибок» вступают в контакт с определенными участками внутренней стороны эктодермы. В ходе гаструляции эта «дальняя связь» между передним концом первичной кишки и той асимметрично расположенной по отношению к оси инвагинации областью, где эктодерма прогибается и происходит образование ротового отверстия, укорачивается. Однако не доказано, что в результате сокращения псевдоподий при этом опосредованно подтягивается и энтодерма. Если зародыш обработать колхицином, образуется радиально-симметричная гаструла с ненормальным зачатком кишки, ориентированным вдоль анимально-вегетативной оси зародыша. Отсюда можно было бы заключить, что *микротрубочки играют морфогенетическую роль*.

Гаструляция предъявляет повышенные требования к *обмену веществ*. Сильно повышается *потребление кислорода*. Поставщиком энергии является прежде всего *гликоген*. Запасенные в желточных гранулах белки также расщепляются. Из высвобождающихся аминокислот синтезируются белки, специфичные для данной стадии развития. Такой синтез требует дополнительной активности генов. Действительно, методом гибридизации РНК и ДНК (с. 87) удалось показать, что появляются новые типы мРНК.

В результате изучения специфичного для различных стадий воздействия летальных факторов (с. 91) стало ясно, что в начале гаструляции активируются многочисленные *новые гены*. Эта *высокочувствительная* к генетическим изменениям фаза сменяет дробление, ход которого во многом обеспечивается предетерминирующим «последействием» материнских генов ооцита (с. 137). То, что до гаструляции гены отцовского организма играют незначительную роль, показывают помимо прочего и следующие данные.

Если путем центрифугирования (у морского ежа) или перешнуровки яйцеклеток (у тритона) получить их безъядерные фрагменты, то в обоих случаях дробление при участии ахроматинового митотического аппарата (цитастера, с. 38) может привести к образованию безъядерных бластулоподобных структур. Если в опыте с мерогонами (с. 50) объединить безъядерную цитоплазму яйцеклетки одного вида с ядром сперматозоида другого вида, то во многих случаях развитие таких

гибридных мерогонов останавливается, достигнув стадии гаструлы. Вероятно, это происходит потому, что, начиная с этой стадии, чужеродные гены уже не могут взаимодействовать с видоспецифичной цитоплазмой яйца.

Различные способы образования мезодермы

У низших стрекающих кишечнополостных – простых гидроидных полипов и медуз (рис. 189, 190) – эктодерма и энтодерма являются единственными слоями организма. Они расположены либо прямо друг на друге, разделенные лишь базальной пластинкой, либо первичный бластоцель заполнен студенистой массой (мезоглеей).

У большинства животных между эктодермой и энтодермой находится *мезодерма* (с. 116). Она может быть представлена эпителиальной выстилкой, или *мезенхимой*, состоящей из свободно распределенных клеток, которые в определенных случаях дает энтодерма. Из мезенхимы могут вторично возникать эпителиальные ткани, например эндотелий кровеносных сосудов у позвоночных.

У губок (рис. 188), коралловых полипов (рис. 191) и плоских червей *мезенхима* заполняет пространство между эктодермой и энтодермой. Она образуется путем миграции не связанных между собой клеток на стадии бластулы (например, первичная мезенхима иглокожих, рис. 60) или лишь после гаструляции из одного из зародышевых листков, преимущественно из энтодермы (например, вторичная мезенхима иглокожих, рис. 80). У позвоночных скелетогенную мезенхиму дают как мезодерма, так и эктодерма (нервный гребень, с. 129).

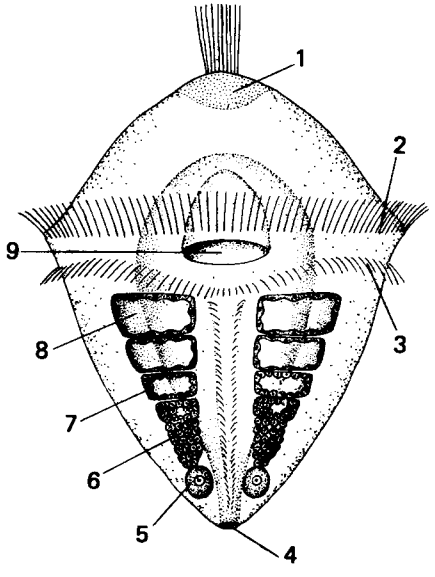


Рис. 68. Схема образования мезодермы в трохофорной личинке кольчатых червей: 1 – теменная пластинка; 2 – предротовой венчик ресничек (прототрох); 3 – послеротовой венчик ресничек (метатрох); 4 – анальное отверстие; 5 – первичные клетки мезодермы; 6 – мезодермальная полоска; 7 – мезодерма; 8 – целом; 9 – рот

Уже говорилось, что у позвоночных целостные группы клеток мезодермы образуются из малодифференцированной *первичной закладки* независимо от энтодермы (с. 119). В противоположность этому у иглокожих и ланцетника мезодерма возникает вторично в форме складчатых выпячиваний энтодермы (рис. 80, *А*, *Б*). Совершенно иначе закладывается мезодерма у спирально дробящихся животных (кольчатых червей и моллюсков). В этом случае на ранних стадиях развития выделяются два бластомера – клетки первичной мезодермы, которые затем дают начало детерминированным клеточным популяциям (клонам) (cell-heredity). В результате продолжающихся делений из первичных клеток мезодермы возникают две парные первоначально сплошные мезодермальные полоски. Именно они (например, у кольчатых червей) впоследствии преобразуются в целомические мешки отдельных сегментов тела. Процесс образования мезодермы (своего рода почкование) идет полным ходом на стадии *трохофорной* личинки (рис. 68).

Органогенез

Формирование и расчленение недифференцированных закладок

В этом разделе рассматривается ранний органогенез, т.е. период, следующий за гаструляцией, когда обосабливаются, формируются и подготавливаются к последующему гистогенезу отдельные системы органов. При этом мы ограничимся данными по позвоночным, преимущественно *амфибиям*.

В исходно однородной **эктодерме** ранней гаструлы под индуцирующим влиянием крыши первичной кишки (с. 143) от покровной эктодермы обособляется нервная пластинка. В ходе *нейруляции* она прогибается, образуя нервную трубку, которая отделяется от покровной эктодермы (эпидермиса). Покровная эктодерма смыкается над погружающейся нервной трубкой (рис. 64, *Д* – *И*; рис. 70). Расширенный конец нервной трубки, расположенный в области головного отдела тела, подразделяется на пять первичных *мозговых пузырей* (рис. 269). От пузыря, соответствующего промежуточному мозгу, в обе стороны выпячиваются *глазные пузыри* (рис. 137), а в средней его части закладывается *задняя доля гипофиза* (с. 202). Продолговатый мозг переходит в *спинной* (рис. 65). Полости *желудочков* головного мозга и *канал* спинного мозга являются остатком просвета эмбриональной нервной трубки (рис. 269).

Мезодерма после гаструляции еще представлена целостной закладкой. Ее расчленение начинается с отделения *зачатка хорды* от расположенного по бокам от него *материала сомитов* (рис. 64, *Е*). Закладка хорды претерпевает значительные формообразовательные изменения.

Из занимающей большую площадь на поверхности бластулы серповидной презумптивной области хорды (рис. 65) сходящийся поток клеток устремляется в сторону бластопора, откуда они в виде плотного жгута распространяются вдоль средней линии крыши первичной кишки.

Объемистые дорсальные мезодермальные тяжи, расположенные по обеим сторонам хорды, последовательно подразделяются в краниокаудальном направлении на *первичные сегменты* (сомиты), одновременно отделяя плоские, распространяющиеся в вентральном направлении *боковые пластинки* (рис. 64). Внутрь от себя сомиты отделяют *склеротомы*, которые, являясь скелетогенной мезенхимой (с. 125), окружают хорду. Из них впоследствии образуется позвоночный столб (рис. 261). Основная масса сомитов идет на формирование *миотомов*, которые дифференцируются в дорсальную опорную мускулатуру. Отдельные клетки будущей мышечной ткани (*миобласты*) сливаются на ранней стадии гистогенеза в многоядерные синцитии, которые в качестве мышечных волокон с их миофибриллами осуществляют на более поздних этапах развития сократительные функции (с. 214). На периферии в сторону эпидермиса сомиты отделяют *дерматом*, служащий источником соединительнотканной части кожи (*дермы*) (с. 433). Вначале сомиты еще связаны «стебельками» с несегментированными боковыми пластинками. Здесь возникают посегментно расположенные структурные единицы (нефроны) *пронефроса* (рис. 65) и *мезонефроса* [1], причем в мезонефросе количество нефронов вторично увеличивается (табл. 12, с. 459). Дорсально на уровне мезонефроса *спланхнический* (*висцеральный*) *листок* боковых пластинок образует выпирающие в целóм парные *половые складки*, являющиеся зачатками гонад (рис. 272). Дорсальный *мезентерий* (брыжейка), на котором закреплена кишечная трубка, также развивается из спланхноплевры.

В наружном *соматическом* листке боковых пластинок клетки концентрируются в мезодерму *почек конечностей*. У амниот между ними сохраняется область нефрогенной мезенхимы *метанефроса*, реагирующей на индуцирующее влияние выроста вольфова канала (с. 457). В вентральной области слияния краев боковых пластинок образуется *закладка сердца*.

Энтодерма развивается в *пищеварительный тракт*. Выросты переднего участка кишки дифференцируются в *щитовидную железу* (с. 203) и *легочный эпителий*, а ее среднего участка – в *печень* и *поджелудочную железу*. Первоначальные связи последних с кишечником сохраняются в виде желчного протока и протока поджелудочной железы. Продвигающаяся энтодерма головной кишки в *ротовой области* вступает в прямой контакт с эктодермой ротового впячивания (с. 129), вырост которого – карман Ратке – дает *переднюю долю гипофиза* (с. 202). Сталкивающиеся энтодерма и эктодерма образуют глоточную мембрану,

[1] Стадии развития выделительной системы. – *Прим. ред.*

которая затем распадается (запрограммированная клеточная гибель, с. 131), благодаря чему в области глотки открывается проход между ротовой полостью и пищеводом. Таким же способом прорываются *жаберные щели*: от энтодермы передней кишки сегментарно и последовательно вырастают *жаберные карманы*, которые вытягиваются под влиянием мезодермы в направлении эктодермы. Эктодерма в свою очередь образует углубления, направленные навстречу энтодерме. У рыб и амфибий перегородка между этими впячиваниями и жаберными карманами исчезает, тогда как у амниот (рис. 278) такое явление встречается в исключительных случаях как уродство. В преобразовании бластопора в клоаку или анальное отверстие принимает участие и покровная эктодерма (рис. 63).

Динамика клеточных контактов в морфогенезе

Расчленение малодифференцированных эмбриональных комплексов, например отделение закладки хорды от окружающей ее мезодермы крыши первичной кишки (рис. 64), требует изменения *контактного поведения* клеток. Экспериментально можно показать, что изначально положительный аффинитет (сродство), обеспечивающий тесную связь клеток в ходе гаструляции, при этом резко меняется, переходя в отрицательный, т. е. ведущий к разобщению клеточных комплексов. В результате процесса эмбриональной дифференцировки меняются поверхностные свойства клеток. По-видимому, это связано с изменениями специфических веществ, входящих в состав клеточной мембраны или тонкой пленкой покрывающих ее поверхность (с. 14). С их помощью клетки отличают себе подобные (изотипичные) от иначе детерминированных (гетеротипичных).

Каким образом **клеточный аффинитет** выступает в роли фактора, упорядочивающего ход органогенеза, показано на рис. 69. Из нейрулы амфибий изолируют кусочек эктодермы, разделяют его в щелочном растворе (или с помощью трипсина) на отдельные клетки (уже различно детерминированные к этому моменту), а их перемешивают. В нормальной культуральной среде случайно распределенные клетки смыкаются в шаровидный комок, который можно выращивать как эксплантат (рис. 69, *В*). Однако эта хаотическая масса не остается стабильной. *Клетки эпидермиса* перемещаются на периферию, где останавливаются, только вступив в контакт с детерминированными таким же образом клетками поверхностного слоя (рис. 69, *Г*, *Д*). Презумптивные *нервные клетки* перемещаются до тех пор, пока не объединяются в центрально-расположенное скопление, дифференцирующееся в участок спинного мозга. При этом нейробласты избегают контакта с клетками эпидермиса. Третий тип клеток, включающий и клетки *нервного гребня* (с. 129), размещается подобно мезенхиме между эпидермисом и нервной трубкой. Тем самым устанавливается порядок, соответствующий органотипической топографии личинки (рис. 69, *Е*).

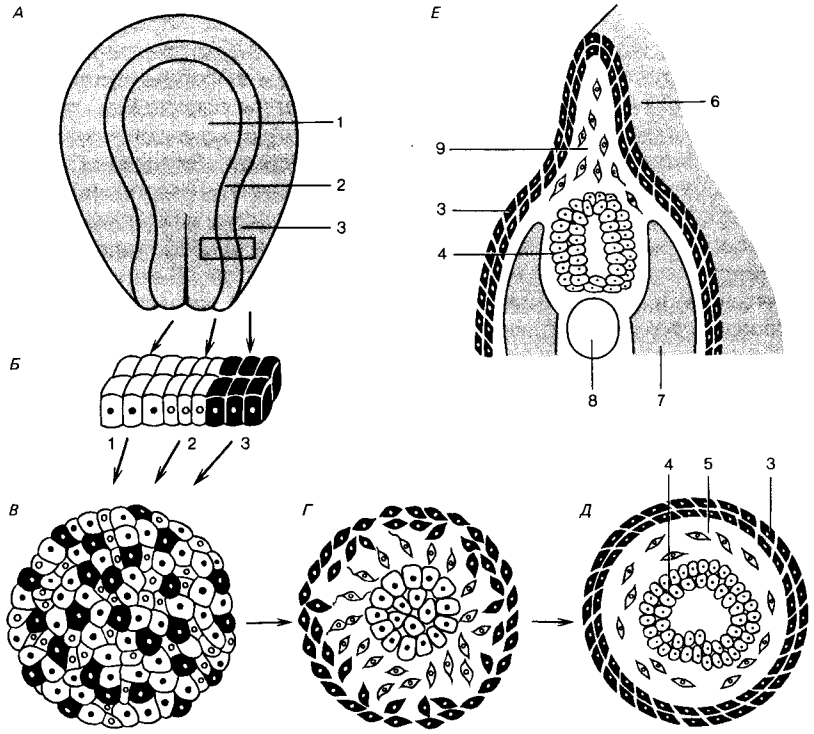


Рис. 69. Морфогенез в смеси клеток в зависимости от клеточного аффинитета. *А* – эксплантация трех типов клеток: 1 – нервная пластинка; 2 нервный валик нейрулы амфибий; 3 – эпидермис. *Б* – положение до диссоциации. *В* – реагрегация в эксплантате. *Г* – начало дифференцировки. *Д* – дифференцированная конечная стадия с нервной трубкой (4), мезенхимой (5) и эпидермисом (3). *Е* соответствующая эксплантату (*Д*) область личинки: 6 – край плавника; 7 – миотом; 8 – хорда; 9 - мезенхима края плавника (по Townes, Holtfreter)

В принципе таких же результатов достигают при перемешивании клеток покровной эктодермы, мезодермы и энтодермы ранней гаструлы. Клетки эктодермы движутся наружу, где образуют эпидермис; клетки мезодермы перемещаются в средний слой подобно закладке сомитов или хорды; клетки энтодермы объединяются внутри зародыша, образуя закладку кишки. Реакции клеточного аффинитета приводят к тому, что губка, пропущенная через мелкое сито, может вновь восстановить свою нормальную организацию из хаотически смешанных отдельных клеток. Это наблюдается и в случае гаструлы морского ежа.

Механизмы, лежащие в основе морфогенетических движений клеток, еще недостаточно известны. Тем не менее установлено, что изолированные или культивируемые вместе с определенными гетеротипичными «соседями» эмбриональные клетки начинают двигаться. Если при этом случайно они соприкасаются с другими клетками, то в зависимости от специфики партнера движение усиливается, ослабляется или совсем прекращается. Встреча с изотипичными клетками ведет, как правило, к остановке. Такое *контактное торможение* регулирует волнообразное движение клеточной мембраны (с. 209). Соединение клеток приводит к образованию их прочного комплекса. У *раковых клеток* контактное торможение, вероятно, отсутствует, что может привести к их инфильтрирующему росту и метастазам.

Клеточный аффинитет невидоспецифичен, что доказывается опытами по смешиванию эмбриональных клеток мыши и курицы. Партнеры, относящиеся к разным классам, совместно формируют, например, химерные почечные канальцы и хрящевые образования. (*Химерами* называются особи с тканями или органами другого вида. Они возникают чаще всего в результате экспериментальной трансплантации на ранних эмбриональных стадиях. В греческой мифологии «химерой» называли существо с головой льва, туловищем козы и хвостом змеи.)

Наряду с контактными взаимодействиями в особых редких случаях к упорядоченному распределению клеток могут приводить и *хемотаксические* влияния на расстоянии. Это доказано для презумптивных пигментных клеток. Меланобласты (с. 437) воспринимают таким способом изотипичного соседа, который, вероятно, выделяет определенные вещества. Отрицательный хемотаксис препятствует клеточным контактам и приводит к образованию рассеянного рисунка, что типично для меланофоров рыб и амфибий (рис. 23).

На положительном клеточном аффинитете основаны не только однородные клеточные комплексы (например, эпидермис). Часто он действует и между гетеротипичными клетками. Так, энтодерма и мезодерма объединяются для построения печени (с. 118). Даже эктодерма может положительно реагировать на энтодерму, что, в частности, обеспечивает контакт между ротовым впячиванием и головной кишкой в онтогенезе позвоночных (с. 126).

Миграции клеток в раннем онтогенезе

В ходе гаструляции смещаются крупные сплошные пласты клеток. Нейруляция приводит к полному преобразованию и перемещению закладок (рис. 64). Непосредственно после вычленения мезодермы в зародыше позвоночных начинаются миграции *отдельных клеток* или *слабо связанных внутри себя клеточных групп*. Так, *первичные половые клетки* движутся из мест их изначальной не связанной с гонадами локализации в соматические ткани гонад (с. 460).

Большие расстояния преодолевают и клетки эктодермального **нервного гребня.** Его исходный материал расположен на внутренней стороне нервных валиков нейрулы между нейральной и покровной эктодермой (рис. 70, *А*). После замыкания нервной трубки клетки нервного гребня

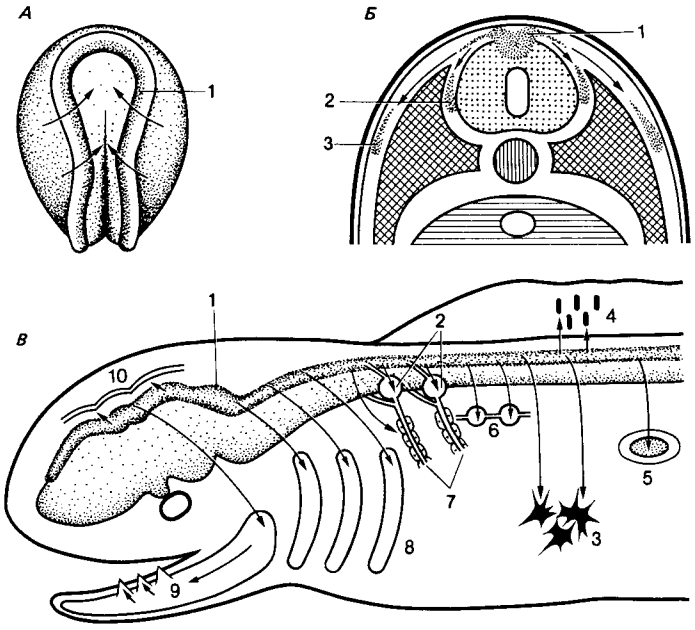


Рис. 70. Нервный гребень (1) амфибий. *А* – нейрула (стрелки показывают движение нервных валиков). *Б* – начинающаяся миграция клеток (стрелки) после отделения нервной трубки от покровной эктодермы; 2 – ганглий спинного мозга; 3 – пигментные клетки. *В* – схема производных нервного гребня; 4 – мезенхима края плавника; 5 – мозговая часть надпочечника; 6 – симпатические ганглии; 7 – шванновские клетки оболочки нервного волокна; 8 – хрящ висцерального скелета; 9 – зачатки дентина зубов; 10 – оболочки мозга

находятся в дорсальной области вдоль линии смыкания ее краев (рис. 70, *Б*). Отсюда они мигрируют в различные участки зародыша – частично под эпидермис, частично в область между нервной трубкой и миотомами. Благодаря особому клеточному аффинитету эти клетки задерживаются в определенных участках, где и дифференцируются в разнообразные закладки. *Производные нервного гребня* представлены на рис. 70, *В*. Особенно впечатляет их участие в образовании скелета, который в остальных случаях имеет мезодермальное происхождение. Они дают зачатки хрящей и костей висцеральных дуг (с. 444), определенные элементы основания черепа и закладки дентина зубов (с. 438).

Представление о производных нервного гребня было получено в результате экспериментов по *удалению* и *гетеротрансплантации* его материала. Если произвести двустороннее удаление нервных валиков с нервным гребнем на стадии нейрулы у амфибий, то разовьется личинка, у которой будут отсутствовать пигментированные участки

тела, край плавника (это связано с нехваткой клеток мезенхимы) и реакция на локальные раздражения. Эта невосприимчивость к раздражителям связана с отсутствием спинальных ганглиев (рис. 128) и сенсорных нейронов. Если зародышу кур белой породы имплантировать небольшой участок нервного гребня темно-коричневого дрозда, то меланобласты последнего мигрируют к основаниям зачаточных перьев эмбриона-хозяина. Эти меланобласты снабжают развивающиеся перья курицы пигментом. В результате среди белого оперения птицы возникнет окрашенный пучок. Кожный пигмент млекопитающих также возникает из мигрирующих клеток нервного гребня.

Запрограммированная клеточная гибель

Определенные *морфогенетические процессы* обеспечиваются гибелью локальных групп клеток или крупных закладок. Такие центры клеточной гибели приводят к образованию пальцев на малодифференцированных лопатовидных зачатках конечностей позвоночных (рис. 71). У куриного эмбриона презумптивная область клеточной гибели (некроза) располагается у основания почки конечности. Если на ранней стадии развития изъять недифференцированные клетки из зоны их будущего отмирания и пересадить туда, где при нормальном развитии его не происходит, то еще недетерминированный жестко в сторону гибели эксплантат, объединившись с окружающими клетками, будет нормально развиваться в

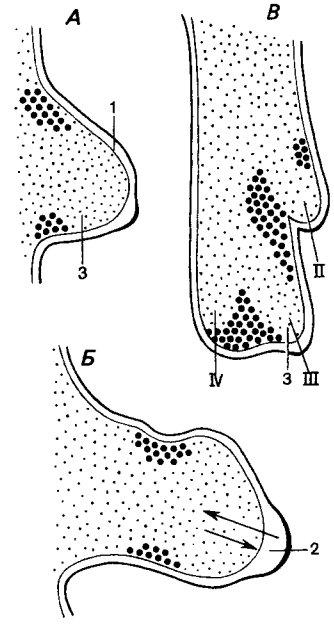


Рис. 71. Запрограммированная гибель клеток (области, помеченные жирными точками) в закладке крыла цыпленка, а также взаимодействие (стрелки) между эктодермой (1, белая) с эпидермальным гребнем (2) и мезодермой (3, мелкие точки). *А* – ранняя стадия. *Б* – закладка в форме лопаточки с полностью развитым эпидермальным гребнем. *В* – подготовка к разделению лучей трех дифференцирующихся фаланг (II – IV) (по Saunders)

зависимости от места своей новой локализации (с. 142). Если произвести такую трансплантацию на более поздней стадии, он погибнет. Такая гибель произойдет автономно, в заранее запрограммированное время на любом участке тела, хотя клетки имплантата и будут казаться вполне нормальными.

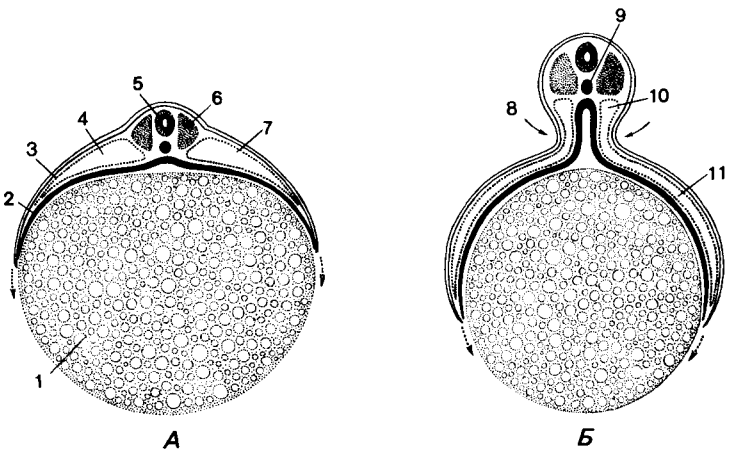
Клеточная гибель предопределена *генетически*. Об этом говорят мутации у птиц и млекопитающих. Менделирующие факторы могут блокировать ведущие к смерти клеток процессы дифференцировки. В результате развиваются конечности со сросшимися пальцами или с перепонками между ними. Нормальный наследственный признак гусей проявляется у кур в виде *уродства* (с. 100). Гибель клеток часто происходит там, где в сплошных закладках вторично возникает полость, а также когда стенки, разделяющие группы малодифференцированных эмбриональных клеток, разрушаются с образованием отверстия (с. 126).

Какие регионарные факторы во всех этих случаях определяют клеточную гибель, неизвестно. Однако установлено, что исчезновение обширных клеточных областей после периода органогенеза, например при развитии половой системы или в ходе метаморфоза, вызывается *гормонами*, которые активируют соответствующие гены. Мужские половые гормоны отвечают за рассасывание мюллеровых каналов (с. 462), а клетки хвоста головастика запрограммированы таким образом, что к их отмиранию приводит тироксин. В то же время закладки задних конечностей личинок бесхвостых амфибий реагируют на этот гормон усиленным делением (с. 157).

Мутациями может вызываться не только отсутствие такой *физиологичной клеточной гибели*. Очень часто генетические изменения приводят к гибели определенных клеток в нормально детерминированных закладках. Уже заложившиеся рецепторы глаза и уха грызунов отмирают у некоторых мутантов, что приводит к слепоте, глухоте или нарушениям координации движений. Если *патологическая гибель клеток* затронет жизненно важную закладку, мутация окажется летальной (с. 91).

Эмбриональные оболочки

У животных различных типов в период эмбрионального развития возникают **провизорные эмбриональные органы,** обеспечивающие питание, газообмен, выделение и защиту зародыша. При переходе к свободной жизни они исчезают. У всех групп позвоночных, развивающихся из богатых желтком яиц путем дискоидального дробления, образуется *желточный мешок*. Этого внезародышевого органа нет лишь у амфибий, так как их яйцеклетки дробятся полностью (с. 112) и весь запас желтка в клетках эмбриона потребляется благодаря литической активности внутриклеточных ферментов. У рыб, пресмыкающихся и птиц над неразделенной массой желтка первоначально закладывается только дорсальная область эмбриона с осевыми органами (нервная трубка, хорда,



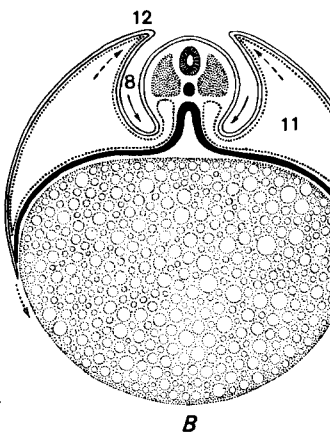


Рис. 72. Схема поперечного разреза богатого желтком эмбриона позвоночных. *А* – стадия перед обособлением тела эмбриона от желточного мешка у рыб или зауропсид. *Б* – обособление тела эмбриона от желточного мешка у рыб. *В* – образование амниона у пресмыкающихся и птиц. 1 – желток; 2 – энтодерма; 3 – эктодерма; 4 – целом; 5 – нервная трубка; 6 – сомиты; 7 – боковые пластинки; 8 – боковые складки; 9 – хорда; 10 – эмбриональный целом; 11 – экзоцелом; 12 – амниотические складки;
—→ направление образования боковых складок;
- - → направление образования амниотических складок;
·····→ направление обрастания желтка зародышевыми тканями

первичные сегменты), а вентральные участки уплощенных зародышевых листков охватывают желток (рис. 72, *А*). Постепенно они обрастают его, образуя замкнутый мешок, состоящий из нескольких слоев (эктодермы, соматического листка мезодермы, целома, висцерального листка мезодермы, энтодермы) (рис. 72, *Б*, рис. 73, *А*). Тело эмбриона приподнимается над этим желточным мешком путем образования складок (головной, боковой, хвостовой). В результате этого процесса уплощенные зародышевые листки, составляющие тело эмбриона, сворачиваются в трубки (стенки туловища, эмбрионального целома, кишечника).

Внезародышевая область зародышевых листков у рыб дает только

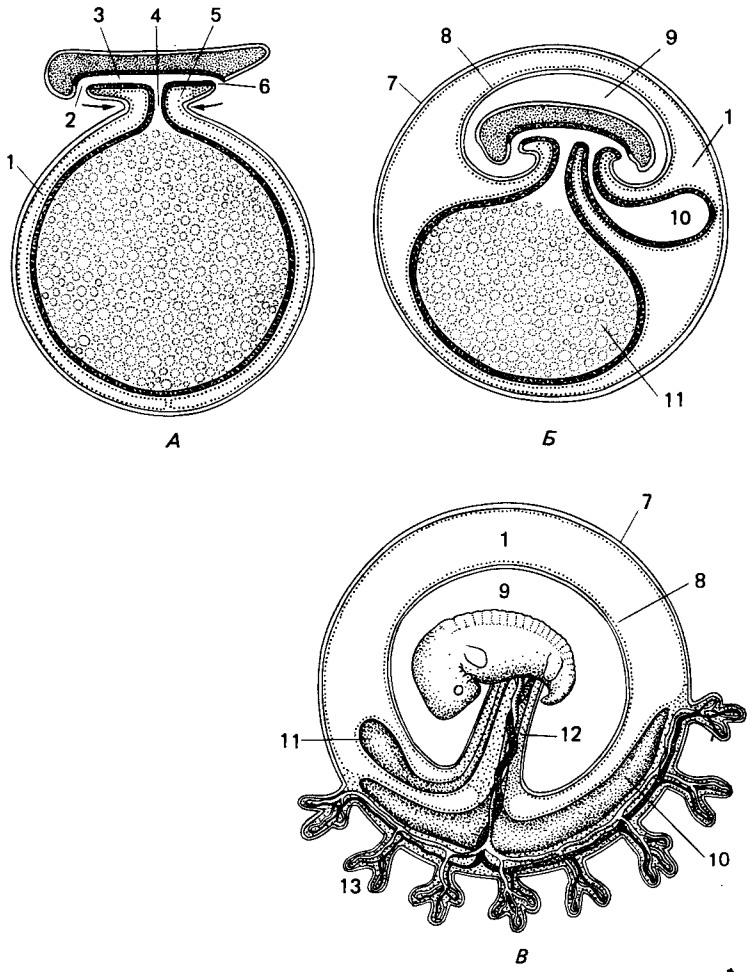


Рис. 73. Эмбриональные оболочки позвоночных. Схематический продольный разрез: *А* – через эмбрион рыб, *Б* – через эмбрион зауропсид. *В* – схема эмбриона млекопитающих с хорионом и сосудами плаценты: темным показаны артерии, светлым – вены, кровь в которых оксигеиирована благодаря газообмену с материнской кровью. 1 – экзоцелом; 2 – рот; 3 – кишка; 4 – желточный проток; 5 – эмбриональный целом; 6 – анальное отверстие; 7 – серозная оболочка; 8 – амнион; 9 – амниотическая полость; 10 – аллантоис; 11 – желточный мешок; 12 – пуповина; 13 – ворсинки хориона

желточный мешок (рис. 72, *Б*, 73, *А*), а у амниот (зауропсид и млекопитающих), кроме того, *амнион, серозную оболочку* (*серозу*), *хорион* и *аллантоис* (эмбриональный мочевой пузырь). Вокруг эмбриона поднимается складка, включающая эктодерму и соматический листок мезодермы, – амниотическая складка (рис. 72, *В*). Ее края куполообразно смыкаются над эмбрионом и срастаются таким образом, что он оказывается окружен двумя оболочками (каждая состоит из эктодермы и мезодермы), отделенными друг от друга экзоцеломом. Внешняя оболочка называется серозой, внутренняя – амнионом (рис. 71, *Б, В*). Аллантоис возникает как пузыревидный вырост задней кишки, выпирающей в экзоцелом (рис. 73, *Б, В*).

У *живородящих млекопитающих* сероза становится органом, обеспечивающим эмбрион питательными веществами. У *сумчатых* это происходит исключительно (или преимущественно) за счет питательной жидкости, выделяемой стенкой матки, – эмбриотрофа, или маточного молока (смесь секрета маточных желез, распавшихся в полости матки лейкоцитов, капель жира). Маточное молоко всасывается эмбрионом с помощью серозы. У *плацентарных* (с. 430) сероза дифференцируется в ворсинчатый *хорион* (рис. 73, *В*). Аллантоис прилегает к хориону своей внешней стенкой, а сосуды, сопровождающие его стебелек, распространяются в хорион и проникают в его ворсинки. Хорион, развившийся из трофобласта бластоциста (рис. 62), вступает в тесную связь со стенкой матки, и его ворсинки внедряются в соответствующие ее углубления. В этом месте материнский организм и соответствующий участок эмбриона образуют *плаценту*. Различают четыре типа плацент: 1) с ворсинками, распределенными по поверхности всего хориона (*диффузная*, например, у свиньи, лошади, верблюда); 2) с ворсинками, расположенными отдельными группами – «котиледонами» (*дольчатая*, или *множественная*, у жвачных); 3) с ворсинками, опоясывающими среднюю часть продолговатого хориона (*зональная*, у хищных); 4) с ворсинками, сосредоточенными в пределах дисковидной области (*дискоидальная*, у насекомоядных, летучих мышей, полуобезьян, обезьян, человека). Связь между материнским организмом и эмбрионом в разных группах различна. Она может быть такой слабой, что при рождении материнский организм и эмбрион разделяются без повреждений (плаценты 1-го и 2-го типов). В других случаях срастание настолько прочно (типы 3 и 4), что при родах участвовавшие в образовании плаценты области стенки матки (*децидуальная оболочка*) отторгаются вместе с последом и образуется обширная раневая поверхность.

У *плацентарных* образовать плаценту со стенкой матки может наряду с хорионом и желточный мешок (грызуны, насекомоядные). *Желточная плацента* развивается не только у млекопитающих, но и у живородящих *анамний*, лишенных хориона. При этом у отдельных групп хрящевых рыб контакт с маткой достигает степени дифференцировки, вполне соответствующей плаценте млекопитающих.

Плацента выполняет разнообразные **функции.** Она обеспечивает эмбрион и плод кислородом и забирает образовавшуюся в результате его дыхания углекислоту. *Газообмен* обеспечивается тем, что фетальный гемоглобин (рис. 44) отличается от гемоглобина матери, который имеет

более низкое сродство к кислороду и поэтому легче его отдает. От материнского организма к плаценте передаются *питательные вещества* (аминокислоты, глюкоза, жирные кислоты). Одновременно в обратном направлении поступают *продукты распада*, возникающие в ходе азотистого обмена веществ плода (например, мочевина). Плацента, сама являясь органом внутренней секреции (с. 205), не пропускает материнские половые гормоны, в результате чего половая система плода мужского пола развивается, как правило, нормально. Однако плацента не служит барьером для вирусов, поэтому при заболевании матери краснухой органогенез плода оказывается под угрозой. У человека к концу беременности эритроциты плода обычно проникают в материнскую кровь. Если ребенок резус-положителен (Rh^+), его *антигены* (с. 77) вызывают у матери с отрицательным Rh образование *антител*, которые в свою очередь переходят в кровеносное русло плода, приводя к опасной для него резус-конфликтной ситуации (эритробластозу плода). Однако это осложнение бывает не более чем у 5% детей Rh^+, рожденных от матерей Rh^-.

Детерминация и индукционные системы

Общие принципы

Под **детерминацией** понимают процесс выявления среди различных возможностей, к которым компетентна клеточная система, одного специфического *пути дифференцировки*. В настоящее время теория предполагает, что выбор этого пути основывается не на различиях в генетическом наборе клеток. Можно доказать *эквивалентность клеточных ядер* и одновременно продемонстрировать, как дифференцировки в цитоплазме индуцируют разную активность генов (с. 138). Яйцеклеткам, цитоплазма которых еще до начала дробления организована таким образом, что детерминирующие вещества и структуры образуют четко заданный план строения (рис. 74), свойствен *мозаичный тип развития*. При этом разные типы цитоплазмы, окружающие клеточное ядро, более или менее жестко определяют направления дифференцировки, допускающие лишь ограниченные варианты. Такому онтогенезу можно противопоставить *регуляционный тип развития*. В этом случае четко установлены лишь некоторые параметры будущего организма. Возникшие в результате дробления и гаструляции малодифференцированные клетки еще обладают достаточно широкой компетенцией. Детерминация у таких зародышей определяется, как правило, *индукционными влияниями* между различными первичными закладками. Положение клеток в *системе градиента веществ* также часто задает направление их дифференцировки.

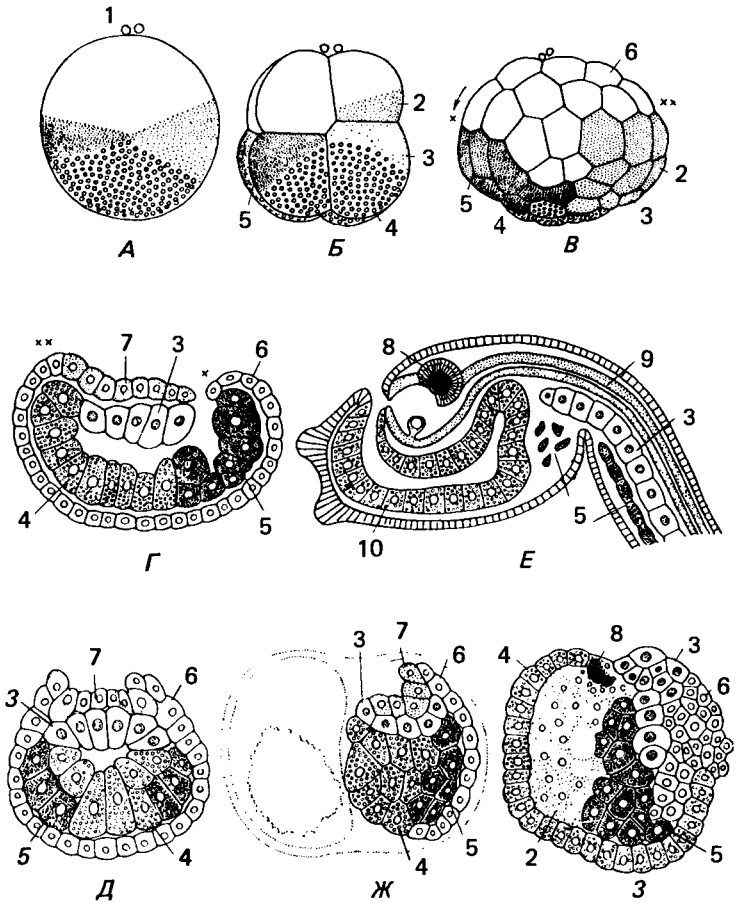


Рис. 74. Детерминация при развитии асцидий. *А* – вид яйцеклетки с левой стороны на стадии двух бластомеров (правый бластомер скрыт); 1 – направительные (полярные) тельца над анимальным полюсом; белым показана анимальная цитоплазма, из которой образуется эктодерма (6); крупными кружками – богатая желтком вегетативная цитоплазма, дающая начало энтодерме (4 и 10 – кишка); редким пунктиром – серый серп, будущая (2) нервиая ткань (7 – нервная пластинка, 9 – нервная трубка) и хорда (3, на более поздних стадиях хорда показана светлым с крупными ядрами); частым пунктиром – желтый серп, дающий начало мезодерме (5 – мускулатура). *Б* – восьмиклеточная стадия. *В* – бластула. *Г* – продольный срединный разрез через гаструлу – нейрулу. *Д* – поперечный разрез через стадию *Г*. *Е* – ранняя личинка с глазом (8). *Ж* – половинный зародыш, возникший после уничтожения левого бластомера на двуклеточной стадии. *З* – результат центрифугирования во время первого деления дробления, × и × × – соответствующие места на рие. *В* (перед гаструляцией) и *Г* (после гаструляции) (по Conklin)

Эквивалентность и тотипотентность клеточных ядер

На разных стадиях развития и в различно дифференцированных клетках активна только определенная часть всех генов (генома) ядра (с. 88). Опыты по гибридизации РНК и ДНК (с. 88) показывают, что при этом транскрибируются различные *группы генов*. Однако доказано, что неравномерного распределения наследственного материала или необратимых процессов в самом геноме в данном случае не происходит. Если «гантелевидно» перешнуровать только что осемененную яйцеклетку тритона, то дробится только ее часть, содержащая ядро. Если позднее ослабить лигатуру, ядра начнут мигрировать из раздробившейся области в безъядерный участок цитоплазмы. Там также начинается дробление, и развивается такой же полноценный – двойниковый – эмбрион. Значит, при этом ядра (по крайней мере, до стадии 16 бластомеров) еще обладают всеми потенциями развития – они *эквивалентны*.

Опыт по *трансплантации ядер* показывает, что более поздняя дифференцировка тоже не вызывает необратимого изменения ядерных генов. Если энуклеировать яйцеклетку амфибий и ввести в нее освобожденное от цитоплазмы ядро полностью дифференцированной клетки кишечного эпителия головастика, то это «постаревшее» ядро также обеспечивает полноценное развитие, приводящее в благоприятных случаях к метаморфозу в лягушку. Даже ядра из клеток эпидермиса взрослой лягушки, выращиваемых в культуре ткани, могут обеспечить развитие головастиков с их разнообразными типами клеток, несмотря на то, что исходно эти ядра находились в клетках, специализированных на синтезе рогового вещества кератина. Таким образом, ядра сохраняют функциональную *тотипотентность* и могут «переключаться» в цитоплазме яйцеклетки таким образом, что уже завершившаяся программа развития выполняется сначала. Однако возможна и обратная реакция. Гены, активные в зародыше-доноре, в частности кодирующие рРНК (с. 111), прекращают работу в цитоплазме дробящейся яйцеклетки («выключаются»).

Есть все основания предполагать, что определенные *белки* или *нуклеопротеины цитоплазмы* контролируют активность генов в ядрах клеток. Например, ядро зрелого эритроцита птиц, полностью прекратившее функционирование, можно активировать путем переноса в цитоплазму клетки мыши (с. 97). При этом оно вновь начинает кодировать специфический для птиц гемоглобин и образует ядрышки. При детерминации зародышевого пути также оказывается, что дифференцировка эмбриональных клеток определяется веществами цитоплазмы (с. 460).

Мозаичное развитие

В яйцеклетке асцидии *Cynthia* выявляются по меньшей мере четыре хорошо различных *типа цитоплазмы*, которые после осеменения в результате сегрегации располагаются билатерально симметрично и послойно вдоль полярной оси (рис. 74, *А*). Дробление распределяет эти области по бластомерам так, что на стадии 64 клеток они становятся полностью мозаично-обособленными. Каждый из четырех типов клеток вносит свой специфический вклад в развитие основного плана строения (рис. 74, *Г–Е*). При центрифугировании яйцеклетки вещества цитоплазмы перемешиваются с образованием необычного их распределения. Однако и при нарушенном расположении они, как и прежде, детерминируют определенный тип клеток. В результате дифференцируются зародыши с хаотичным распределением закладок органов (рис. 74, *З*). Это является результатом *самодифференцировки*, протекающей независимо от соседних клеток и зародыша в целом. Если в ходе дробления разделить клетки, они развиваются в те части тела, типы клеток и органы, которые возникли бы при нормальном онтогенезе. Если, например, на двухклеточной стадии развития убить один из бластомеров, то из сестринской клетки образуется правая или левая половина зародыша (рис. 74, *Ж*).

В таких мозаичных системах *проспективные потенции*, т. е. возможности развития у различных групп взаимосвязанных малодифференцированных клеток, ограничены их *проспективным значением*, т. е. дифференцировкой, на которую они запрограммированы в нормальном зародыше.

Обусловленная мозаичностью детерминация доказана для многих типов яиц беспозвоночных. У *гребневиков* полное дробление ведет к стадии 16 клеток с восемью крупными вегетативными и восемью мелкими анимальными бластомерами. В анимальном октете благодаря сегрегации концентрируется часто особым образом пигментированная цитоплазма, которая имеет детерминирующее и вместе с тем формативное значение. Каждая из этих клеток обладает потенцией к образованию одного из восьми ресничных гребней животного (рис. 194). Если разделить бластомеры на этой стадии, возникающее количество гребней соответствует числу оставшихся вместе анимальных клеток. В результате могут получаться неполные личинки с одним, двумя, четырьмя и т. д. гребнями.

Особенно убедительно можно доказать органообразующую способность определенных областей цитоплазмы на примере лопатоногого моллюска *Dentalium* (с. 404). У него во время двух первых делений дробления возникает по одной *полярной лопасти* с вегетативной плазмой, которая затем передается только одному из бластомеров. При удалении этих лопастей у трохофорной личинки отсутствуют определенные закладки органов (с. 405).

Эмбриональная регуляция

В очень многих развивающихся системах участки яйцеклетки и зародыша обладают проспективной потенцией, значительно превышающей их проспективное значение. Если разделить два первых бластомера

зародыша амфибий, которые, развиваясь вместе, дали бы соответственно правую и левую половины тела животного, то из каждого бластомера образуется полноценная личинка, а из нее лягушка или тритон. Таким образом, материал яйцеклетки используется по-новому. При закладке каждой новой плоскости симметрии возникает новый план строения, организация и потенции развития которого приводят к образованию уменьшенной копии нормального зародыша. При таких *регуляционных процессах* действуют факторы структурированного континуума, которому подчинены реагирующие на него клетки (с. 154), и происходит дифференцировка, зависящая от окружения.

То, что возникающий в результате регуляции план строения не связан с клеточными границами, показывают, в частности, перешнуровки *яйцеклеток тритона* на стадии ранней гаструлы. Если плоскость разделения совпадает с плоскостью симметрии, то развиваются такие же пропорциональные двойники (рис. 75, *А*), как и после изоляции двух

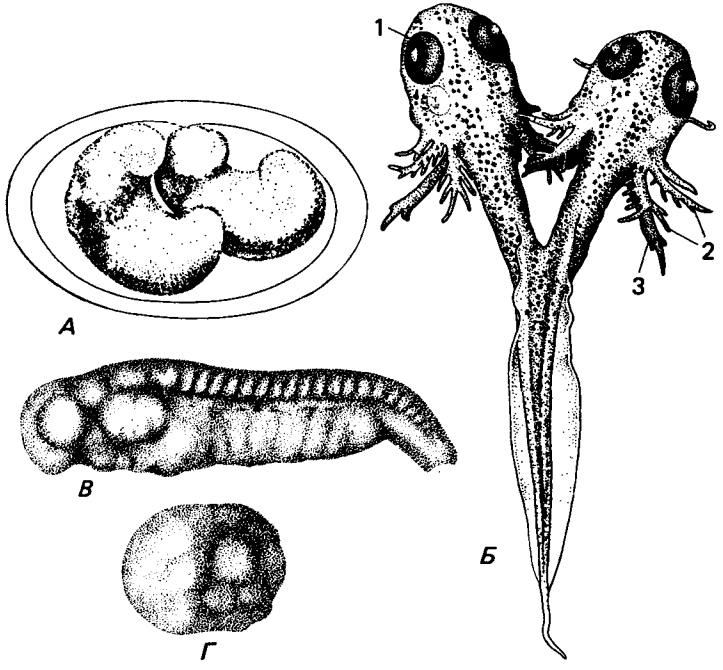


Рис. 75. Результаты опытов по перешнуровке зародышей тритона. *А*, *Б* – удвоение: *А* – эмбрионы-двойники, развившиеся из перешнурованного по средней линии зародыша, под оболочкой яйца; *Б* – личинка с удвоенным передним концом тела (duplicitas anterior), развившаяся в результате неполной перешнуровки по средней линии зародыша. *В* – целый эмбрион и (*Г*) брюшной фрагмент, возникшие при поперечной перешнуровке зародыша. 1 – глаз; 2 – жабры; 3 – передняя конечность (по Spemann)

бластомеров. Если зародыши частично перешнуровать в медианной плоскости, возникают личинки с удвоенной на том или ином протяжении передней частью тела (рис. 75, *Б*).

Аналогичным образом происходит регуляция ранних стадий развития морского ежа. Если при разделении зародыша сохраняется равновесие между анимальными и вегетативными бластомерами (с. 153), то даже 1/8 его часть даст целую личинку. Регуляция доказана для всех позвоночных. Если путем точечного облучения у *кролика* умертвить один из бластомеров на двухклеточной стадии дробления, то неповрежденная вторая клетка разовьется в целое животное. У *человека* однояйцевые *близнецы* (не только двойни, но и тройни и т. д.; с. 101) или парные уродства (сиамские близнецы) возникают после полного или частичного разделения зародыша на ранних стадиях. Пять канадских однояйцевых близнецов (семья Дион) показывают, насколько высока может быть степень эмбриональной регуляции.

Кроме регуляции, в результате которой из части образуется уменьшенное целое, возможна и регуляция с возникновением *увеличенного целого*. Можно объединить клетки двух или более дробящихся зародышей мыши. При этом возникает один нормально организованный гигантский эмбрион, развивающийся в половозрелое животное. Таким способом можно комбинировать клетки с различными генотипами. Дифференцировки возникающих *мозаичных мышей* дают представление об автономности клеток при формировании признаков, о половом развитии гинандроморфных особей (с. 73) и о возможностях клеточных клонов, произошедших от одной эмбриональной клетки (cell-lineage).

Различие между мозаичным и регуляционным развитием *относительно*. В мозаичном зародыше гребневиков (с. 139) образование отдельных полных структур, например находящегося на апикальном полюсе статоциста (рис. 194), регулируется и при развитии части зародыша. С другой стороны, регуляция у морских ежей и амфибий, как будет показано далее (с. 145–151), осуществляется только при наличии определенных областей яйцеклетки. Однако решающим является тот момент, в который клеточная система детерминируется для выполнения специфических функций. Не имеет значения, происходит ли это на ранних этапах развития мозаичного зародыша путем разделения определенных типов цитоплазмы между бластомерами или на более поздних стадиях при регуляционном развитии в результате межклеточных взаимодействий.

Этапы, следствия и стабильность детерминации

Шпеман (1909–1944), которому мы обязаны созданием микрохирургической методики работы с эмбрионами, показал, когда при развитии амфибий в эктодерме происходит качественная детерминация эпидермиса и нервной ткани (рис. 76). В этих опытах к *началу гаструляции* участки презумптивного эпидермиса (например, из вентральной области

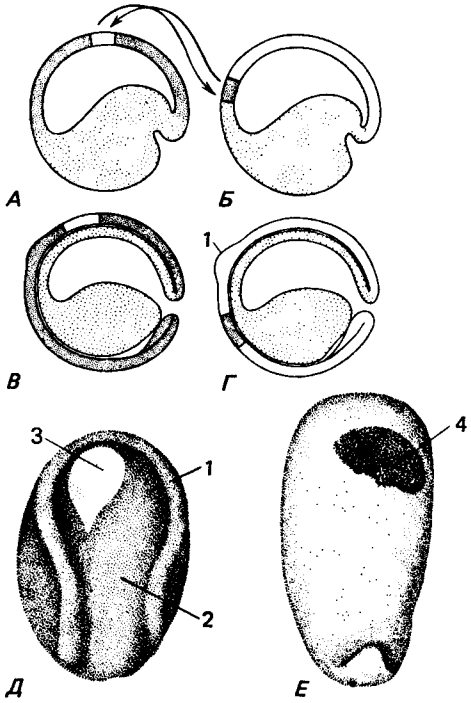


Рис. 76. Обменные трансплантации у зародышей тритонов. Эмбриональные закладки по-разному помечены естественными пигментами яйцеклетки. *А* – светлый трансплантат из презумптивного вентрального эпидермиса ранней гаструлы развивается «по местоположению» в область мозга (3 на рис. *Д*). *Б* – темный трансплантат из презумптивной нейральной эктодермы развивается «по местоположению» в вентральную покровную ткань (4 на рис. *Е*). *В, Г* – соответствующие эксперименты по обмену трансплантатами на стадии поздней гаструлы (1 – передний край нервного валика). *Д* – реципиент *А* на стадии нейрулы (1 – нервный валик; 2 – нервная пластинка); *Е* – вид с вентральной стороны реципиента *Б* на стадии нейрулы (по Spemann)

гаструлы) и презумптивной нервной пластинки другого зародыша меняют местами (рис. 76, *А, Б*). Имплантаты приживаются и развиваются под влиянием их нового окружения соответственно в мозг или кожу (рис. 76, *Д – Е*), т. е. *согласно местоположению*. Таким образом, пересаженные области эктодермы были на этой стадии еще недетерминированы. Если же пересадить эмбриональные закладки из тех же областей после *завершения гаструляции*, когда эктодерму уже подстилает первичная кишка (рис. 76, *В, Г*), то имплантаты хотя и приживутся, но будут развиваться *согласно своему происхождению*. Презумптивный эпидермис станет эпидермисом и на новом месте, а позднее отторгнется мозгом. Презумптивный нейральный материал разовьется в вентральной области в нервную пластинку, погрузится под поверхность и даст ту область мозга, которой бы он стал на прежнем месте. Следовательно, во время гаструляции оба участка эктодермы окончательно *детерминированы*.

В результате детерминации исчезает способность закладок к *самодифференцировке*. Поэтому в детерминированных эмбриональных закладках, даже если они изолированы и выращиваются как эксплантаты в *тканевых культурах*, гистогенез протекает до завершения специфически

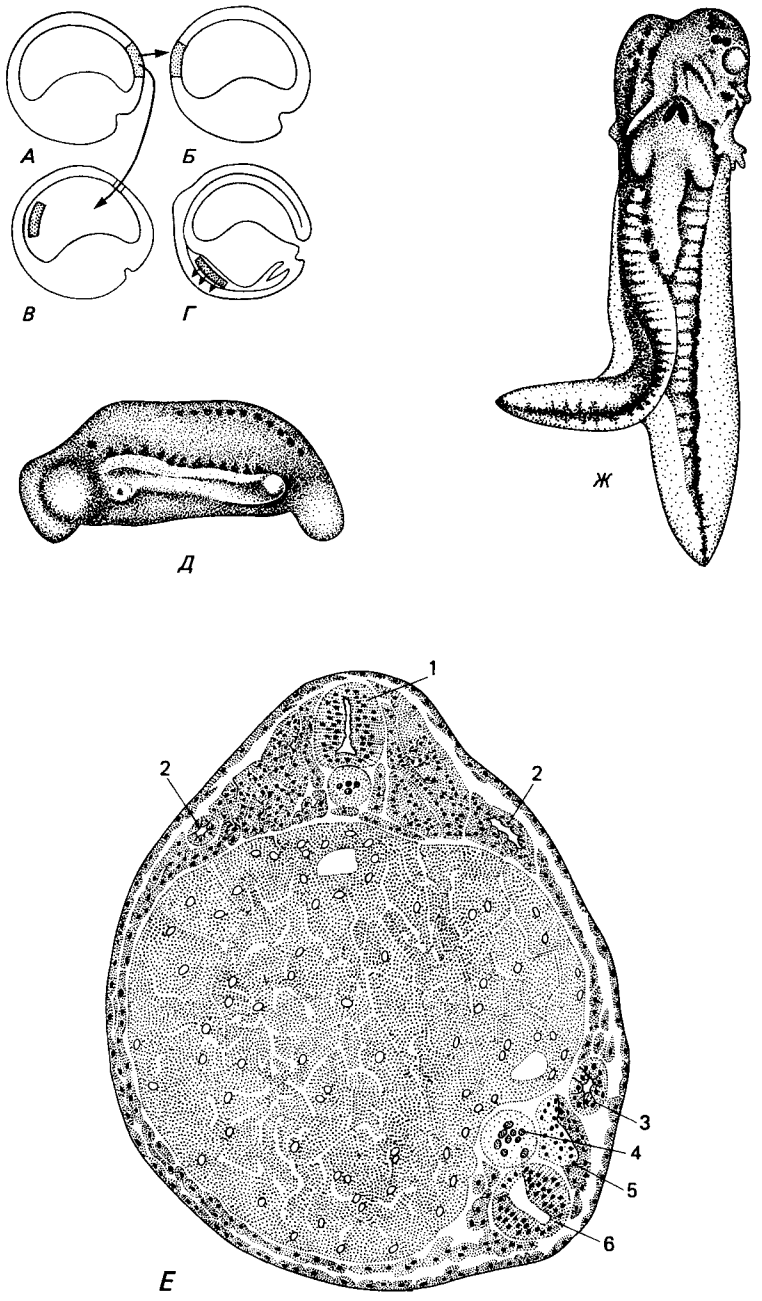
дифференцированной клеточной структуры. Еще в 1907 г. Гаррисон (1870–1959), создатель методики тканевых культур, наблюдал за дифференцировкой in vitro эмбриональных клеток нейральной закладки лягушки. При этом из нейробластов вырастали длинные нервные отростки. Тем самым было доказано, что тело нервной клетки (перикарион) и аксон (рис. 117) являются частями одной и той же клетки.

В тканевых культурах клетки (например, куриных эмбрионов или раковых опухолей) могут в течение десятилетий неограниченно размножаться. При этом они длительное время сохраняют и воспроизводят свое состояние детерминации, например к дифференцировке эпителиальных, соединительнотканных, сердечномышечных или раковых клеток. Однако такая *клеточная наследственность* остается стабильной не при любых условиях. Независимо от мутаций в собственно генетическом материале следует помнить, что сама *активность* генов в особых случаях может изменяться. Это было показано для мозаичных по своему строению имагинальных дисков мух (рис. 81), отдельные группы клеток в которых уже на ранних стадиях детерминированы в сторону начинающихся позднее во время метаморфоза дифференцировок в определенные части тела взрослой особи (имаго). Такие группы клеток можно сколь угодно долго культивировать в брюшке взрослых мух в недифференцированном состоянии. При этом исходное состояние детерминации изменяется с определенной вероятностью и в определенных направлениях. Так, например, детерминация в сторону образования ноги переходит в состояние, которое компетентно только для дифференцировки крыльев или частей головы. Этот феномен, названный **трансдетерминацией**, вероятно, вызывается изменением скорости пролиферации, что может привести к смещению внутриклеточного равновесия, которое выборочно контролирует функции определенных групп генов (с. 88). Например, активность «генов ноги» могла бы быть прекращена и заменена активностью «генов крыла».

Возможно, при возникновении *характерного для раковых клеток поведения* также изменяется состояние их детерминации, т. е. типичные для ракового заболевания наследственность и признаки клеток (форма роста, обмен веществ и т. д.) являются, как и при трансдетерминации, результатом замены одной генной активности другой. Правда, это ничего не говорит о первопричинах злокачественного перерождения.

Первичный индуктор как организационный центр

Так как во время гаструляции в зародыше амфибий устанавливаются важные детерминации (с. 142), следует показать, что они стимулируются определенными эмбриональными закладками. С этой целью участок ранней гаструлы из презумптивной мезодермальной области, лежащий до гаструляции в виде *краевой зоны* (рис. 59) над *верхней губой бластопора* (рис. 64, 65), а позднее образующий *крышу первичной кишки*, пересаживают в область будущего вентрального эпидермиса (рис. 77, *А*,



Б) или в бластоцель (рис. 77, *А*–В). В первом случае имплантат сам инвагинирует (с. 122), а во втором – придвигается в ходе гаструляции к вентральной эктодерме (рис. 77, *Г*). Обладая автономными компетенциями, он дифференцируется в хорду и остальную мезодерму, влияя, кроме того, на прилегающие участки зародыша-хозяина. Это воздействие называется **индукцией**. Имплантированный участок дополняет себя окружающей мезодермой хозяина, поскольку ему не хватает материала для образования первичных сегментов и боковых пластинок. В эктодерме хозяина, расположенной над имплантатом, индуцируется формирование нервной пластинки (рис. 77, *Д*). При этом энтодерма способна образовать вторичную полость первичной кишки, а в мезодерме, присоединившейся дополнительно к имплантату, могут дифференцироваться канальцы пронефроса (рис. 77, *Е*).

Фрагмент презумптивной мезодермы из краевой зоны организует путем регуляторной *самодифференцировки* и *индукции вторичную эмбриональную закладку*, которая располагается билатерально симметрично вдоль новой устанавливающейся оси тела. В этот вторичный эмбрион могут вовлекаться настолько крупные участки зародыша-хозяина, а образующиеся вторичные части тела (голова, туловище, конечности, хвост) могут достигать такой высокой степени внешней и внутренней организации, что реципиент *удваивается* (рис. 77, *Ж*). Область бластулы – ранней гаструлы, от которой исходят индукционные и организующие влияния, Шпеман назвал «**организатором**». Клеточный материал этой *первичной индукционной системы* объединен в организующем центре. Этот центр соответствует мезодерме краевой зоны, инвагинирующей с образованием первичной кишки (с. 120), которая дифференцируется преимущественно в хорду и мускулатуру.

В результате опытов по трансплантации возникает вопрос о значении и необходимости организующего центра при *нормальном развитии*. Уже непосредственно после осеменения в сером серпе яйцеклетки лягушки

Рис. 77. Трансплантация первичного индуктора (организатора). *А* – место эксплантации в области верхней губы бластопора. *Б*, *В* – различные способы имплантации. *Г* – местоположение эксплантата в случае *В* к концу гаструляции и его воздействие на эктодерму. *Д*, *Е* – зародыш *Triturus taeniatus*, которому на стадии ранней гаструлы был слева вентрально имплантирован участок верхней губы бластопора гаструлы *Triturus cristatus* (по Spemann): *Д* – вид слева с индуцированной имплантированным организатором избыточной эмбриональной закладкой; можно заметить нервную трубку, сомиты, слуховые пузырьки и хвостики; *Е* – поперечный разрез через середину зародыша; ткани имплантата (показаны светлым) в ходе образования избыточной хорды и фрагменты правого сомита. *Ж* – удвоение зародыша; личинка тритона с вторичной эмбриональной закладкой, индуцированной участком дорсальной губы бластопора, имплантированной на вентральную сторону (по Holtfreter). 1 – нормальная нервная трубка реципиента; 2 – нормальные каналы пронефроса реципиента; 3 – избыточный канал пронефроса; 4 – избыточная хорда; 5 – избыточный сомит; 6 – избыточная нервная трубка

заметно концентрируется цитоплазма, которая позднее войдет в состав краевой зоны (рис. 58). Таким образом, ее индукционные потенции восходят к предетерминированной геномом материнского организма функциональной структуре яйцеклетки (с. 111). Облучение серого серпа ультрафиолетовыми лучами в еще нераздробившейся яйцеклетке приводит позднее к утрате эмбриональной индукции, и возникают зародыши без нервной системы. Ультрафиолетовое облучение поражает не ядра (это доказано их трансплантацией, с. 138), а цитоплазму яйцеклетки. Эффект облучения может быть устранен путем инъекции цитоплазмы из области серого серпа необлученного донора. Если яйцеклетки тритонов на какой-либо ранней стадии до начала гаструляции перешнуровывать пополам, то развитие до целого регулируется только у тех их половин, которым досталось необходимое количество клеточного материала из краевой области (рис. 75, *Б*). Например, после фронтального разделения материалом индуктора обеспечивается только

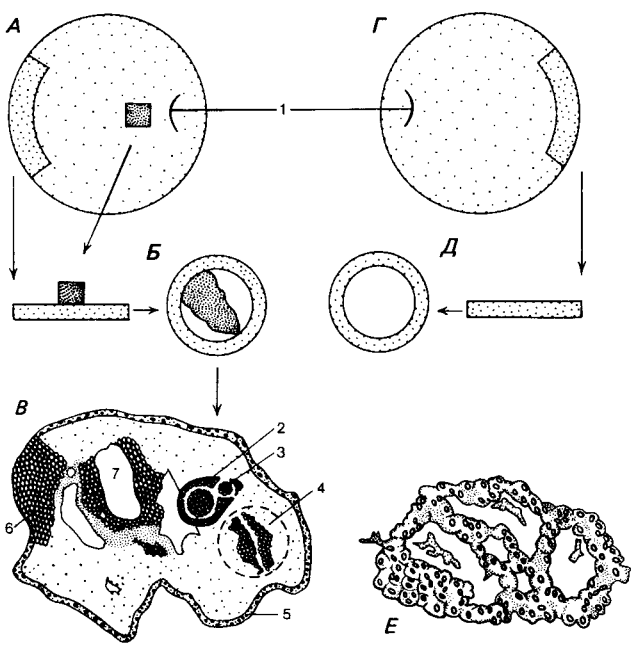


Рис. 78. Опыты по получению «сэндвичей» из эмбриональных закладок. *А*, *Г* – донор; ранняя гаструла с бластопором (1), у которой бралась эктодерма (редкий пунктир) и мезодермальный материал (частый пунктир). *Б*, *Д* – эксплантат с «начинкой» и без нее. *В* – индукционное воздействие «начинки» (4 – имплантат обведен); дифференцировки в реагирующей системе; нервные ткани (6), часть мозга (7), глаз (2) с хрусталиком (3) и нормальный эпидермис (5). *Е* – атипичный эпидермис (по Holtfreter)

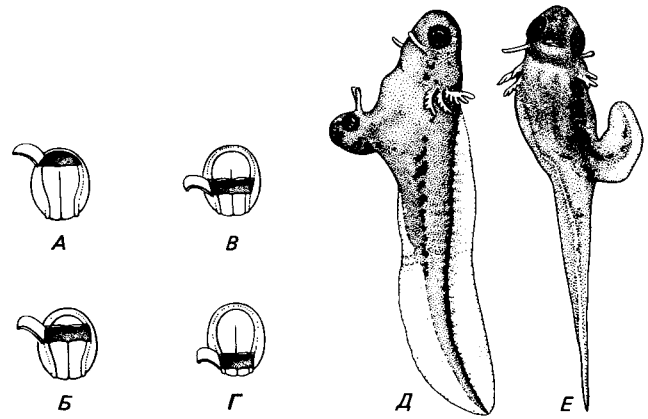


Рис. 79. Трансплантация различных областей организатора на примере нейрулы тритона. Взятые на различном расстоянии от переднего конца участки крыши первичной кишки на стадии нейрулы пересаживаются зародышам, начинающим гаструляцию. *А* – *Г* – вид зародыша-донора сзади; нервная пластинка надрезается, и обнажается передняя (*А*, *Б*) или задняя (*В*, *Г*) части крыши первичной кишки, которые имплантируются зародышу в начале гаструляции. *Д*, *Е* – личинки. *Д* – после имплантации фрагмента из передней (*Б*), *Е* – из задней (*В*) части крыши первичной кишки (по Mangold)

дорсальная часть бластулы. Только она проходит впоследствии гаструляцию и регулируется с образованием нормальной личинки (рис. 75, *В*). Хотя вентральный «близнец» и продолжает жить, у него отсутствуют осевые органы (нервная трубка, хорда и сомиты), и в результате развивается только аморфный *брюшной фрагмент*, состоящий из богатых желтком клеток энтодермы и покровной эктодермы (рис. 75, *В*, *Г*). Бывают случаи, когда и у человека наряду с нормальным близнецом рождается «аморфный».

То, что крыша первичной кишки, являясь первичным индуктором, необходима для нормального развития, вытекает из экспериментов с «сэндвичевыми» комбинациями эмбриональных закладок. Изолируется еще недетерминированная эктодерма ранней гаструлы (рис. 78, *А* – *Г*). В культуральном растворе кусочек из области организатора помещают на кусочек эксплантата, который быстро окружает «начинку» (рис. 78, *Б*). В результате в презумптивной эктодерме индуцируются самые разнообразные органы и нормальные ткани, прежде всего – части нервной системы (рис. 78, *В*). Контрольный эксплантат (рис. 78, *Д*) развивается в образование, состоящее только из расположенных в форме тяжей атипичных эпидермальных клеток. Следовательно, без влияния крыши первичной кишки не может произойти детерминация в направлении нервной ткани, что можно видеть и на примере «брюшного фрагмента» (рис. 75). Индукционное влияние начинается в ходе гаструляции, когда

эктодерма подстилается крышей первичной кишки, и продолжается до завершения нейруляции (рис. 79).

Видовая неспецифичность индукции

Если имплантировать материал крыши первичной кишки лягушки (*Rana*) или жерлянки (*Bombina*) в зародыш тритона (*Triturus*), то индукция протекает так же, как у вида-донора. Такая видовая неспецифичность наблюдается и для более далеких филогенетически групп. Материал организатора амфибий, рыб или млекопитающих может индуцировать в зародышевом диске цыпленка появление дополнительной эмбриональной закладки. Даже экстракты из тканей взрослых птиц и млекопитающих индуцируют формирование определенных частей тела в зародыше амфибий (с. 149). Очевидно, у всех позвоночных детерминация в направлении нервной системы происходит с помощью сходных механизмов и за счет одинаковых или взаимозаменимых веществ, т. е. индукторы в широких границах действуют, как и гормоны, невидоспецифично.

Видовая специфичность нормы реакции

От головной области эмбриона хвостатых амфибий (тритона) исходит видоспецифичное индукционное воздействие, вызывающее в имплантате, взятом от бесхвостых амфибий (лягушки или жерлянки), образование ротовых структур и органов прикрепления. Однако выполнение этого «задания» осуществляется в соответствии с генотипом реагирующих клеток. В результате на голове тритона образуются типичные для бесхвостых амфибий роговые челюсти и присоски. В опытах с реципрокными пересадками голова головастика вооружается эпидермальными органами хвостатых амфибий, т. е. настоящими челюстными зубами и личиночными органами осязания – балансирами. Таким образом, *генетически обусловленная норма реакции* реализуется автономно. Это наблюдается и во многих других экспериментах по трансплантации, когда активирующая и реагирующая системы принадлежат генетически различным особям (мутантам, видам).

Регионарная специфичность индукторов

В результате индукции крышей первичной кишки в передней части нервной пластинки образуется головной мозг, а за ним – спинной. Почему возникают такие регионарные различия? Основывается ли продольное расчленение нервной системы на неоднородности самой реагирующей структуры (при этом подразумевается, что от индуктора исходит только общий сигнал к образованию нервной ткани), или в крыше первичной кишки присутствует специальный *головной организатор*, качественно или количественно отличный от *туловищного*? Эксперимент

(рис. 79) доказывает регионарную неоднородность самой крыши первичной кишки. К такому же результату приводят опыты по «сэндвичевому» совмещению эмбриональных зачатков (рис. 78). «Начинка» из мезодермы, которая стала бы головным участком крыши первичной кишки, индуцирует формирование частей мозга, глаз и балансиров. И напротив, материал из презумптивной туловищной части крыши первичной кишки индуцирует в эктодерме возникновение спинного мозга, мускулатуры туловища, края плавника и частей хвоста.

Регионарная специфичность влияния доказана и для *экстрактов органов* взрослых морских свинок. Этими веществами можно пропитать кусочки агара, которые вводятся в бластоцель так же, как и клеточные имплантаты (рис. 77, *В*), и отдают там свои вещества реагирующей ткани. Экстракты печени индуцируют преимущественно образование участков переднего мозга, экстракты почек – образование продолговатого и спинного мозга, а экстракты костного мозга в большинстве случаев – мезодермальных органов туловища (мускулатуры и т. д.).

Иерархия индукционных систем

В пространстве и во времени образование закладок органов управляется (прежде всего в эмбриогенезе позвоночных) последовательностью индукционных процессов. При этом малодифференцированные эмбриональные ткани, специализировавшиеся под действием индукторов более высокого порядка, начинают действовать как индукторы низшего порядка. Подобная иерархия, обеспечивающая *последовательность зависимых дифференцировок*, проиллюстрирована в табл. 3.

Таблица 3. Примеры иерархии индукторов у эмбриона позвоночных[1)]

Активная закладка	Порядок индуктора	Собственная дифференцировка	Реагирующая система	Индукционное действие
Мезодерма крыши первичной кишки	1-й	Хорда, мускулатура и др.	Презумптивная нейральная эктодерма	Нервная пластинка, нервная трубка
Нервная трубка	2-й	Головной и спинной мозг, глазной бокал	Презумптивная покровная эктодерма	Обонятельная ямка, хрусталик, слуховой пузырек
Слуховой пузырек	3-й	Перепончатый лабиринт	Мезенхима	Хрящевой лабиринт

[1)] Иерархическая последовательность запускает регуляторные механизмы, обеспечивающие совпадение во времени действия индуктора и способности воспринять его (компетенции) реагирующей системы. Для этого необходимо, чтобы в обоих системах вовремя включались или, соответственно, выключались специфические для данной фазы наборы генов (с. 88). Мутации могут нарушить функционирование различных компонентов иерархических

систем. Относительно часто у позвоночных наблюдаются *уродства* головной области, например, микроцефалия, анэнцефалия (отсутствие головного мозга) или микрофтальмия (уменьшение глаза). При этом следует решить, на что первично влияет мутация: на индуктор первого порядка (крышу головной кишки) или на реагирующую систему (нейральную эктодерму). Эти уродства можно фенокопировать в результате облучения или химической обработки материала организатора (с. 100). При летальной мутации мыши, у которой отсутствует тазовая почка, индуцирующий ее отросток мочеточника (с. 457) недоразвивается и не доходит до реагирующей на него системы в мезодерме боковой пластинки. В данном случае дефект мочеточника следует считать аутофеном, а отсутствие тазовой почки – аллофеном (с. 94)

Механизмы индукционного воздействия

Индукция крышей первичной кишки осуществляется только в том случае, если после инвагинации возник тесный *поверхностный контакт* между ней и эктодермой. После определенной *длительности воздействия*, которая варьирует в зависимости от вида от нескольких минут до 16 ч, индуктор может быть удален, поскольку детерминация нейральной дифференцировки уже стала стабильной. Эмбриональные ткани способны реагировать на индукционные воздействия только в течение *ограниченного периода*. Такая *компетенция* приобретается презумптивной нейральной эктодермой только с наступлением гаструляции и исчезает, когда контрольные зародыши завершают нейруляцию.

Для некоторых дифференцировок необходимо взаимодополняющее влияние нескольких *активирующих систем*. Это показано, в частности, на примере *индукции хрусталика* у позвоночных. Хрусталик образуется в области соприкосновения эмбрионального глазного бокала с покровной эктодермой (рис. 137). Однако еще раньше на стадии ранней гаструлы энтодерма головной кишки как первая активирующая система стимулирующе воздействует на презумптивную закладку хрусталика. Затем на стадии поздней гаструлы это воздействие усиливается презумптивной мезодермой сердца. Только после нейруляции глазной бокал начинает действовать как третья активирующая система. У представителей родов *Triturus* и *Ambystoma* в основном необходима третья фаза индукционного процесса. При отсутствии глазного бокала хрусталик не может образоваться, однако глазной бокал способен индуцировать его появление и на необычном месте, например в области вентрального эпидермиса. И напротив у прудовой лягушки (*Rana esculenta*) даже после удаления закладки глазного бокала, по-видимому, возможна самодифференцировка хрусталика. Очевидно, здесь достаточно предыдущих фаз индукционного воздействия. Для развития обонятельного эпителия обонятельной ямки и для дифференцировки слухового пузырька (табл. 3) также показана многоступенчатая индукция.

Во многих случаях индуцируемые закладки оказывают обратное влияние на свои индукторы. Такие *взаимодействия* между *активирующей* и *реагирующей системами* наблюдаются, например, при реакции между глазным бокалом и хрусталиком. Закладка последнего при этом обеспечивает нормальную дифференцировку сетчатки глаза. Взаимодействие необходимо и при *развитии конечностей* у позвоночных. Утолщение эктодермы (образование эпидермального гребня) на дистальном конце почки ноги или крыла необходимо в качестве индуктора для пролиферативного роста мезодермы. В то же время эпидермальный гребень сохраняется только при стимулирующем влиянии на него мезодермы (рис. 71).

Несмотря на многолетние исследования, основные вопросы, связанные с индукционными механизмами, не решены до настоящего времени. Едва ли можно оспаривать тот факт, что ткани индуктора выделяют *специфические вещества*, переходящие в реагирующие закладки. Так, например, если поместить непроницаемую мембрану между крышей первичной кишки и эктодермой, то индукции не произойдет. И напротив, фильтр с диаметром пор 0,8 мкм не препятствует переходу веществ от индуктора к индуцируемой ткани. Правда, в последнее время с помощью электронной микроскопии было показано, что через поры фильтра проникают тончайшие нити цитоплазмы. Вероятно, даже при отсутствии прямого клеточного контакта индуктор отделен от реагирующей системы лишь очень небольшим промежутком. Возможно, индуцирующие вещества сначала выделяются в межклеточное пространство.

О *природе индуцирующих веществ*, действующих при нормальном развитии, нет единой точки зрения. Правда, из куриного эмбриона удалось выделить в чистом виде *белок*, который индуцирует формирование мезодермальных органов у зародыша амфибий, например мускулатуры и хорды туловищно-хвостовой области. Вероятно, индукцию в головной области также вызывают белки, однако преобладает точка зрения, что для регионарной специфичности воздействия (с. 148) они должны образовать комплексы с молекулами РНК. Существует мнение, что в промежуточной области, где индуцируется формирование продолговатого мозга, головные и туловищные индукторы действуют совместно. Полагают, что «туловищное» влияние здесь ослабляется, сменяясь возрастающим влиянием головного отдела (ср. с. 153). О молекулярных механизмах индукции в настоящее время ничего конкретного неизвестно. Возможно, для дифференцировки в заданном направлении необходима работа определенных групп генов. Это могло бы объясняться как активацией уже существующих, но «замаскированных» молекул мРНК, так и включением новых процессов трансляции.

Организация за счет градиентных систем и позиционной информации

Цитоплазматические градиенты у иглокожих

Участки яйцеклетки и бластомеры *морского ежа* только в тех случаях дают целую особь (с. 141), когда им достаются анимальные и вегетативные области, расположенные так же, как в нераздробившейся яйце-

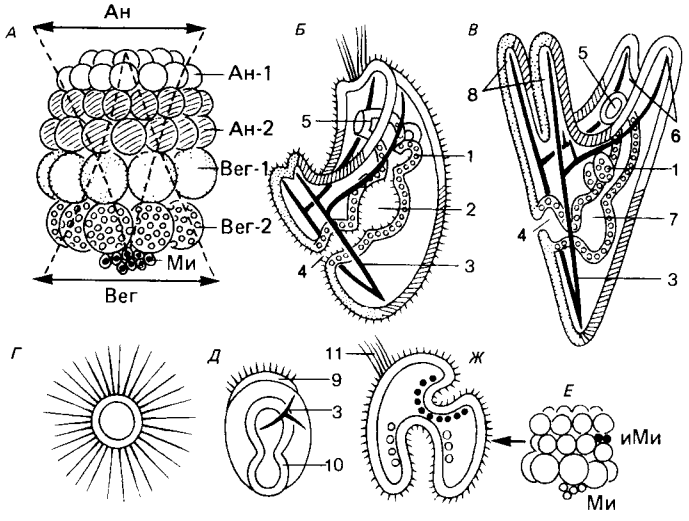


Рис. 80. Проспективное значение бластомеров и градиентная система у зародыша морского ежа. *А* – стадия 64 клеток; можно видеть анимальные венцы клеток Ан-1 (белые) и Ан-2 (заштрихованные), вегетативные венцы клеток Вег-1 (пунктир) и Вег-2 (кружочки), Ми – микромеры (темные). Ан – нисходящий к Вег анимальный и Вег – нисходящий к Ан вегетативный градиенты. *Б* – ранняя личиночная стадия: 4 – анальное отверстие; 2 – кишка из трех отделов; 3 – скелет; 5 – ротовое отверстие (разметка как на рис. *А*). *В* – личинка плутеус: 1 – мезодермальные мешки; 8 – анальные руки; 7 – желудок; 6 – ротовые руки. *Г* – изолят из Ан-1. *Д* – изолят из Вег-2; 9 – эктодерма; 10 – энтодерма. *Е* – имплантация микромеров (иМи – черные); Ми реципиента светлые. *Ж* – результат эксперимента *Е*; 11 – султан ресничек (частично по Hörstadius)

клетке. Если зародыш разделить в плоскости, перпендикулярной его анимально-вегетативной оси, то разовьются лишь неполноценные части личинки. Маркировка красителями (с. 119) и естественные зоны пигментации позволяют выяснить *проспективное значение* (с. 139) расположенных друг на друге «венцов» бластомеров (рис. 80, *А*).

Клетки «1-го анимального» венца (Ан-1) дают эктодерму ротовой области. Кроме покрывающих ее поверхность коротких ресничек она образует в зоне анимального полюса султан (рис. 60, *В*; 80, *Б*), состоящий из длинных неподвижных ресничек – стереоцилий. Если венец Ан-1 культивировать изолированно, образуется пузырек эктодермы, окруженный стереоцилиями (рис. 80, *Г*). Такая самодифференцировка «анимальнее анимальной», т. е. ее нельзя считать чисто мозаичной. При нормальном развитии «сверханимальной» тенденции препятствует влияние лежащей ближе к вегетативному полюсу области яйца. Это следует также из опытов по *перекомбинациям бластомеров*.

Если объединить Ан-1 с микромерами (Ми), то, как это ни удивительно, дифференцируется нормальная личинка (плутеус). Таким образом, для развития частей в целое совсем не обязательно (как у типичного мозаичного зародыша, с. 138) присутствие всех типов цитоплазмы. В частности, в результате комбинации Ан-1 и Ми у плутеуса отсутствует вся проспективная энтодерма, однако дифференцируется личиночный кишечник нормальных размеров. Необходимо только *равновесие* между анимальными и вегетативными тенденциями развития. Это следует и из других опытов по изоляции и перекомбинации бластомеров. На рис. 80, *Д* продемонстрированы возможности второго вегетативного венца зародыша (Вег-2). В соответствии с проспективным значением (рис. 80, *А – В*) в этом случае образуется много кишечной эндотермы, но наряду с ней возникает мелкая ресничная эктодермальная зона и небольшое количество скелетных структур, которые в норме дифференцируются только из микромеров (Ми) (рис. 60, *Г*). Если к Вег-2 добавить клетки Ми, то ресничная эктодерма полностью исчезает.

Совокупность экспериментальных данных позволяет сделать заключение о том, что в зародыше морского ежа одновременно действуют две разнонаправленные **градиентные системы** (рис. 80, *А*): нисходящий анимальный градиент от Ан-1 к области Ми и восходящий в том же направлении вегетативный градиент. В каждой зоне зародыша дифференцировка представляет собой реакцию на осуществляющееся в ней совместное воздействие обоих градиентов. Эти детерминирующие влияния отнюдь не стабильны. Если, например, *микромеры* поместить между Ан-1 и Ан-2 (рис. 80, *А*), они дадут здесь дополнительный *максимум вегетативной активности*, вступающий в конкуренцию с градиентной системой хозяина. В эктодермальной области имплантации образуется энтодерма, которая под влиянием Ми инвагинирует в виде *вторичной закладки кишки* (рис. 80, *Ж*). Ресничный султан уже не развивается на полюсе первоначальной анимально-вегетативной оси, а смещается к возникающему новому анимальному полюсу.

В градиентной системе каждая клеточная область влияет на направление дифференцировки всех остальных зон зародыша и сама находится под влиянием целого эмбриона. В этом и заключается существенное отличие от *индукционных систем позвоночных* (с. 151). Индукторы как активирующие системы детерминируют зависящие от них области, причем для такого воздействия необходим, как правило, прямой клеточный контакт, а в градиентных системах детерминирующие равновесные состояния устанавливаются на надклеточном уровне и могут быть переориентированы путем «дальних воздействий».

Пока еще нельзя с достаточной полнотой ответить на вопрос о *химической природе градиентов*. Многочисленные исследования показали, что каждая из градиентных систем характеризуется особой метаболической активностью, выражающейся, в частности, в восстановлении пигментов или в воздействии на ингибиторы ферментов. Недавно из яйцеклеток удалось выделить как «анимализирующие», так и «вегетализирующие» вещества. Возможно, речь идет о различных белках, обладающих морфогенетической активностью.

Влияние химических веществ на градиенты

Если обработать яйцеклетки или определенные стадии дробления морских ежей *ионами лития* (Li^+), то они вегетализируются. Крупные области, которые дали бы анимальные закладки, развиваются в энтодерму, и образуются состоящие преимущественно из частей кишечника дефектные структуры. *Роданид-ионы* (SCN^-) оказывают противоположное Li^+ влияние, подавляя вегетативные градиенты. Происходит *анимализация*, которая может привести к тому, что яйцеклетки образуют только эктодермальные пузыри со стереоцилиями (как изолят на рис. 80, *Г*).

Ионы Li^+ и SCN^- действуют антагонистически и на расчленение *крыши первичной кишки амфибий* (с. 125). При этом Li^+ подавляет развитие хорды за счет аномального разрастания миотомов, а SCN^- – наоборот. Противоположное влияние Li^+ и SCN^- показано также при развитии глаз и головы *каракатиц*. Вероятно, градиенты химических веществ, аналогичные тем, которые определяют общую организацию зародышей иглокожих, принимают участие и в расчленении зачатков у многих других групп животных. Уже упоминавшаяся *регионарная дифференцировка нейральной эктодермы* позвоночных может отражать взаимодействие накладывающихся друг на друга конкурирующих градиентов, создаваемых туловищными и головными индукторами (с. 151).

Позиционная информация

Во многих закладках возникает типичное для них упорядоченное расположение частей, при котором каждая из клеток зародыша играет особую роль в ходе дифференцировки. Например, щетинки, волоски или чешуйки распределены в *интегументе насекомых* в строгом порядке и разделены определенными растояниями. Каким образом в таких системах отдельные клетки детерминируются в строго заданных местах в специализированные образования, отклоняющиеся от дифференцировки их окружения? Возможное экспериментально подтвержденное объяснение предполагает возникновение в недифференцированных закладках центров неоднородности, образующих своего рода «первичный узор». По-видимому, при этом в соответствии со своим расположением каждая клетка реагирует на исходящую от первичного узора *позиционную информацию* различными дифференцировками. В широком смысле и развитие клеток в онтогенезе морского ежа, вероятно, можно рассматривать как результат влияния позиционной информации. Правда, при этом вся система яйцеклетки должна заключать в себе детерминирующие свойства отдельных частей зародыша.

Метаморфоз

У очень многих животных эмбриональное развитие ведет к возникновению **личинок**, отличающихся от взрослых форм своим строением и образом жизни (например, личинки пчел или головастики лягушек). Для многих личинок характерно очень быстрое развитие из большого числа отложенных и, как правило, мелких яйцеклеток. При этом личинки свободно передвигаются и способны захватывать пищу. У иглокожих и оболочников они достигают такой *самостоятельности* уже через два-три дня после оплодотворения. Большое число потомства способствует *распространению вида*, что особенно важно для животных, ведущих во взрослом состоянии сидячий образ жизни (кораллы, асцидии), малоподвижных форм (иглокожие, брюхоногие моллюски) или эндопаразитов (печеночная двуустка, ленточные черви). В больших количествах личиночные стадии постоянно встречаются в *планктоне* (с. 310). Личинки могут указывать и на *филогенетические отношения* животных (с. 470). Так, развитие кольчатых червей и моллюсков проходит через стадию трохофор (рис. 68), которые по своему плану строения гораздо более сходны, чем взрослые представители этих типов.

Метаморфозом называют совокупность процессов, ведущих от личиночной организации к взрослой форме. Это превращение может происходить или постепенно (например, у ракообразных), или же требует полного преобразования. Так, билатерально симметричный *плутеус* (рис. 80, *В*) сложнейшим образом перестраивается в радиально симметричного морского ежа. В ходе метаморфоза исчезают приспособленные специально для личиночного образа жизни структуры (ресничные органы, фильтрующие аппараты, особенности пищеварительной системы); они замещаются образованиями, необходимыми для взрослой особи (копулятивные аппараты и органы, предназначенные для заботы о потомстве). Одновременно изменяется и поведение.

Ниже мы рассмотрим лишь метаморфоз у насекомых и амфибий. В первом случае взрослая форма называется *имаго*. При этом следует различать три типа метаморфоза.

1. *Аметаболия*. У бескрылых насекомых (Apterygota) (с. 394, рис. 223) ранние личиночные стадии почти не отличаются от имаго, если не считать недоразвития половых органов. От линьки к линьке существенно меняются лишь размеры тела. Вторично аметаболическими стали вши (рис. 237, *В*).

2. *Гемиметаболия*. Здесь с каждой линькой происходит не только изменение размеров тела, но и ступенчатое приближение к организации имаго (например, развитие зачатков крыльев у сверчков и клопов). Однако личинка и имаго сходны по многим признакам. В конечном итоге линька ведет непосредственно от последней личиночной стадии (нимфы, рис. 236, *Г*) к имаго. Стадия куколки между ними отсутствует. Отряды гемиметаболических насекомых приведены в табл. 7 (с. 399).

3. *Голометаболия* (см. табл. 7). В этом случае личинки (как правило,

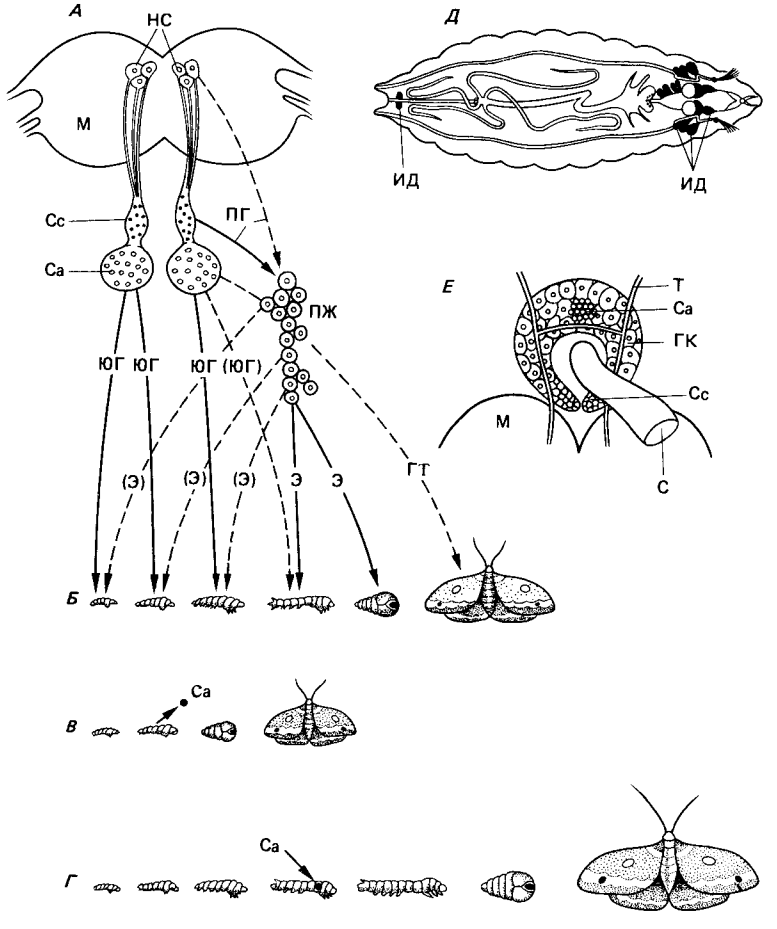


Рис. 81. Метаморфоз насекомых (*А*–*Г*–бабочки; *Д*, *Е*–мухи): Са–corpora allata, Сс–corpora cardiaca; Э–экдизон (здесь не учитываются новые данные, согласно которым Э не поставляется непосредственно ПЖ; см. текст, с. 157); М–мозг; ПГ–проторакотропный гормон; ГТ–гонадотропный гормон; ЮГ–ювенильный гормон; НС–нейросекреторные клетки; ПЖ–проторакальная железа. *Б*–личиночные стадии, куколка и имаго нормальных размеров; стрелки (сплошные или пунктирные) показывают относительную степень участия ЮГ и Э в развитии. *В*–удаление Са приводит к карликовости имаго. *Г*–дополнительная имплантация Са вызывает добавочную личиночную линьку и выход из куколки имаго-гиганта. *Д*–имагинальные диски (ИД, черные) личинки мухи. *Е*–кольцевая железа личинки мухи окружает сердце (С); М–мозг (надглоточный ганглий); ГК–главные клетки; Т–трахеи (частично по Schneiderman)

червеобразные, например, гусеницы) полностью отличаются от имаго (мух, пчел, бабочек, жуков). Перестройка происходит на *стадии куколки*. В это время особи не питаются – на протяжении дней, месяцев или даже лет. В эмбриональном развитии сначала дифференцируются только закладки тела личинки. Остальные клеточные линии остаются в течение всего личиночного периода в недифференцированном состоянии и объединены в мелкие группы или в более крупные *имагинальные диски* (рис. 81). После окукливания личиночные органы распадаются; остатки их клеток поглощаются фагоцитами или лизируются. Только теперь клетки имагинальных дисков начинают дифференцировку, давая определенные части тела имаго. Такой ход развития управляется гормонами (рис. 81).

Нейросекреторные клетки мозга (надглоточный ганглий) личинки продуцируют особый проторакотропный гормон, активирующий деятельность *проторакальной железы*. Он может передаваться по нервным путям в *кардиальные тела* (corpora cardiaca) и там накапливаться или непосредственно выделяться. В результате стимуляции проторакальная железа своим гормоном вызывает появление стероидного гормона (с. 201) *экдизона* (*гормона линьки*), индуцирующего каждую линьку. Из *прилежащих тел* (corpora allata) выделяется *ювенильный гормон*, определяющий тип линьки. При его надпороговых концентрациях она приводит к следующей личиночной стадии (*личиночная линька*), а при подпороговых – к метаморфозу, завершающемуся появлением половозрелого насекомого (*имагинальная линька*), т. е. дифференцировке структур куколки, а затем имаго (рис. 81, *Б*). Если у гусеницы удалить corpora allata (рис. 81, *В*), то наступает преждевременный метаморфоз и образуются карликовые бабочки. И наоборот, если на последней личиночной стадии особи имплантировать corpora allata, это вызовет чрезмерный рост и появление после линьки дополнительной личиночной стадии. Затем такая гигантская личинка проходит метаморфоз и дает имаго аномально крупных размеров (рис. 81, *Г*). После метаморфоза corpora allata выделяют *гонадотропный гормон*, стимулирующий у многих насекомых созревание яиц.

У мух и комаров corpora allata, corpora cardiaca и проторакальная железа объединены в комплексный орган, расположенный над личиночным мозгом. Его называют *кольцевой железой*, так как он охватывает сердце (рис. 81, *Е*). При этом «главные клетки» кольцевой железы соответствуют самостоятельной проторакальной железе других насекомых.

У **амфибий** метаморфоз вызывается гормонами *тироксином* и *трийодтиронином щитовидной железы* (с. 203). Если молодым головастикам ввести экстракт щитовидной железы любого позвоночного или выращивать их в воде со следовыми количествами тироксина, произойдет преждевременный метаморфоз и на сушу выйдут карликовые лягушата. Головастик с удаленной щитовидной железой никогда не сможет пройти метаморфоз. Он будет продолжать жить в воде, став

личинкой-великаном. В свою очередь секреторная активность щитовидной железы зависит от *гормона передней доли гипофиза – тиреотропина*. Удаление гипофиза на ранней стадии развития препятствует метаморфозу точно так же, как и удаление щитовидной железы.

У отдельных видов хвостатых амфибий, например у аксолотля (*Ambystoma mexicanum*), существует наследственно обусловленная блокировка метаморфоза, при которой отсутствует либо гормон гипофиза, либо гормон щитовидной железы. Эффекторы также могут утратить способность реагировать на гормоны, например у европейского протея (*Proteus anguineus*). Такие животные достигают половозрелости на стадии личинки (*неотения*).

Во время метаморфоза у амфибий происходят разнообразные морфогенетические процессы. Личиночные органы, в частности хвост у бесхвостых амфибий, предпочки, части ротового аппарата, жабры и одноклеточные кожные железы рассасываются. Возникают и начинают функционировать первичные почки, легочное кровообращение и многоклеточные кожные железы, предназначенные для жизни на суше. Эти процессы сопровождаются биохимической и физиологической перестройкой. Новый тип эритроцитов сменяет личиночные популяции клеток крови. Вместо «водного гемоглобина» начинается синтез гемоглобина, соответствующего жизни в обогащенной кислородом атмосфере. Эти перестройки предполагают включение других групп генов (с. 88). Перестраиваются также и механизмы выделения. Личинки земноводных располагают достаточным количеством воды, чтобы вымывать разбавленный до безопасных концентраций ядовитый аммиак. После метаморфоза из него образуется и выводится из организма через первичные почки неядовитая мочевина. Это изменение становится возможным в связи с тем, что тироксин вызывает образование ферментов, участвующих в цикле синтеза мочевины. Наконец, приспособленная к водной личиночной жизни хромофорная группа зрительных пигментов (дегидроретиналь) заменяется группой, характерной для взрослого наземного животного (ретиналь; с. 253).

Регенерация

В отличие от первоначального эмбрионального образования структур под регенерацией подразумевается замена утраченных участков тела особи.

В ходе нормального существования организма отдельные его участки обновляются путем *физиологической регенерации*. Эти части тела постоянно изнашиваются (например, верхний слой эпидермиса, клетки крови) или отбрасываются (кутикулярные структуры членистоногих, перья птиц, волосы млекопитающих, рога оленей, слизистые покровы матки при менструациях).

При *репаративной регенерации* заменяются участки, утрачиваемые особью в результате случайных повреждений, экспериментальных вмешательств или естественной фрагментации при вегетативном размножении (с. 103).

Регенерация наблюдается при любом небольшом повреждении (заживление ран), однако иногда охватывает и значительные области тела. У многих членистоногих, рыб и амфибий могут образовываться заново целые конечности, а ящерицы восстанавливают отпавший хвост.

У многих беспозвоночных не только целое может заменить часть, но и часть способна восстановить целый организм. У морских звезд регенерируют не только поврежденные лучи, но и отдельные лучи некоторых видов целиком достраивают центральный диск и четыре недостающих луча. Небольшое число сегментов кольчатых червей (например, дождевого червя) дает как переднюю часть тела животного с ротовым отверстием, передней кишкой и мозгом, так и задний его конец с задней кишкой и анальным отверстием. У планарий (ресничные черви) 1/100, а у пресноводных полипов 1/200 часть первоначального объема тела может регенерировать до целого животного. Такие мелкие изолированные кусочки не могут питаться, так как у них нет рта. Прежде чем начнется рост, из имеющегося клеточного материала должно образоваться животное уменьшенного размера со всеми органами. Это происходит в результате распада слишком крупных остатков органов и перераспределения клеток. Только подобный *морфаллаксис* приводит к пропорционально уменьшенному целому организму.

В целом с повышением уровня организации *регенерационная способность* падает. В противоположность рыбам и амфибиям птицы и млекопитающие обладают ей лишь в ограниченной степени (заживление ран, срастание сломанных костей). С возрастом у анамний способность к регенерации также снижается. Так, у бесхвостых земноводных (Anura) в период личиночного развития еще регенерируют целые конечности, однако после метаморфоза такая возможность сохраняется лишь в очень ограниченной степени и только при определенных экспериментальных условиях. И наоборот, хвостатые амфибии (Urodela) способны к регенерации конечностей и после метаморфоза.

После ампутации части конечности за счет перемещения клеток эпидермиса быстро образуется материал для поверхностного *затягивания раны* (рис. 82, *Г*). В этой области скапливаются недифференцированные или дедифференцированные клетки, объединяющиеся в *регенерационную бластему*. Известны различные механизмы ее образования.

У *планарий* и *гидр* интерстициальные (I-) клетки мигрируют к раневой поверхности из всех участков тела. Эти *I-клетки* (замещающие клетки, или необласты) имеют, как и эмбриональные клетки, неограниченные потенции к развитию. Они еще недифференцированы и в регенерационной бластеме могут изменяться в самых разнообразных направлениях.

У *амфибий* при регенерации конечности или хвоста в образовании бластемы принимают участие только клетки хряща, костной, мышечной и соединительной ткани, непосредственно граничащие с раневой поверхностью. При этом они утрачивают свои специфические цитоплазмати-

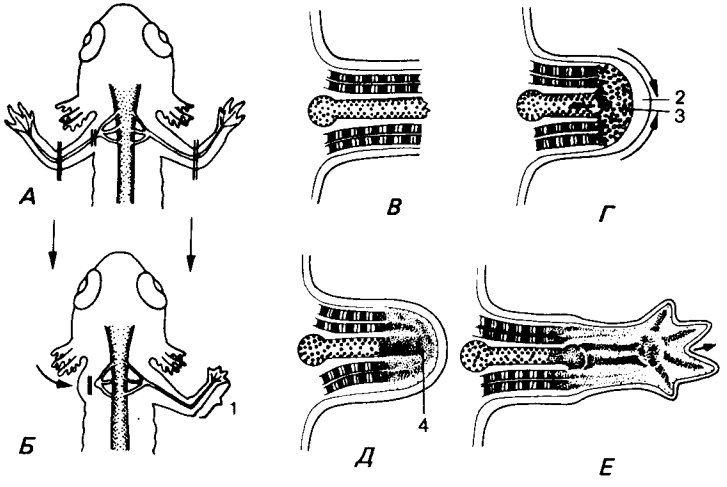


Рис. 82. Регенерация конечностей у личинки амфибий. *А* – схема операции. *Б* – регенерирует только иннервированная (правая) культя (1), левая – рассасывается. *В* – после ампутации. *Г* – затягивание раны эпидермисом (2) и распад тканей (3) под ним за счет дедифференцировки. *Д* – редифференцировка в бластеме (4). *Е* – дальнейшее развитие регенерата (E. Hadorn: Experimentelle Entwicklungsforschung an Amphibien, Verständliche Wissenschaft, Bd. 77. Springer, Berlin, 1970)

ческие структуры, дедифференцируются и приобретают сходную форму, близкую к эмбриональной. Когда возникшая путем дедифференцировки регенерационная бластема достигает определенных размеров, начинается интенсивное размножение ее клеток (рис. 82, *Д*). Затем в растущем регенерате вновь появляются типичные для замещаемой области ткани (мышечные волокна и элементы скелета), т.е. потомки дедифференцированных клеток *редифференцируются* вновь (рис. 82, *Е*). Для успешной регенерации обязательно участие *нервных волокон*, прорастающих из культи в область регенерационной бластемы. Если исключить нервную связь регенерирующего участка с ганглиями спинного мозга, то дедифференцировка будет беспрепятственно продолжаться, а редифференцировка прекратится. Затем лишенная нерва культя может полностью рассосаться (рис. 82, *Б*).

Так как регенерат конечности образуется из ранее дифференцированных клеток, то возникает вопрос, достигают ли клетки регенерационной бластемы при дедифференцировке и эмбриональной тотипотентности. Это могло бы, например, означать, что бывшие мышечные клетки трансдетерминируются в клетки хряща. Подобная *метаплазия*, т.е. новая детерминация или трансдетерминация (с. 143) в направлении клеток иных типов, для *регенерационной бластемы конечностей* амфибий однозначно не доказана, однако она установлена у земноводных в случае *регенерации хрусталика* глаза (рис. 83). Если из глаза тритона удалить

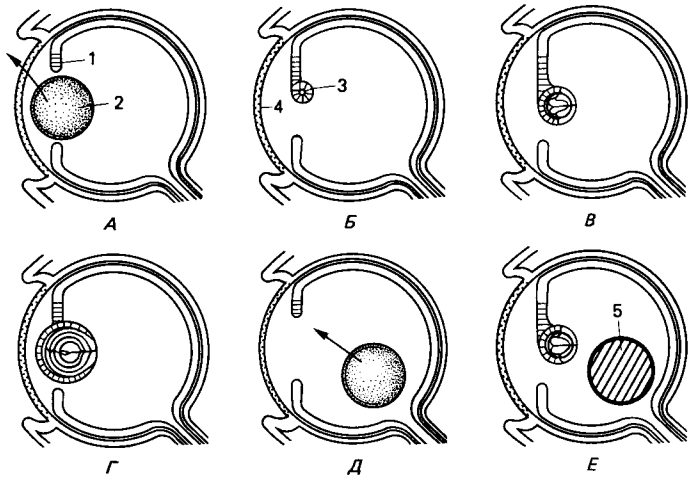


Рис. 83. Регенерация хрусталика (3) из верхнего края радужки (1) в глазу амфибии. *А* – удаление хрусталика (2). *Б* – *Г* – этапы регенерации: 4 – роговица. *Д* – пересадка живого хрусталика тормозит регенерацию. *Е* – мертвый парафиннрованный хрусталик (5) не тормозит ее (E. Hadorn: Experimentelle Entwicklungsforschung an Amphibien, Verständliche Wissenschaft, Bd. 77. Springer, Berlin, 1970)

хрусталик, то на верхнем крае радужки взамен удаленного образуется цельный хрусталик-регенерат. Это тем более удивительно, что при нормальном развитии амфибий он дифференцируется из расположенной над глазным бокалом покровной эктодермы (рис. 137). Вначале в ходе регенерации начинают делиться клетки радужки. При этом они теряют пигмент и принимают форму эмбриональных. Затем в радужке включаются гены, которые до этого бездействовали. Они обеспечивают синтез специфических *белков хрусталика*. Таким образом, клетки края радужки, синтезировавшие ранее меланин, начинают выполнять совершенно новые функции, что можно считать истинной метаплазией. В интактном глазу такие потенции радужки блокируются наличием самого хрусталика (рис. 83, *Д*, *Е*).

Старение и смерть

Обособление соматических клеток и клеток зародышевого пути при переходе от одноклеточных к многоклеточным животным сделало возможным биологический феномен *естественной смерти* индивида (с. 104). Только некоторые просто организованные многоклеточные, например пресноводная гидра, могут жить неограниченно долго, поскольку отмирающие клетки постоянно замещаются тотипотентными или сохранившими способность к делению I-клетками (с. 159).

Каждому виду свойственна средняя максимальная *продолжитель-*

ность жизни: у слоновых черепах она составляет 300, слонов – 70–90, лошадей – 40, коров – 20–25, кроликов – 5–7 лет, крыс – 3 года. Долго живут многие птицы (например, соколы, совы и попугаи – 60–100 лет) и отдельные виды рыб (карп и камбала – около 80 лет). Плодущие самки муравьев могут доживать до 30 лет, не утрачивая при этом способности к откладке яиц. За исключением ракообразных (омаров), большинство членистоногих короткоживущие. Их имагинальная фаза часто длится всего несколько дней или недель.

Некоторые животные умирают *запрограммированно*, чаще всего сразу же по завершении единственного репродуктивного цикла: самцы – непосредственно после копуляции, а самки – после откладки яиц или рождения потомства (кольчатые черви, насекомые, пауки и некоторые виды рыб, в том числе, вероятно, угорь). У многократно размножающихся животных и у человека смерти предшествует *постепенное старение*. При этом способность к размножению может прекращаться задолго до конца жизни (например, климактерический период у женщин).

При изучении процессов старения (*геронтология*) удается относительно легко установить взаимосвязь между физическими и психическими изменениями и угасающими жизненными функциями. Однако кроме такой *симптоматологии* следовало бы вскрыть *непосредственные причины*, ведущие к старению и смерти, а этого до настоящего времени еще не сделано на должном уровне.

В начале книги подчеркивалось, что благодаря регуляторным системам организмы способны поддерживать состояние *динамического равновесия* (с. 9). Вероятно, можно сделать вывод, что старение означает нарушение этого жизненно необходимого состояния в результате суммирования каких-то необратимых процессов. Так как все компоненты клетки объединены в единую функциональную систему, поражение любой из ее частей отражается и на целом. В частности, было установлено, что *продукты обмена веществ* (например, липиды и экскреты) накапливаются в стареющих клетках, а это может препятствовать анаболическим (синтетическим) процессам. В стареющих клетках головного мозга млекопитающих снижается количество необходимой для *синтеза белка* РНК. Сообщалось, что у стареющих собак происходит утрата повторяющихся последовательностей, кодирующих рРНК (с. 86). В нейросекреторных клетках мозга дрозофил (с. 157) с возрастом резко снижается присутствие свободных рибосом и шероховатого эндоплазматического ретикулума (с. 15), что указывает на нарастающие затруднения в белковом синтезе.

Процессы старения были бы неизбежны в том случае, если отдельные жизненные функции запрограммированы на определенную неточность и статистическую возможность ошибок (*возрастание энтропии*). Запрограммированная таким образом индивидуальная смерть может явиться результатом *естественного отбора*, обусловившего смену старших поколений потомками. При этом допустимая степень риска обеспечивает, как и в случае мутабильности (с. 478), сохранение и дальнейшее эволюционное развитие вида.

Безусловно, процессам старения способствуют *соматические мутации* (с. 76). Действительно, в образцах тканей с возрастом обнаруживается в среднем все больше хромосомных аберраций. Кроме того, в результате точечных мутаций может повышаться доля аномальных белков.

Смерть особи определяется в соответствии с «законом минимума» стареющими быстрее других системами клеток, если они выполняют какую-то основную жизненную функцию. Группу риска составляют прежде всего типы клеток, утрачивающие уже на ювенильных стадиях развития *способность к делению*, т.е. к восстановлению (например, нервные клетки). Другие клетки при благоприятных условиях в культуре ткани могут избежать естественных процессов старения. Таким способом можно неопределенно долго выращивать клетки соединительной ткани птиц и млекопитающих или имагинальных дисков насекомых (с. 143), взятые у «приговоренного к смерти» хозяина.

5. Физиология

Обмен веществ и энергии

Все организмы осуществляют постоянный обмен веществ с окружающей средой, заключающийся в поглощении жидких и твердых материалов (*питание*), газообмене (*дыхание*), транспорте соединений (*циркуляция*), их химическом преобразовании (*промежуточный метаболизм*) и выделении из организма (*экскреция*). Обмен веществ со средой может осуществляться и через недифференцированные поверхности тела, однако в большинстве случаев связан со специализированными тканями (например, кишечным, дыхательным и выделительным эпителием). При этом вещества из окружающей среды сначала поступают во всасывающие клетки и лишь затем передаются жидкостям тела. Так как все эти процессы протекают в водной фазе, а клеточные мембраны намного более проницаемы для воды, чем для растворенных в ней веществ, то при переносе веществ решающее значение имеют осмотические взаимодействия клеток эпителия с их внутренним и внешним окружением.

Например, в мышечных волокнах морских полихет, моллюсков и ракообразных внутриклеточные концентрации аминокислот колеблются в зависимости от «осмотической концентрации» (осмолярности) внешнего раствора. Транспорт воды, направленный против градиента концентрации, всегда связан с активным транспортом ионов, который в свою очередь может быть сопряжен с транспортом органических соединений (например, перенос ионов натрия и сахара в кишечном эпителии). *Осморегуляция, ионная регуляция* и *активный транспорт* не относятся к процессам, специфичным для отдельных клеток и органов, и должны быть рассмотрены прежде, чем мы перейдем к сравнительно-физиологическому анализу, которому посвящена данная глава.

Жидкости тела многоклеточных животных почти всегда изотоничны цитоплазме, т.е. имеют такую же суммарную концентрацию осмотически активных веществ. Однако между внешней средой и жидкостями тела часто наблюдаются значительные различия в осмолярности. Для сохранения этих градиентов концентрации необходимы специальные регуляторные процессы, противодействующие пассивному поступлению и выделению воды, т.е. обеспечивающие **осморегуляцию**. Так, морские костные рыбы имеют гипотоническую по отношению к морской воде

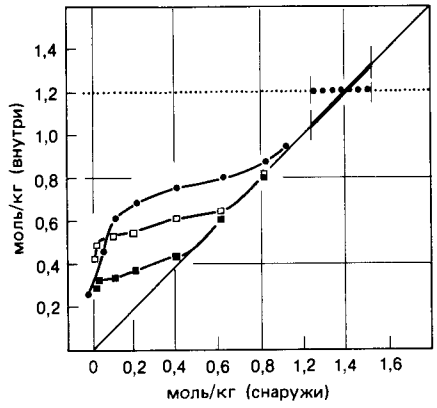


Рис. 84. Гиперосмотическая регуляция трех видов бокоплавов (*Gammarus*): ■ – пресноводных; □ – солоноватоводных; ● – морских. Осмолярности гемолимфы (ось ординат) представлены в зависимости от осмолярности внешней среды (ось абсцисс). Сплошной прямой линией показана эта зависимость для пойкилосмотического организма, а пунктиром – для идеально гомойосмотического. Слева от прямой – гиперосмотическая, справа – гипоосмотическая регуляция. Осмолярности гемолимфы могут либо оставаться постоянными при сильных колебаниях внешней осмолярности (пунктир), либо изменяться вместе с ней (сплошная линия) в широких пределах (эвригалинные виды). Существование стеногалинных видов ограничено узким диапазоном внешней осмолярности (жирно выделенные отрезки прямых) (по Werntz)

($\Delta T = -1{,}85$)[1] плазму крови ($\Delta T \approx -0{,}7\,^{\circ}C$), в то время как пресноводные виды, хотя внутренняя осмолярность их ниже, чем у морских, гипертоничны по отношению к внешней среде. Животные, сохраняющие при различной и нестабильной во времени внешней осмолярности постоянную осмолярность жидкостей тела, называются *гомойосмотическими* (осморегуляторами) в отличие от *пойкилосмотических форм*, внутренняя осмолярность которых зависит от внешней среды (рис. 84). Если бы животные не располагали осморегуляторными механизмами, то при заданных внутри- и внеклеточных концентрациях ионов возникали бы значительные перепады гидростатического давления между внутренней и внешней средой.

Уже у пресноводного моллюска беззубки (*Anodonta*), имеющего очень низкую внутреннюю концентрацию ионов (его гемолимфа изотонична 0,1% раствору NaCl), должно было бы возникнуть избыточное осмотическое давление 0,75 атм. У пресноводного мохнаторукого краба *Eriocheir* оно достигло бы даже 14,1 атм. Такие перепады давления компенсируются различными механизмами осморегуляции.

---

[1] Понижение температуры замерзания по сравнению с дистиллированной водой. – *Прим. ред.*

Гомойосмотические пресноводные животные являются *гиперосмотическими регуляторами*, так как поддерживают гиперосмотическое состояние жидкостей тела. У них может развиваться либо малопроницаемая для воды поверхность тела (например, у взрослых водных насекомых), либо адаптация к низкой осмолярности своей внутренней среды (например, у беззубки). Некоторые формы способны активно накапливать ионы из разбавленных внешних растворов (через жабры у многих рыб или специальные анальные органы у личинок комара *Chironomus*) или выделять гипоосмотическую по отношению к жидкостям тела мочу (см. выделение, с. 195). Пресноводные инфузории удаляют проникающую снаружи через клеточную мембрану или захватываемую при питании воду через сократительные вакуоли (рис. 186; с. 343).

В противоположность этому морские животные, обитающие в гипертонической среде, являются *гипоосмотическими регуляторами* и вынуждены удалять ионы из организма. Это выведение может происходить через жабры, как у живущего в концентрированной соленой воде ракообразного *Artemia* или у морских костистых рыб (которые к тому же образуют гипоосмотическую по отношению к крови мочу). У морских птиц и пресмыкающихся на голове образовались специальные солевые железы, выделяющие концентрированные растворы солей. Как у морских, так и у наземных животных развиваются различные механизмы, позволяющие избежать потерь воды.

Поскольку осмотически активные вещества, как правило, находятся в водной среде не в электронейтральной молекулярной, а в ионной форме, осморегуляторные процессы связаны с **ионной регуляцией**. Клеточные мембраны в различной степени проницаемы для различных типов ионов. Считается, что проницаемость уменьшается с увеличением диаметра гидратированного иона, однако она может значительно возрастать для отдельных ионов за счет активных процессов, требующих затрат энергии. Для клеточных белков с изоэлектрической точкой при pH 5, которые при внутриклеточном значении pH чуть ниже 7 являются анионами, плазмалемма вообще непроницаема. Такие не способные проникать сквозь мембрану внутриклеточные анионы поддерживают зависящую от проницаемости плазмалеммы определенную разницу между вне- и внутриклеточными концентрациями неорганических способных диффундировать сквозь нее ионов (равновесие Доннана). В результате возникает *электрическая разность потенциалов*, которую можно вычислить по отношениям концентраций, используя уравнение Нернста. Итак, хотя внутри и снаружи клетки суммарные концентрации ионов примерно одинаковы, концентрации отдельных ионов в клетке и в жидкостях тела могут значительно различаться (рис. 118). На этих специфических для каждого иона *градиентах концентрации*, устанавливающихся при электрохимическом равновесии с обеих сторон клеточной мембраны, основаны биоэлектрические явления, проявляющиеся в виде мембранных потенциалов (с. 228).

Регуляция таких специфических концентраций ионов в жидкостях

тела и внутри клеток связана не только с избирательной проницаемостью плазмалеммы, но и – прежде всего – с **активным транспортом** ионов. Этот транспорт существует не только для ионов, и действие его не ограничено какими-либо особыми типами клеток (например, осморегуляторными). Скорее его следует рассматривать как фундаментальный происходящий во всех клеточных мембранах процесс. Он осуществляется специфическими белками-переносчиками (с. 13). В противоположность пассивной, идущей по градиенту концентрации диффузии, активный транспорт не ведет к равновесному распределению переносимых веществ по обе стороны мембраны. Поскольку этот механизм требует затрат энергии, он может быть ослаблен или полностью подавлен различными ингибиторами обмена веществ, например динитрофенолом (ДНФ), который угнетает окислительное фосфорилирование и тем самым образование АТР (с. 167), а также фторидом или моноиодацетатом, подавляющими гликолиз.

Как уже отмечалось, в клетки активно проникают помимо воды и неорганических ионов различные органические вещества. Животные, являясь гетеротрофными организмами, для **получения энергии** нуждаются в таких высокомолекулярных соединениях, которые у автотрофных растений прямо или косвенно образуются в процессе фотосинтеза. Энергия поглощенных питательных веществ становится доступной главным образом при их окислительном расщеплении и преобразуется в тепло, механическую работу (процессы движения, с. 207), электричество (мембранные потенциалы различных типов клеток, электрические органы некоторых рыб, с. 223) или свет (биолюминесценция у жгутиконосцев, кишечнополостных, головоногих моллюсков, ракообразных, насекомых, оболочников и рыб). С помощью кислорода, выделяемого при фотосинтезе растениями, питательные вещества *аэробно* расщепляются до CO_2, H_2O и NH_3 (с. 196). Высвобождаемая энергия запасается в макроэргической («высокоэнергетической») химической связи молекул аденозинтрифосфата (АТР), гидролиз которой дает 7 ккал/моль. При полном окислении одной молекулы глюкозы (через гликолиз, цикл лимонной кислоты и дыхательную цепь; см. учебник по биохимии) образуется 38 молекул АТР. Многие животные, особенно питающиеся гниющими остатками (сапрозои) и паразиты, могут временно или даже постоянно обходиться без кислорода. При таком *анаэробном* расщеплении в результате только гликолиза из одной молекулы глюкозы образуются всего две молекулы АТР и две молекулы молочной кислоты. Другими словами, аэробные организмы используют энергию углеводов в 19 раз более эффективно, чем анаэробы. Мышцы аэробных животных, в норме требующие больших количеств кислорода, способны кратковременно работать в анаэробных условиях с образованием молочной кислоты. Сразу же по устранении кислородного дефицита она преобразуется в глюкозу и (частично в печени) в гликоген. При этом затрачивается определенная энергия.

Многие *паразиты* в ходе филогенеза перешли к *анаэробному* образу

жизни постепенно. Так, паразитирование в тканях и крови представляет собой как бы первые ступени на пути от независимой к паразитической жизни, в то время как кишечные паразиты с их полной перестройкой на анаэробный способ получения энергии являются высшей формой адаптации в этом направлении. Среди нематод (с. 367) можно найти представителей всех переходных групп. Наряду с чисто сапрозойными формами (некоторые виды *Rhabditis*) здесь встречаются и такие, которые на определенных стадиях развития ведут сапрозойный, а на других – паразитический образ жизни (*Mermis*). Наконец, известны и настоящие кишечные паразиты (*Ascaris, Enterobius, Ancylostoma*), нуждающиеся в кислороде лишь на стадии эмбриогенеза внутри оболочки яйцеклетки, поэтому лишь этот период развития проходит у них во внешней среде. Правда, только у немногих из таких паразитов личинка сразу же поселяется в кишечнике хозяина (*Enterobius*). Обычно она сначала мигрирует через кровь, легкие или мышцы (*Ascaris, Trichinella*; см. с. 369), находясь при этом в богатой кислородом среде. Сапрозойный образ жизни с его факультативным анаэробиозом можно считать филогенетической «преадаптацией» к развитию кишечных паразитов.

Независимо от химической природы питательных веществ все процессы окислительного расщепления, дающие организму энергию, завершаются одинаково – *дыхательной цепью*. При этом на многих промежуточных этапах субстрат окисляется, отдавая водород (дегидрирование). При окислении одной молекулы этого водорода в дыхательной цепи образуются три молекулы АТР (фосфорилирование), служащего непосредственным источником энергии для химических реакций в клетке. Ферменты дыхательной цепи (например, цитохромы), работающие как окислительно-восстановительные системы, встроены во внутреннюю мембрану митохондрий (с. 16).

Так как все энергетические процессы в организме в конечном итоге связаны с образованием и расщеплением АТР, все вещества, участвующие в этих реакциях, превращаются в одни и те же промежуточные продукты (метаболиты). Центральную роль в этом промежуточном обмене веществ играет, например, ацетилкофермент А, образующийся при распаде углеводов, жиров и белков. В связи с этим можно говорить о едином «запасе» (*метаболическом пуле*) промежуточных продуктов обмена, поступающих из различных источников. При этом стационарные концентрации метаболитов очень малы (около 10^{-3} моль/л), однако скорости их обновления (turnover), измеренные с помощью изотопных меток, чрезвычайно высоки. Так, все ферменты печени млекопитающих обновляются примерно за 10 дней, а количество ежедневно синтезируемого и расщепляемого АТР в теле человека составляет 70 кг. В силу существования общего пула субстратов практически невозможно провести четкую границу между энергетическим и пластическим обменом веществ.

Все эти окислительные процессы и другие биохимические реакции не могли бы протекать без биокатализаторов – *ферментов*. Хотя в присутствии кислорода равновесие реакции окисления большинства органических продуктов сдвинуто в сторону продуктов (CO_2 и H_2O), для ее начала необходима определенная энергия активации. Ферменты значительно снижают эту энергию, так что химические реакции могут протекать достаточно быстро при низких, безопасных для цитоплазмы температурах. К ферментам относится значительная доля клеточных белков. Иногда они включают низкомолекулярный *кофермент* (простетическую группу, витамин, см. с. 171). При этом белковая часть называется *апоферментом*. Специфичность действия и выбора субстрата определяются апоферментом, тогда как кофермент, часто способный легко отщепляться, обычно может участвовать в самых разнообразных реакциях. Так, в процессе окисления глюкозы кофермент NAD (никотинамидадениндинуклеотид) служит акцептором водорода на нескольких этапах дегидрирования, каждому из которых соответствует свой апофермент. Следовательно, многие коферменты могут рассматриваться как своего рода «косубстраты», взаимодействующие с собственно субстратом в ходе катализируемых белками реакций.

В ходе ферментативного окислительного расщепления *энергетический выход* составляет 38 молекул АТР на одну молекулу глюкозы, что соответствует 266 ккал/моль. Поскольку при полном сгорании 1 моль глюкозы выделяется 675 ккал, легко видеть, что клеточное окисление имеет удивительно высокий к.п.д., близкий к 40%, т.е. сравнимый с эффективностью работы современной паровой турбины. На атомных электростанциях в электричество превращается лишь 30% энергии, а при мышечной деятельности ее полезные затраты составляют около 25%. Во всех приведенных случаях остальная энергия рассеивается в виде тепла.

Хотя конечным звеном дыхательной цепи при расщеплении всех питательных веществ является фосфорилирование, различные субстраты имеют неодинаковую энергетическую ценность. *Калориметрически* установлено, что выход энергии на грамм вещества составляет для углеводов 4,1 (для глюкозы – 3,7), для белков - 5,7 и для жиров – 9,3 ккал, причем организму доступно в виде образующихся химических связей лишь около 40% общего ее количества. К тому же белки в клетках окисляются не полностью, т.е. часть их энергии теряется с азотсодержащими продуктами выделения – аммиаком, мочевиной или мочевой кислотой, и в результате физиологическая калорийность белков в противоположность физической составляет лишь 4,5 ккал/г. В то время как при окислении углеводов количество полученного CO_2 в грамм-молекулах равно количеству затраченного O_2, более бедные кислородом жиры и белки требуют для образования 1 моль CO_2 более 1 моль O_2. Следовательно, дыхательный коэффициент (ДК – количество молей образовавшегося CO_2, отнесенное к количеству молей израсходованного O_2) углеводов равен 1, тогда как ДК белков – 0,77 - 0,80, а жиров – 0,70–0,74. Таким образом, по измерению поглощенного O_2 и выделенного CO_2 можно установить тип потребляемого организмом питательного вещества.

Можно видеть, что потребление кислорода является прямой легко экспериментально учитываемой мерой высвобождения энергии при окислительном расщеплении питательных веществ (основном обмене). Значит, по поглощению животным кислорода можно судить об *интенсивности обмена веществ*, которая различна у разных групп организмов. Две крайности в этом отношении представляют пресноводные моллюски (*Anodonta* – 2 мл O_2/кг · ч) и летающие насекомые (до 1 000 000 мл O_2/кг · ч). Измерения показали, что относительное потребление кислорода у родственных видов возрастает с уменьшением размеров тела, что отчасти объясняется относительным увеличением его поверхности. Таким образом, у мелких животных потребность в питательных веществах на единицу массы тела больше, чем у крупных. Однако эффективность использования энергии при обмене веществ (т.е. отношение энергии, накопленной в химических связях и потраченной на работу, к рассеиваемой в виде тепла) снижается по мере увеличения массы тела. Поэтому мелкие животные растут быстрее, чем крупные (с точки зрения относительного увеличения массы в единицу времени), хотя и теряют при этом больше тепла. Следовательно в замкнутом биоценозе (с. 308) суммарная масса мелких животных всегда превосходит общую массу крупных.

Если относительная интенсивность обмена веществ возрастает с уменьшением веса тела, то у его нижних пределов она должна принимать нефизиологически высокие значения. Организмы, масса которых приближается к этой границе (например, колибри), вынуждены в перерывах между потреблением пищи снижать свою температуру тела, чтобы тем самым ослабить обмен веществ.

Многие виды животных способны при определенных *состояниях покоя* жить, совершенно не питаясь (зимняя спячка млекопитающих, холодовое оцепенение земноводных и пресмыкающихся, оцепенение при пересыхании водоемов у некоторых рыб, многолетняя диапауза куколок насекомых). Мелкие организмы (например, тихоходки, с. 331; коловратки, с. 370) могут терять до 90% объема тела за счет испарения воды и находиться в этом «высохшем» покоящемся состоянии долгие годы. При таких способах *переживания* (*латентная жизнь*) обмен веществ резко понижается. Споры грибов, клетки бактерий, сперматозоиды и клетки высокоорганизованных организмов в тканевых культурах могут долгое время сохранять жизнеспособность в жидком азоте (температура кипения – 196 °С).

Питание

Хотя отдельные виды и группы существ выработали довольно различные типы питания, **потребность в питательных веществах** у всех организмов почти одинакова.

Для обеспечения обмена веществ организмами необходима примерно четверть встречающихся в природе *химических элементов*. При этом

водород и кислород составляют 88% всех атомов человеческого тела. Наиболее часто встречаются 11 элементов (99,9% всех атомов тела), входящих в состав важнейших биохимических соединений (C, N, H, O, P, S) и поддерживающих электролитический баланс тканей (Na, K, Ca, Mg, Cl). Кроме того, малые количества других элементов (прежде всего ионов металлов) представлены в молекулах коферментов и белков с особыми функциями (например, гемоглобина). При формировании химического состава организмов большое значение имело содержание элементов в море: 9 из 11 элементов, наиболее частых для живого, – одновременно самые распространенные в морской воде. Только углерод и фосфор, являющиеся важнейшими компонентами биологических макромолекул или богатых энергией соединений (например, ATP), представлены в морской воде слабо. При этом химическими свойствами углерода (стабильность цепочек и колец, водорастворимость диоксида) можно объяснить то, что именно он, а не кремний, встречающийся в земной коре в 150 раз чаще, стал основой органических соединений.

Не особые потребности в веществах, а действие отбора при занятии экологических ниш (с. 322) привело к видоспецифичному **выбору пищи**. В настоящее время он определяется не химическим составом объектов питания, а врожденными особенностями их выбора и захвата. В случае узкой пищевой специализации, например у гусениц, поедающих листья только определенного растения-хозяина, этот выбор осуществляется при участии контактных хеморецепторов (с. 272), избирательно реагирующих на вещества растения (например, на цитраль и другие терпены). Такие животные поедают даже неперевариваемые соединения, если к ним добавлены «вещества выбора», стимулирующие реакцию поедания. Стимулятором такой реакции для кишечнополостных служит трипептид глутатион. То, что различные по питанию группы животных (растительноядные – Herbivora или плотоядные – Carnivora) вообще могли возникнуть в ходе эволюции, связано с наличием общего пула промежуточных метаболитов, возникающих как из углеводов, так и из белков или жиров (с. 168). Действительно ли животные, специализированные на питании одним-единственным веществом, не едят иной пищи (например, личинки восковой моли *Galleria*, поедающие пчелиный воск, или шубной моли *Tineola*, питающиеся роговым веществом кератином), следует внимательно проверить.

Независимо от пищевой специализации всем животным приходится синтезировать огромное количество веществ, входящих в состав их тела, из относительно небольшого набора промежуточных метаболитов, возникающих в ходе переваривания захваченных органических соединений. Примерно сходные для всех групп животных компоненты, которые не могут быть синтезированы самим организмом, непосредственно берутся из внешней среды. Их называют *незаменимыми факторами питания*. Сюда относятся прежде всего *витамины*, синтезируемые растениями и действующие как коферменты, например никотинамид (витамин группы B) и рибофлавин (B_2) в гидрогеназах, тиамин (B_1) в

ферментах, переносящих альдегидные группы, пиридоксин (B_6) в различных ферментах аминокислотного обмена, биотин в карбоксилирующих ферментах или фолиевая кислота в ферментах пуринового обмена. Следует назвать также незаменимые *аминокислоты* (валин, лейцин, изолейцин, треонин, гистидин, метионин, фенилаланин, триптофан, лизин и аргинин), а также некоторые ненасыщенные *жирные кислоты* (линолевую, линоленовую). *Простагландины* (с. 207), образующиеся, пожалуй, во всех тканях млекопитающих и встречающиеся в особенно высоких концентрациях в семенной жидкости и менструальной крови, возникают из незаменимых ненасыщенных жирных кислот в результате окислительной циклизации. Насекомые не могут самостоятельно образовывать холестерол и другие стеролы и часто используют для этого биосинтетические способности различных симбиотических *микроорганизмов* (прежде всего бактерий и дрожжей). *Симбиозом* (с. 328) называют взаимозависимость двух видов, в результате которой выгоду получают оба партнера. Биосинтезирующие симбионты могут жить либо в кишечном тракте, либо внутриклеточно.

Эндосимбиоз (рис. 85) особенно широко распространен у насекомых. В сильно расширенной задней кишке поедающих древесину термитов обитает множество различных видов многожгутиковых простейших (Polymastigina, рис. 182, *А, Б*). С помощью амёбоидных выростов в задней части клетки эти жгутиконосцы захватывают частички древесины и расщепляют их с помощью фермента целлюлазы. Если термитов продержать несколько часов подряд при температуре 36 °С, то сначала погибают жгутиконосцы, а через 10–20 дней и сами насекомые. Находящиеся на более высоком филогенетическом уровне термиты, а также муравьи-листогрызы (Attini) разводят в гнездах так называемые «грибные сады». Из испражнений своих хозяев грибы получают отсутствующие у них протеолитические ферменты, а сами поставляют им (как эндосимбиотические жгутиконосцы или бактерии) целлюлазу. Бактерии-симбионты могут жить в просвете кишечника, клетках кишечного эпителия (рис. 85, *Г*) или даже в специализированных органах (мицетомах). Часто яйцеклетки получают таких бактерий еще в яичниках, чем обеспечивается передача симбионтов следующему поколению. В рубце жвачных (рис. 89) обитают ресничные инфузории с причудливыми отростками (Entodiniomorpha). Эти простейшие в свою очередь содержат бактерии, синтезирующие целлюлазу, и в результате обеспечивают своим хозяевам возможность использования целлюлозы. В кишечнике пиявки (*Hirudo*) бактерия *Pseudomonas hirudinis* взяла на себя почти все функции пищеварения.[1)]

Усвоение органических веществ происходит обычно в три стадии:

[1)] Все представители погонофор питаются исключительно за счет симбиотических хемосинтезирующих бактерий. Питание рифообразующих кораллов в значительной степени обеспечивается одноклеточными фотосинтезирующими симбионтами. – *Прим. ред.*

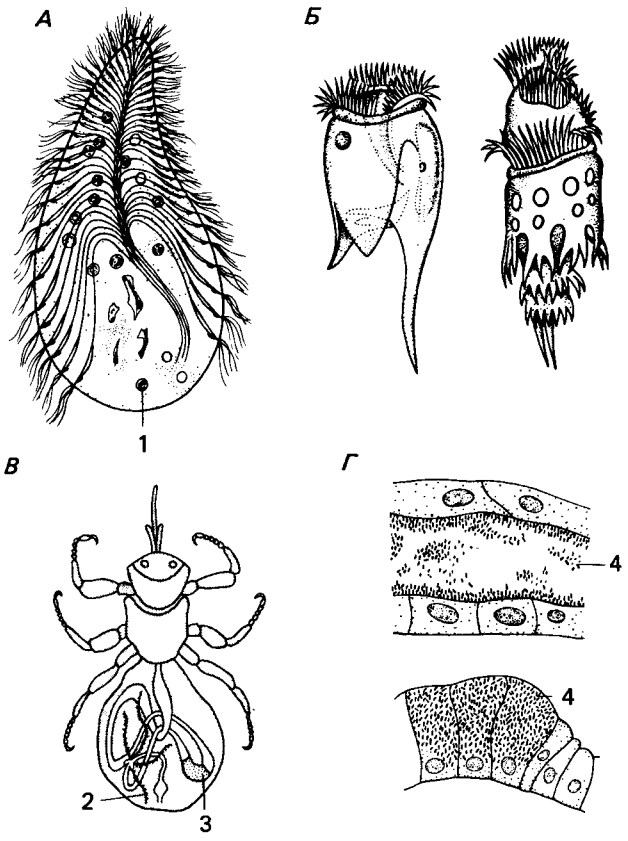


Рис. 85. Внутренние симбионты. *А* – жгутиконосец *Synderella tabogae* (Calonymphida) из кишечника термитов: 1 – вакуоль, содержащая целлюлозу (древесину) (по Grell). *Б* – инфузории Entodiniomorpha из рубца парнокопытных (по Kaestner). *В* – овечий рунец (*Melophagus ovinus*) с содержащим бактерии участком кишечника (3): 2 – мальпигиевы сосуды. *Г* – внеклеточные (вверху) и внутриклеточные (внизу) симбиотические бактерии (4) в кишечнике насекомых (по Buchner)

захват их в пищеварительный тракт, внутри- или внеклеточное расщепление и переход в систему циркуляции.

Как выбор, так и способ захвата пищи сильно отличаются у отдельных групп животных и даже внутри этих групп. Многие организмы, особенно сидячие формы, будучи «подгонятелями», питаются мелкими взвешенными в воде организмами (планктоном) или частичками распавшихся органических веществ. Движениями ресничных аппаратов или членистых конечностей они направляют к ротовому отверстию поток воды, из которого и получают пищу, причем вода в большинстве случаев

проходит через специальные фильтрующие системы (инфузории, губки, многощетинковые кольчецы, щупальцевые, усоногие раки, моллюски, морские лилии, оболочники, ланцетник и др.). Некоторые формы заглатывают большое количество субстрата, например песка, из которого затем в кишечнике выделяют органические вещества (малощетинковые кольчецы, голотурии и др.). Другие животные захватывают целиком отдельные, часто весьма крупные пищевые объекты (например, полипы, медузы, змеи). В ряде случаев пища перед поступлением в кишечник механически разгрызается или перетирается зубами или терками (многие членистоногие, моллюски, позвоночные). Пища перед захватыванием может обрабатываться химически секретами, выделяемыми слюнными железами или кишечником (внекишечное пищеварение). Например, слюнные железы некоторых моллюсков выделяют кислоту, которая растворяет твердые раковины других моллюсков или покровы иглокожих; известны жуки, выбрасывающие на пищевые объекты расщепляющие их ферменты из средней кишки. Пауки пропитывают секретом желез своих хелицер все мягкие ткани добычи. Животные многих групп, особенно среди червей и насекомых, высасывают соки животных и растений, чаще всего предварительно проделав отверстие в их покровах, обеспечивающее доступ к питательным веществам. Такие организмы либо время от времени нападают на пищевые объекты (например, пиявки, комары, слепни, клопы, блохи), либо постоянно паразитируют внутри хозяина (*эндопаразиты*: печеночная двуустка, многие круглые черви и др.) или на его поверхности (*эктопаразиты*, например, вши и тли). Многие паразиты не только всасывают растворенную пищу, но и поедают твердые ткани хозяина (чесоточный зудень, личинки овода). Паразиты, обитающие в жидкостях тела хозяина, в подготовленном им питательном субстрате, а также внутри клеток и тканей, могут полностью утратить пищеварительную систему, типичную для других животных, и всасывать питательные вещества всей поверхностью тела (например, трипаносомы, споровики, ленточные черви).

Поглощенные органические соединения расщепляются в пищеварительном тракте ферментами, а продукты расщепления проходят через мембраны всасывающего эпителия и в конечном итоге попадают в систему циркуляции. При этом различают два **основных типа пищеварения**. При *внутриклеточном*, филогенетически более древнем, кусочки пищи *фагоцитируются*. Такое пищеварение характерно для многих простейших, известно для хоаноцитов и амёбоцитов губок (с. 347), встречается в клетках кишечника ресничных червей, но отсутствует у кольчатых червей, головоногих моллюсков, членистоногих (исключение – железы среднего отдела кишечника у пауков) и позвоночных. Покрытые пелликулой жгутиконосцы и инфузории фагоцитируют твердые кусочки пищи при помощи цитостома и окружают их мембраной, в результате чего образуются пищеварительные вакуоли. Вначале в них выделяются ферменты, работающие в кислой среде, затем – в щелочной (рис. 86), что свидетельствует о поэтапном переваривании различных

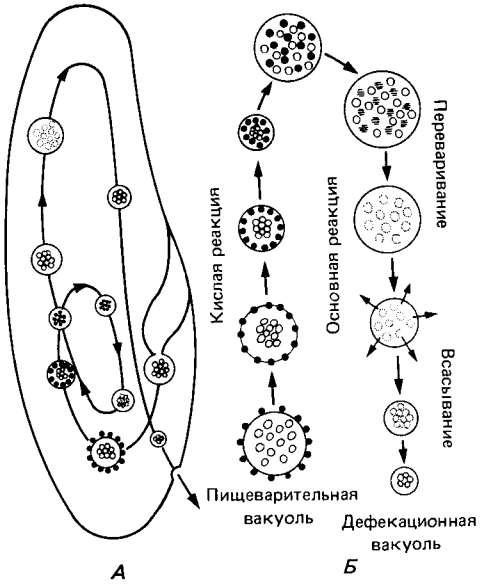


Рис. 86. Схема внутриклеточного пищеварения у *Paramecium*. *А* – путь пищеварительной вакуоли в цитоплазме. *Б* – изменения пищеварительной вакуоли от начала выделения секрета до выбрасывания через порошицу непереваренных частей

питательных веществ (с. 179). При *внеклеточном* пищеварении переваривающие клетки всасывают органические соединения, расщепленные в пищеварительной полости на способные проходить через их мембрану составные элементы. Это *всасывание* может осуществляться путем диффузии по градиенту концентрации (например, в случае водорастворимых витаминов), за счет активного транспорта (моносахаридов, аминокислот и т. п.; с. 164) или с помощью *пиноцитоза*. При пиноцитозе высокомолекулярные соединения в коллоидной форме проникают в клетку путем отшнуровывания пузырьков от тончайших (0,5–2 мкм шириной) канальцев, ведущих от клеточной мембраны в цитоплазму (рис. 1). Так, клетки обеспечиваются частицами, которые слишком малы для фагоцитоза, но в то же время чересчур велики для диффузии через мембрану. Вопрос о том, поглощается ли часть жиров клетками кишечника путем пиноцитоза в виде не полностью расщепленных триглицеридов, еще не решен.

Филогенетически более древнему фагоцитозу с последующим внутриклеточным перевариванием поглощенных питательных веществ противостоит внеклеточное пищеварение, при котором низкомолекулярные продукты расщепления попадают в клетку за счет всасывания или пиноцитоза. В этом случае кишечный эпителий как секретирует пище-

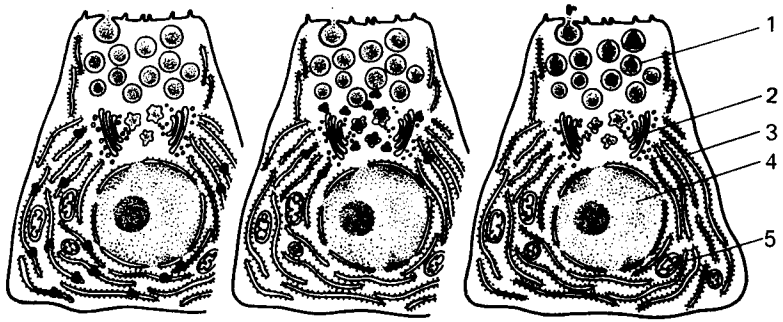


Рис. 87. Железистые клетки поджелудочной железы морской свинки. Слева направо показаны три последовательные стадии распределения радиоактивного материала (черные частицы) после введения аминокислоты лейцина, меченной тритием. Полость кишки находится сверху. 1 – секреторные пузырьки; 2 – аппарат Гольджи; 3 – шероховатый эндоплазматический ретикулум; 4 – ядро; 5 – митохондрии (по Jamieson, Palade)

варительные ферменты, так и выполняет функцию всасывания. В какой мере обе эти функции топографически распределяются между разными клетками или в каком порядке чередуются в одной и той же клетке, пока не ясно. **Клетки кишечного эпителия**, синтезирующие пищеварительные ферменты и выделяющие их в просвет кишечника, имеют, во всяком случае, тонкую структуру, типичную для железистых клеток. При этом, сочетая электронно-микроскопические и биохимические методы, удалось достаточно четко выявить отдельные этапы *процессов синтеза и секреции*. Показано, что ферменты синтезируются на рибосомах шероховатой эндоплазматической сети (с. 15), затем попадают через мембраны в просвет каналов ЭС и оттуда в пузырьках транспортируются к стопкам цистерн аппарата Гольджи, внутри которых их удается обнаружить уже через несколько минут. Затем от аппарата Гольджи отшнуровываются окруженные мембранами гранулы, мигрирующие к дистальному полюсу клетки, накапливающиеся там (как показано на голодающих животных), а при подаче пищи высвобождающие свое содержимое в полость кишечника. Весь этот функциональный цикл может быть прослежен с помощью меченных тритием аминокислот (рис. 87).

У других железистых клеток процессы образования секретов протекают в принципе так же, однако в способах их выведения (экструзии) существуют значительные различия (рис. 88). С помощью электронного микроскопа показано, что обычно происходит как бы процесс, обратный пиноцитозу. При этом окруженные мембранами пузырьки скапливаются у внутренней стороны плазмалеммы, а затем после слияния их мембран с клеточной выбрасывают свое содержимое наружу (по данным оптической микроскопии такая *мерокринная* секреция наблюдается почти во всех железах пищеварительного тракта). При *апокринной* секреции мембранные пузырьки с секретом и часто с участками цитоплазмы

отшнуровываются от клетки (например, в молочных железах млекопитающих, в печени брюхоногих моллюсков). Если продукт образуется с такой интенсивностью, что в результате секреторного цикла вся клетка распадается и должна быть заменена новой, говорят о *голокринной* секреции (например, в сальных железах). Такие железы всегда содержат многослойный эпителий (рис. 256б).

В процессе *всасывания* клетками кишечного эпителия способных к диффузии соединений принимают участие специальные структуры. Видимая в оптический микроскоп «щеточная каемка», окаймляющая клетки просвета кишечника, при электронно-микроскопическом исследовании оказалась состоящей из микроворсинок (рис. 1). Эти микроворсинки

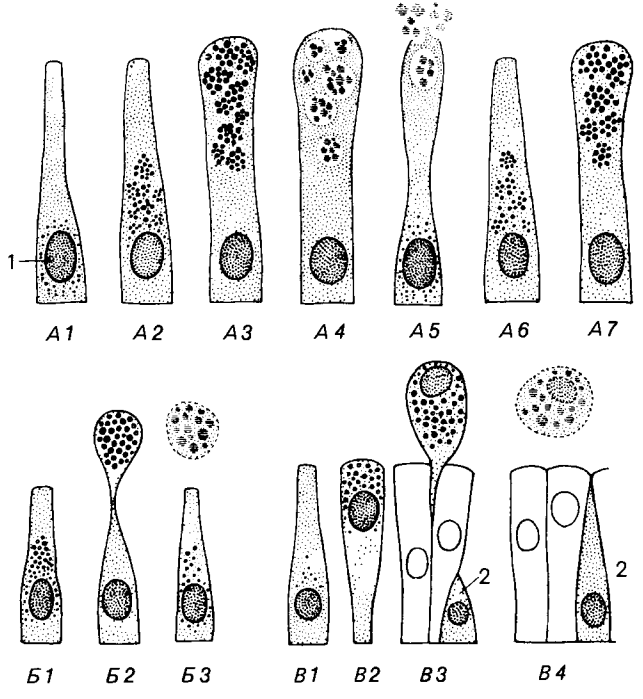


Рис. 88. Типы секреции (по данным оптической микроскопии). *А* – мерокринная секреция: объем железистого эпителия в ходе цикла секреции (*А1–А7*) не изменяется (большинство желез дыхательной, пищеварительной и половой систем). *Б* – апокринная секреция: секрет выделяется наружу путем отшнуровки апикальной части клетки (например, в молочных и пахучих железах млекопитающих). *В* – голокринная секреция: после выхода железистой клетки из эпителия гранулы секрета высвобождаются за счет ее распада (например, сальные железы, ядовитые железы амфибий, рис. 257). 1 – ядро; 2 – секреторная клетка, замещающая распавшуюся

сильно увеличивают всасывающую поверхность: у человека на одной клетке находится $3 \cdot 10^3$ микроворсинок, а на 1 мм^2 – $2 \cdot 10^8$. Высокое содержание в микроворсинках расщепляющих АТР ферментов (АТР-аз) указывает на акивно проходящие здесь транспортные процессы. Между микроворсинками наблюдается пиноцитоз.

Все выделяемые клетками пищеварительной системы **пищеварительные фермеиты** относятся к группе *гидролаз*. В ходе катализируемых ими реакций высвобождается совсем немного энергии. Этим гидролиз высокомолекулярных соединений существенно отличается от внутриклеточного расщепления диффундировавших в клетку низкомолекулярных веществ (промежуточный обмен веществ, с. 168).

Особенно высоки концентрации гидролаз в *лизосомах* (рис. 1). Эти впервые обнаруженные в печени крыс окруженные мембраной пузырьки характеризуются не величиной (диаметр около 0,5 мкм) или особой тонкой структурой, а специфическим набором ферментов. Гидролазы, выделенные из них к настоящему времени, принимают участие в расщеплении белков, полисахаридов и нуклеиновых кислот. При повреждении клетки ферменты, высвободившиеся из разрушенных лизосом, приводят к автолизу тканей (например, к разложению тела после смерти).

Пищеварительные ферменты подразделяются в зависимости от субстрата на протеазы, карбогидразы и эстеразы (прежде всего липазы). В соответствии с тем, расщепляют *протеазы* внутренние или концевые пептидные связи, различают эндопептидазы (протеиназы) и экзопептидазы (пептидазы). К первой группе относят встречающиеся только у позвоночных пепсины (оптимум pH 1,5–2,5; образуются желудком), катепсины (оптимум pH 4–6; образуются желудком) и трипсины (оптимум pH более 7; образуются поджелудочной железой). У экзопептидаз в зависимости от места воздействия фермента различают карбоксипептидазы и аминопептидазы. Аналогично эндопептидазам среди *карбогидраз* полиазы расщепляют высокомолекулярные полисахариды (крахмал, гликоген) на более мелкие компоненты (дисахариды). При этом амилазы расщепляют α-гликозидные, а целлюлазы – β-гликозидные связи. Целлюлазы в большинстве случаев, а хитиназы всегда поставляются симбиотическими микроорганизмами (с. 172). Ферменты α- и β-гликозидазы (олигазы) катализируют расщепление дисахаридов (мальтозы, сахарозы, лактозы, целлобиозы и др.) до моносахаридов, которые могут всасываться клетками пищеварительной системы. Среди *эстераз* липазы поджелудочной железы гидролизуют сложные эфиры глицерола и длинноцепочечных жирных кислот.

Наряду с ферментами пищеварительный тракт выделяет ряд веществ, создающих только оптимальные химические условия для протекания ферментативных реакций, например ионы гидроксония (H_3O^+), необходимые для установления определенного значения pH, или желчь – для эмульгирования жиров и растворения первичных продуктов их переваривания.

Автокаталитическое превращение выделяемого «главными клетками» желудка профермента пепсиногена в активный пепсин обеспечивается *соляной кислотой*, образующейся в области дна желудка позвоночных. Это явление представляет общефизиологический интерес, так как устанавливаемые в результате значения pH должны были бы смертельно действовать на секреторные клетки. Однако в продуцирующих ионы H_3O^+ «обкладочных клетках» желудка значения pH при секреции желудочного сока остаются почти неизменными. В то же время pH понижается (до 1,5) в отводящих канальцах, образующихся в результате инвагинации мембраны этих клеток и впадающих в просвет кишечника, что можно показать с помощью индикаторов. Продуцирование соляной кислоты вызывается тканевым гормоном гастрином, который выделяется клетками пилорической области желудка (рис. 89) в ответ на растяжение его стенки.

Выделенные ионы H_3O^+ обычно не диффундируют назад в соответствии с градиентом концентрации в клетки слизистой оболочки (мукозы) желудка. Видимо, за эту защиту отвечают плотные контакты (tight junctions; с. 14) между дистальными частями цилиндрических клеток, а также «мембранный барьер». Детергенты (а также аспирин) делают мембраны проницаемыми для H_3O^+. Это приводит к выделению гистамина, что усиливает продуцирование соляной кислоты и вызывает воспалительные явления.

Процессы внеклеточного пищеварения и последующего всасывания происходят у многоклеточных в различных частях **желудочно-кишечного тракта** (пищеварительные железы и кишечник). Просвет пищеварительного тракта у кишечнополостных окружен только *энтодермой*, а у остальных многоклеточных в его построении принимают участие все три зародышевых листка. В исключительном случае (у членистоногих) энтодермальное происхождение имеет только очень короткая средняя кишка, в то время как, с одной стороны, ротовое отверстие, глотка и даже желудок, образующие так называемый стомодеум, а с другой – задняя кишка (проктодеум) развиваются из *эктодермы*. *Мезодерма* принимает участие в построении кишечника (особенно у позвоночных) в виде соединительной ткани и мускулатуры.

Удлинение свернутого в полости тела кишечника, образование складок и ворсинок на его внутренней поверхности и возникновение дополнительных слепых полостей служат для увеличения площади всасывания, а также для продления периода переваривания. При этом многие пищеварительные ферменты работают и при субоптимальных значениях pH и температуры. Для многих из них, например, оптимальная температура тем ниже, чем длительнее время пищеварения (инкубации).

Транспорт проглоченных частиц пищи через пищеварительный канал осуществляется либо за счет мерцательных движений (у кишечнополостных, плоских червей, полихет, моллюсков, щупальцевых и иглокожих; ср. с. 209), либо благодаря чередующимся сокращениям продольной и кольцевой мускулатуры кишечника (*перистальтике*). У многих членистоногих пища в кишечнике окружена *перитрофической мем-*

браной, которая выделяется клетками в начале средней кишки и представляет собой механическую защиту кишечного эпителия от проглоченного материала.

Длина кишечника и продолжительность пищеварения четко коррелируют с переваримостью пищи. Так, у плотоядных животных кишечник всегда гораздо короче, чем у травоядных. Отношение длины кишечника к длине тела составляет, например, у кошки 4,5/1, у крупного рогатого скота – 21/1, у хищного плавунца окаймленного (*Dytiscus*) – 1/1, а у растительноядного майского жука (*Melolontha*) – 7/1. Особенно длинный кишечник у жуков, питающихся бедным питательными веществами навозом – (*Scarabaeus* – 13/1).

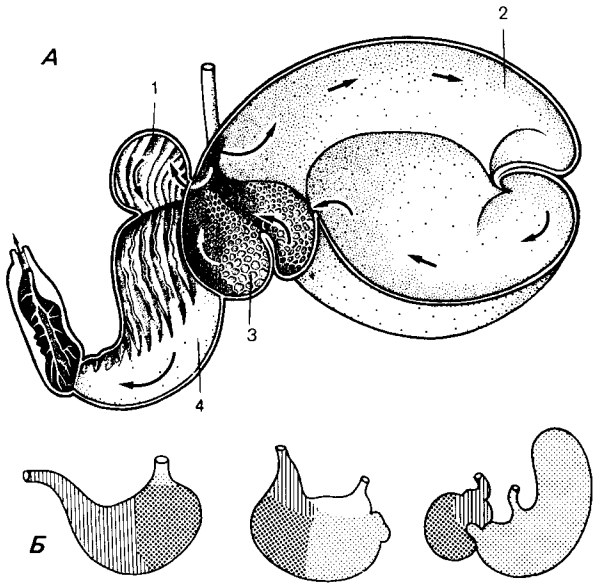


Рис. 89. Многокамерный желудок жвачных (овцы). 1 – книжка; 2 – рубец; 3 – сетка; 4 – сычуг; стрелки указывают путь перемещения пищи. Пища попадает из пищевода сначала в рубец, а затем в сетку, откуда отрыгивается в полость рта для повторного пережевывания. Этот процесс может неоднократно повторяться. Движения рубца и сетки служат для перемешивания пищи с постоянно поступающей слюной. В этих отделах переваривание начинается за счет ферментов обитающих здесь же симбионтов (см. рис. 85, *Б*). В рубце измельченный материал сортируется и через сетку перемещается в книжку. Для этого отверстие между сеткой и книжкой открывается при участии пищеводного желоба. Только мелкие частицы пищи могут пройти между складками книжки в сычуг, где и происходит переваривание с помощью пищеварительных ферментов самого жвачного. Следовательно, сычуг аналогичен однокамерному желудку млекопитающих. *Б* – кардиальный отдел (мелкие точки), дно (жирные точки) и область пилорических желез (заштриховано) желудка млекопитающих; слева направо: человек, свинья, хомяк (по Pernkopf, Herre)

Почти всегда в пищеварительном канале имеются специальные *пищеварительные железы*. К ним относятся слюнные железы, железистые клетки кишечного эпителия (с. 176) или особые железы среднего отдела кишечника. Среди позвоночных *слюнные железы* содержат пищеварительные ферменты (амилазы) только у млекопитающих. Однако и у других типов многоклеточных эти железы в значительной степени выполняют пищеварительные функции. У насекомых, например, в них синтезируются пептидазы, пектиназы, а также диастазы; у пауков (Arachnida) – многочисленные протеиназы, которые, как и у некоторых головоногих моллюсков (*Octopus*), служат для преорального внекишечного пищеварения (с. 388). Некоторые моллюски образуют в слюнных железах даже целлюлазы. У ракообразных, паукообразных и моллюсков полное переваривание происходит в сильно разветвленных *железах средней кишки* («печени», рис. 216, 239). У позвоночных, напротив, развилось пространственное и временно́е разделение функций отдельных пищеварительных ферментов. Переваривание углеводов происходит в ротовой полости и в проксимальной части желудка, белков – в области дна желудка (пепсин, катепсин; рис. 89), и наконец, гидролиз жиров и окончательное переваривание уже частично расщепленных углеводов и белков осуществляется ферментами поджелудочной железы (липазой, амилазой, мальтазой, предшественниками трипсина, химотрипсина). *Протеазы поджелудочной железы* выделяются в двенадцатиперстную кишку в неактивной форме проферментов и в результате ряда протеолитических процессов переходят в активное состояние. Первый этап активации заключается в преобразовании трипсиногена в трипсин под влиянием *энтерокиназы* – фермента, выделяемого стенкой двенадцатиперстной кишки в ее полость. Как только образуется достаточное количество трипсина, остальные предшественники протеаз поджелудочной железы под его воздействием переходят в активную форму. При переваривании жиров в кишечнике вспомогательные функции выполняют желчные кислоты, выделяемые печенью. Так как всасываемые продукты гидролиза в тонком кишечнике органических соединений проходят в печени дальнейшие этапы промежуточного обмена веществ, в ней сформировалась собственная венозная капиллярная система, снабжаемая кровью через отходящую от тонкой кишки воротную вену печени (рис. 92).

Циркуляция

Системы циркуляции являются распределительными и служат для транспорта дыхательных газов, питательных веществ, продуктов выделения, гормонов, тепла и свободных клеток внутри тела. Транспорт может осуществляться также на основе осмотических процессов, за счет диффузии в межклеточных пространствах, с помощью амебоцитов, однако у всех высокоорганизованных типов многоклеточных животных более эффективным способом переноса вещества является перемещение

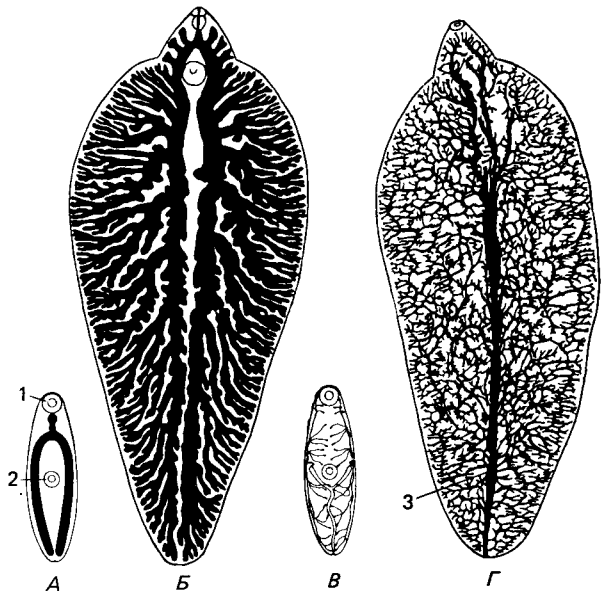


Рис. 90. Кишечный канал (*А*, *Б*) и выделительная система (*В*, *Г*) сосальщиков. *А*, *В* – *Haematoloechus variegatus* из легких прудовой лягушки. *Б*, *Г* – *Fasciola hepatica* из желчных протоков млекопитающих. 1 – ротовая присоска; 2 – брюшная присоска; 3 – главный ствол выделительной системы (по Odening, Hesse)

жидкостей, вызываемое механической работой полных систем. При этом различают три обособленных пространства заполненных жидкостью полостей, особенно четко выраженные у кольчатых червей (рис. 91) и позвоночных (рис. 92): *систему кровеносных сосудов, целом и меж-*

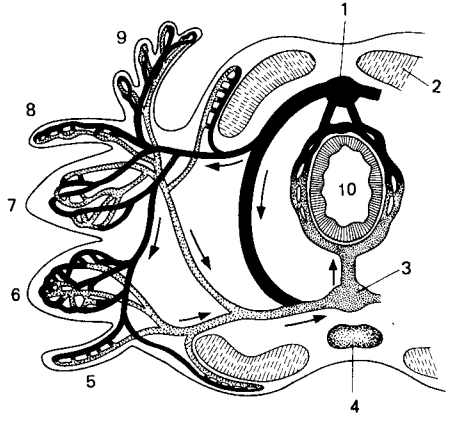


Рис. 91. Фрагмент системы кровеносных сосудов кольчатого червя. Схема поперечного разреза полихеты (ср. рис. 206). Черным обозначена кровь, обедненная кислородом, точками – богатая кислородом. 1 – спинной сосуд; 2 – продольные мышцы; 3 – брюшной сосуд; 4 – брюшная нервная цепочка; 5 – брюшной усик; 6 – брюшная лопасть параподии; 7 – спинная лопасть параподии; 8 – спинной усик; 9 – жабры; 10 – кишка

клеточные пространства, заполненные интерстициальной жидкостью. Отток жидкости из последней системы у позвоночных происходит через *лимфатические сосуды*, которые слепо оканчиваются в тканях и впадают в кровеносное русло. Идущие от кишечника лимфатические сосуды содержат богатую поглощенными жирными кислотами напоминающую молоко жидкость (хилус). Они объединяются в грудной проток, впадающий в верхнюю полую вену (рис. 92).

Однако у исходных типов многоклеточных эти три системы могут быть еще не выделены, а у более высокоразвитых групп различным образом связаны между собой или даже вновь слиты воедино. У губок, кишечнополостных и плоских червей кишечник, не имеющий анального отверстия, разветвлен по всему телу в виде единой *гастроваскулярной системы*[1] (рис. 90, *Б*). В результате захваченные органические соединения распределяются по телу, непосредственно достигая областей всасывания. Выделение и отток веществ происходят либо через саму гастроваскулярную систему, либо, как у плоских червей, с помощью особой системы протонефридиев (рис. 100, *А*; с. 198). У членистоногих благодаря слиянию первичной и вторичной полостей тела (миксоцель) образовался единый *гемоцель* («незамкнутая» кровеносная система). В то же время у моллюсков гемоцель соответствует первичной полости тела. Поскольку у моллюсков и членистоногих гемоцель прямо связан с межклеточным пространством, жидкость, заполняющую объединенную систему полостей тела, называют *гемолимфой*. Однако еще не ясно, действительно ли повсюду существует такая связь между интерстициальной и циркулирующей в гемоцеле жидкостями.

Например, у многих растительноядных насекомых концентрация K^+ в гемолимфе настолько высока, что деятельность нервной системы стала бы при ней невозможной (с. 228). В связи с этим внеклеточная жидкость нервной системы отграничена от остальной жидкости тела соединительной тканью и глиальными клетками, что позволяет ей значительно отличаться от гемолимфы концентраций ионов.

Движение жидкости осуществляется за счет перекачивающей деятельности сократимых отрезков сосудов (*сердца*). В то время как в участках целома происходит по большей части неупорядоченное перемешивание (лишь в амбулакральном целоме иглокожих (рис. 244) благодаря биению ресничек создается равномерный ток жидкости), в кровеносных сосудах постоянно происходит направленная циркуляция крови. Она обеспечивается ритмичными сокращениями (систолами) и расслаблениями (диастолами) мышц сердца.

Волны возбуждения (сокращения) при этом распространяются по всей сердечной мускулатуре от определенных центров – водителей ритма, представляющих собой видоизмененные мышечные клетки с пе-

[1] Применительно к плоским червям термин «гастроваскулярная система» обычно не применяют. – *Прим. ред.*

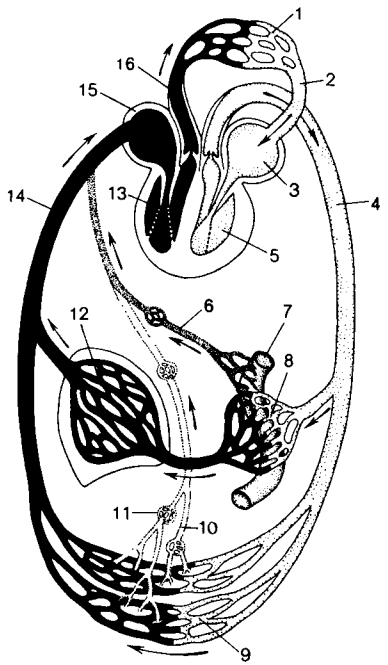


Рис. 92. Схема кровообращения млекопитающих. Черным обозначена венозная кровь, точками – артериальная. 1 – легочная сеть капилляров; 2 – легочная вена; 3 – левое предсердие; 4 – аорта; 5 – левый желудочек; 6 – сосуды с хилусом; 7 – кишечник; 8 – капиллярная сеть кишечника; 9 – одна из капиллярных сетей туловища; 10 – лимфатические сосуды; 11 – лимфатические узлы; 12 – капиллярная сеть печени; 13 – правый желудочек; 14 – задняя полая вена; 15 – правое предсердие; 16 – легочная артерия. Венозная кровь течет от кишечника через воротную вену (у эмбриона – через подкишечную вену) к печени, а оттуда через печеночную вену в заднюю полую вену

риодическим самовозбуждением (*миогенный* сердечный ритм у позвоночных, оболочников, моллюсков и, вероятно, несекомых). Идущие от центральной нервной системы нервные волокна, как правило, оказывают лишь модулирующее воздействие на частоту сокращений, не являясь при этом источником ритмичного возбуждения сердечной мышцы. Если же импульсы центральной нервной системы таким источником служат, говорят о *нейрогенном* сердечном ритме (например, у *Limulus*, рис. 211, и десятиногих раков).

У *позвоночных* движение жидкостей обеспечивается в основном работой сердца как *нагнетающего насоса*. У человека давление в левом желудочке сердца (рис. 92) поднимает давление в отходящих от него сосудах (артериях) в среднем до 80 мм рт. ст. В *капиллярных областях* кровяное давление резко падает и сохраняет эти низкие значения почти неизменными во всей венозной системе, т. е. в сосудах, ведущих от сети капилляров к сердцу. Резкое падение давления в капиллярах происходит в связи с тем, что это давление обратно пропорционально четвертой степени внутреннего радиуса сосуда ($P \sim r^{-4}$), а узкие капилляры образуют гораздо бóльшую общую поперечную поверхность, чем прочие части кровеносной системы (рис. 93). Особенно сильный спад давления наблюдается там, где к артерио-венозной сети капилляров подключаются чисто венозные капиллярные сети воротных систем печени и почек

(последняя отсутствует у млекопитающих, с. 457, рис. 92) или где (также у позвоночных) кровь попадает в синусы или лакуны, не имеющие эндотелиальной выстилки («незамкнутые» участки кровеносной системы в селезенке и плаценте). Этим перепадам давления в кровеносной системе соответствуют строение и функции *артерий* и *вен*. В малорастяжимых, относительно узких и толстостенных артериях человека достаточно повысить объем крови на 1 мл, чтобы поднять давление на 1 мм рт. ст., а в сильно растяжимых венах с широким просветом для этого требуется дополнительно 200 мл крови. Следовательно, в состоянии покоя 85% общего объема крови находится в венозной системе под низким давлением.

В противоположность наблюдаемому у млекопитающих сердце *членистоногих* работает прежде всего как *откачивающий насос*, поскольку при расслаблении сердечной мышцы упругие связки, на которых

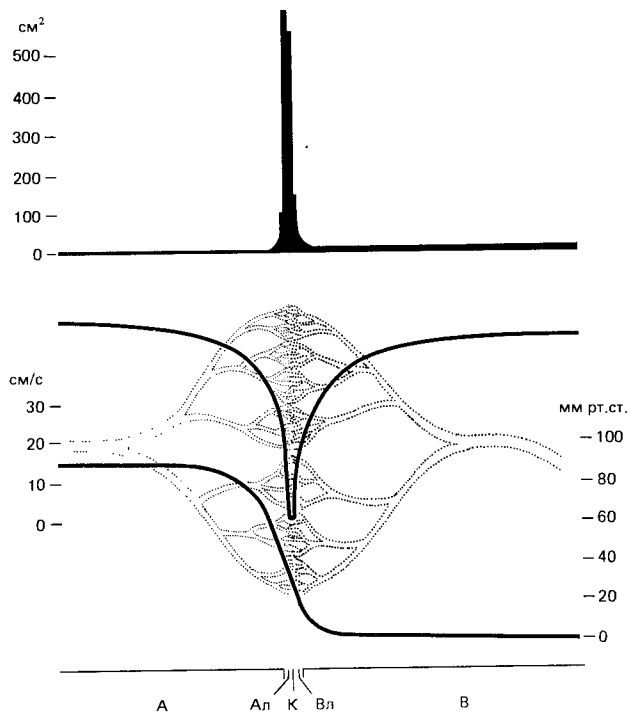


Рис. 93. Данные по гемодинамике кровообращения у млекопитающих. Суммарная площадь поперечного сечения сосудов (вверху) и скорость кровотока (в середине; левая ось ординат) у собаки массой 13 кг. Давление в кровеносных сосудах человека (внизу, правая ось ординат). А – артерии; Ал – артериолы; К – капилляры; В – вены; Вл – венулы (по Rusmer, Rein, Schneider)

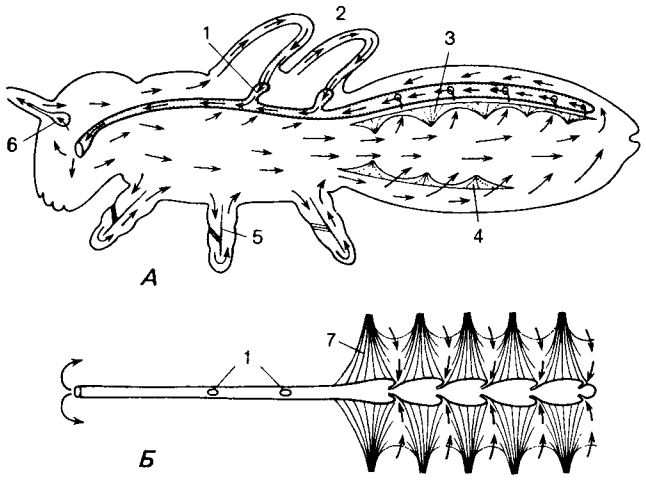


Рис. 94. Система циркуляции насекомых. *А* – схема циркуляции гемолимфы. *Б* – сердце и дорсальная диафрагма (вид сверху). 1 – дорсальные ампулы; 2 – крылья; 3 – дорсальная диафрагма; 4 – вентральная диафрагма; 5 – диафрагма конечностей; 6 – головные ампулы; 7 – диафрагмальные (крыловидные) мышцы (по Weber)

подвешено сердце, чаще всего имеющее форму трубки, расширяют его. У насекомых образовались даже специальные «крыловидные мышцы»-расширители, прикрепленные к дорсальной диафрагме и работающие как антагонисты мышц сердечной трубки (рис. 94). Благодаря ее сокращению гемолимфа выбрасывается непосредственно или через артериальные стволы в полость тела. В конечном итоге она достигает окружающего сердце перикардиального синуса и через щелевидные снабженные клапанами отверстия (остии) снова попадает в сердце. Для обеспечения циркуляции в крыльях, конечностях и антеннах образовались многочисленные дополнительные пульсирующие органы (дополнительные сердца, например, дорсальные ампулы) и регулирующие поток гемолимфы диафрагмы. У *моллюсков,* среди которых только головоногие имеют отграниченную эндотелием (замкнутую) кровеносную систему, возникли *сократимые вены,* активно перекачивающие гемолимфу к сердцу. Давление гемолимфы в жабрах обеспечивается особыми жаберными сердцами, также относящимися к системе вен. Циркуляция *оболочников* имеет интересные особенности. У этих животных противоположные направления крови чередуются. При этом волнообразные сокращения сердечной трубки периодически меняют свою направленность. Повышение кровяного давления на 0,1 мм рт. ст. на действующем как артерия конце сердечной трубки может вызвать изменение этой направленности.

Состав крови играет решающую роль с точки зрения **транспортной**

функции системы циркуляции и *обмена веществ* между капиллярами и тканями. Действительно, между кровью и тканями имеются значительные различия в концентрации ионов (табл. 4). В то же время все жидкости тела животного (кровь, лимфа, интерстициальная жидкость) имеют примерно одинаковую концентрацию неорганических ионов, но различаются по содержанию белковых коллоидов. Концентрация белков в плазме крови может достигать 10%, а интерстициальная тканевая жидкость представляет собой почти свободный от белка ультрафильтрат, образующийся в результате фильтрации под давлением через непроницаемый для коллоидов эндотелий капилляров. Белковые коллоиды плазмы крови являются основой для обмена веществ между капиллярами и межклеточным пространством (интерстицием). Если обусловленное белками «коллоидно-осмотическое давление» (эквивалент определенной коллоидно-осмотической концентрации) ниже, чем гидростатическое давление в капиллярах, то возникает положительное давление фильтрации, которое делает возможным транспорт жидкостей из них в окружающую ткань. Такая ситуация характерна для конечных артериальных капилляров (артериол). Обратная картина наблюдается в венозных капиллярных областях (венулах), где устанавливается отрицательное давление фильтрации, когда гидростатическое давление ниже, чем коллоидно-осмотическое давление плазмы крови. Это ведет к проникновению жидкости в капилляры.

Особые белки крови обеспечивают *транспорт кислорода.* Они могут находиться в плазме в коллоидной форме, как, например, содержащий медь *гемоцианин* (в соединении с кислородом – голубой; отдавший кислород – бесцветный) у паукообразных, ракообразных и многих моллюсков

Таблица 4. Внеклеточные и внутриклеточные концентрации (ммоль/л) неорганических ионов у морских, пресноводных и сухопутных животных (по Prosser, Brown, Potts, Parry)[1)]

		Na^+	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Cl^-
Морская вода		478	10	10	54	558
Мидия (морской моллюск)	кровь	474	12	12	53	553
	мышцы	79	152	7	34	94
Беззубка (пресноводный моллюск)	кровь	15	0,4	5	0,4	10
	мышцы	5	10	5	2	11
Крыса (сухопутное млекопитающее)	кровь	150	6	3	2	119
	мышцы	16	152	2	16	5

[1)] Концентрации ионов в морской воде и в крови морских животных близки (в целом 3–4%); у пресноводных и сухопутных животных эти концентрации в крови ниже (0,6–0,9%), однако для всех внеклеточных жидкостей (кровь, лимфа, тканевая жидкость) примерно одинаковы

или *хлорокруорин* (зеленого цвета) у некоторых многощетинковых кольчецов. В других случаях такие белки локализованы в особых клетках крови, например *гемэритрин* (в соединении с кислородом – фиолетовый; отдавший кислород – бесцветный) у некоторых многощетинковых кольчецов и щупальцевых или *гемоглобин* (в соединении с кислородом – ярко-красный; отдавший кислород – темно-красный) в эритроцитах хордовых. Гемоглобин может встречаться и в растворенной форме в крови иглокожих, кольчатых червей, некоторых членистоногих и моллюсков. Его молекула (молекулярная масса 68 000) состоит из четырех пептидных цепей (с. 88), каждая из которых связана с содержащим Fe^{2+} порфириновым кольцом (гемом). Каждый гем способен координационными связями присоединять молекулу кислорода, причем Fe^{2+} не меняет свою валентность. Таким образом, гемоглобин не окисляется, а только «оксигенерируется» до оксигемоглобина. Какой процент гемоглобина (Hb) находится в оксигенерированной форме ($Hb\text{-}O_2$), зависит от концентрации O_2, которая может изменяться в зависимости от парциального давления O_2. Кривая диссоциации оксигемоглобина[1] (рис. 95, левая ось ординат) количественно описывает эту зависимость. Из графика следует, что уже незначительные изменения концентрации O_2 в тканях ведут к интенсивному высвобождению кислорода из комплекса $Hb\text{-}O_2$. Понижение pH за счет увеличения содержания CO_2 (HCO_3^-) в крови уменьшает сродство гемоглобина к O_2 (эффект Бора). Благодаря этому облегчается как отдача кислорода в тканях (высокая концентрация CO_2), так и поглощение O_2 в органах дыхания (низкая концентрация CO_2). Однако кривая диссоциации оксигемоглобина описывает только относительное, но не абсолютное содержание O_2, которое показано кривой равновесия O_2 (рис. 95, правая ось ординат). В мышцах вторичноротых и основных типов первичноротых функцию переноса кислорода принимает на себя *миоглобин* (мономер гемоглобина). Он имеет более высокое сродство к O_2, чем гемоглобин, и, следовательно, достигает значения P_{50} при более низких концентрациях кислорода (P_{50} – парциальное давление кислорода в крови, при котором 50% пигмента находится в оксигенированной форме; рис. 95). В мышцах кислород от гемоглобина переносится на миоглобин.

Транспорт CO_2 в очень малой степени идет в связанной с гемоглобином форме; диоксид углерода преимущественно растворен в плазме крови в виде HCO_3^-. Специальный фермент карбонатдегидратаза катализирует образование HCO_3^- из CO_2 и H_2O, причем буферное влияние гемоглобина и других белков крови в значительной степени компенсирует связанное с этой реакцией понижение pH.

Наряду с транспортом веществ и газов вторая важнейшая функция крови – **защитная** (иммунные реакции). В особых клетках крови, возникающих в лимфатических органах и костном мозге (различные типы

[1] Иногда ее (не вполне верно) называют «кривой диссоциации O_2». – *Прим. ред.*

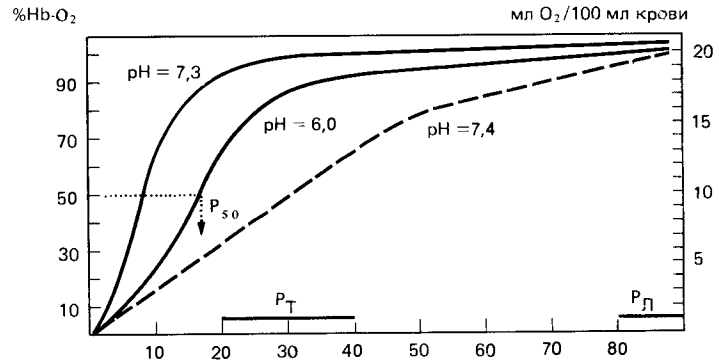


Рис. 95. Относительное содержание O_2 (сплошная линия – кривая диссоциации оксигемоглобина; левая ось ординат) и абсолютное содержание O_2 (прерывистая линия – кривая равновесия кислорода; правая ось ординат) в крови человека. С понижением pH при увеличивающемся парциальном давлении CO_2 кривая диссоциации оксигемоглобина смещается в сторону более высокого парциального давления кислорода (эффект Бора), т. е. сродство крови к кислороду падает. Ось абсцисс – парциальное давление O_2 в крови; левая ось ординат – доля оксигенированного гемоглобина в общем количестве гемоглобина; правая ось ординат – объемная концентрация транспортируемого кислорода. P_T и $P_Л$ – парциальные давления кислорода в тканях (Т) и легких (Л); P_{50} – парциальное давление кислорода при 50% насыщения им гемоглобина (по Manwell, Redfield)

лимфоцитов и лейкоцитов), образуются специфические *антитела*, действие которых направлено прежде всего против чужеродных белков (*антигенов*, например, в оболочке бактерий), проникших в кровь. Все известные антитела принадлежат к группе белков гамма-глобулинов. Они синтезируются *плазматическими клетками* недифференцированной мезенхимы и выделяются в кровь. С помощью определенных участков фиксации, специфичных для каждого антигена, происходит образование комплексов антиген – антитело (преципитация, агглютинация антигенов), которые фагоцитируются особыми типами *лейкоцитов* (макрофагами). Молекула *иммуноглобулина* представляет собой симметричный тетрамер из четырех полипептидных цепочек: двух длинных, называемых тяжелыми (heavy chains, H), и двух коротких, или легких (light chains, L), связанных между собой дисульфидными мостиками (рис. 96). H-цепи состоят из четырех, а L-цепи – из двух фрагментов по 107 аминокислот. Каждый из них кодируется специфическим геном, т. е. в синтезе L-цепи принимают участие по меньшей мере два гена. N-концевые участки соединенных между собой H- и L-цепей образуют активные центры для связывания антигена и определяют специфичность антитела. Следовательно, у различных антител соответствующие фрагменты H- и L-цепей варьируют по аминокислотному составу, в то время как строение остальных фрагментов (трех в каждой H- и одного в каждой L-цепи) очень константно (рис. 96). Иммунобиология пытается ответить на

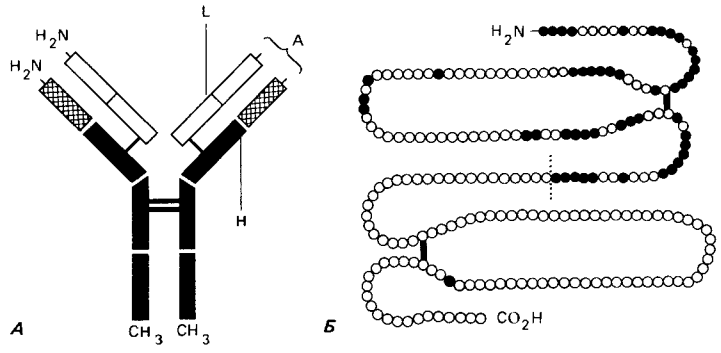


Рис. 96. *А* – схема строения антитела. *Б* – последовательность аминокислот L-цепи. Внизу представлены константные (С-концевые), вверху – вариабельные (N-концевые) участки Н- и L-цепей. Отдельные прямоугольники (*А*) символизируют группы по 107 аминокислот. Черные поперечные связи – дисульфидные мостики. Каждому кружочку (*Б*) соответствует одна аминокислота; «белые» аминокислоты во всех антителах одинаковы, «черные» – различны. Вертикальный пунктир (*Б*) разделяет вариабельный и константный участки L-цепи из 107 аминокислот каждый. А – участок связывания антигена

вопрос: каким образом образуются антитела с их специфичными для каждого антигена «областями опознания»? Возникают ли они под воздействием антигена (инструктивная теория), или антигены лишь обнаруживают заранее существовавшие специфичные антитела, число которых начинает избирательно увеличиваться (селекционная теория)? Далее возникает вопрос: не образуются ли антитела к собственным белкам и с чем это связано? Эта иммунологическая толерантность не врожденная, а приобретается в ходе эмбрионального развития.

Наряду с *приобретенным* существует и *врожденный* иммунитет. Например, у человека встречаются связанные с эритроцитами определенные факторы групп крови (антигены А и В), на которые в сыворотке крови и других индивидов имеются антитела (агглютинины – анти-А и анти-В). Переливание крови между людьми с разными группами крови может вести к гемагглютинации. Антигены, о которых идет речь, имеют мукополисахаридную природу (с. 77).

Специфичность реакций антиген – антитело может служить одним из доказательств *филогенетического родства*. Если животному X ввести кровь другого животного Y, то в крови реципиента под воздействием чужеродного белка образуются Y-антитела (в пробирке при этом можно наблюдать реакцию преципитации). В силу своей специфичности антитела атакуют в полную силу только те белки, против которых были образованы (в данном случае Y-белки). В меньшей степени они действуют на белки крови систематически родственных, близких по составу крови видов. Так была получена информация о родственных отношениях между человеком и человекообразными обезьянами (с. 476).

У *безпозвоночных*, в частности у насекомых, иммунные реакции пока обнаружены лишь в единичных случаях. Не исключено, что у насекомых нет адаптивно возникших специфических защитных систем, а существует скорее «случайное» сродство между бактериальными антигенами и иммунными факторами, основная функция которых не является защитной.

Дыхание

Процесс *газообмена* (поглощения O_2 и выделения CO_2) между внешней средой (воздухом или водой) и жидкостями тела («внешнее» дыхание) происходит на обменных мембранах. Этот процесс тесно связан с транспортом газов (с. 187), газообменом между жидкостями тела и тканями, а также с внутриклеточным использованием поглощенного O_2 в окислительном обмене веществ («внутреннее» дыхание, с. 167).

В основе газообмена через дыхательные мембраны (жабры, легкие, покровы тела, заднюю кишку и др.) лежат законы **диффузии газов.** Так как кислород в тканях имеет очень небольшой коэффициент диффузии (например, 0,0001 мл·см$^{-2}$·см$^{-1}$·атм$^{-1}$·с$^{-1}$), то при среднем потреблении 0,1 мл·г$^{-1}$·ч$^{-1}$ O_2, характерном для большинства тканей, их слои на глубине более 0,5 мм уже не могли бы снабжаться кислородом. Следовательно, только организмы, толщина тела которых не превышает 1 мм, могут обходиться без дополнительных систем транспорта газов (например, кишечнополостные, плоские черви). В остальных случаях O_2 должен транспортироваться внутрь тела либо непосредственно (трахейная система насекомых), либо с помощью специальных транспортных сред после проникновения через внешние обменные мембраны (системы циркуляции, с. 181).

Количество O_2, переходящее в жидкости тела через специализированные дыхательные мембраны, зависит от *поверхности мембран* и *градиента концентрации* O_2 на них. Во всех дыхательных органах наблюдается разрастание мембранной поверхности (ср., например, рис. 97). Для поддержания высокого градиента диффузии кислорода на обменной мембране необходимо движение внешней среды (вентиляция), обеспечиваемое деятельностью ресничек или мускулатуры, и потребление кислорода тканями. За счет этого снаружи от клеточных дыхательных мембран может постоянно поддерживаться высокое, а под ними – низкое парциальное давление кислорода. При этом кислород в водной среде поглощается хуже, чем в воздушной. Хотя насыщенная воздухом вода имеет такое же парциальное давление кислорода, как и воздух (160 мм рт. ст.), причем условия диффузии O_2 в обеих средах одинаковы, содержание O_2 в первом случае примерно в 20 раз ниже. Следовательно, организмам, потребляющим кислород из воды, являющейся к тому же более вязкой средой, чем воздух, приходится осуществлять более интенсивную вентиляцию, чем сухопутным видам, чтобы обеспечить дыхательные поверхности 1мл O_2.

Хотя газообмен через дыхательные эпителии не основан на активных транспортных процессах, а реализуется только за счет существенного

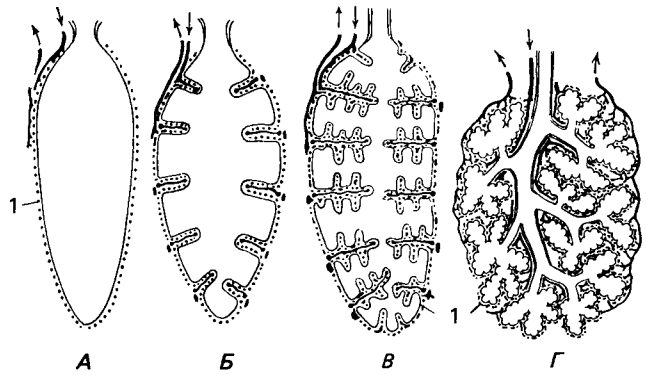


Рис. 97. Схема увеличения поверхности дыхательного эпителия у позвоночных. *А* – гладкостенный окруженный капиллярами (1) мешок у некоторых амфибий (например, тритона). *Б* – гребневидные внутренние выросты стенок легкого у некоторых амфибий. *В* – продолжающееся разделение на камеры: вокруг воздухопроводящего пространства (бронхиальный ствол) расположена система камер (некоторые амфибии, пресмыкающиеся). *Г* – концевые разветвления бронхиолы в легком млекопитающего. Стрелками указано направление кровотока

градиента концентрации O_2, в плавательном пузыре многих рыб, несмотря на давление в нем более 100 атм, происходит **секреция газов.** При адаптации к глубине все рыбы, у которых плавательный пузырь не связан прямо с кишечником, секретируют или поглощают газы его эпителием (с. 426, *закрытопузырные,* например, окунь, колюшка). У *открытопузырных* рыб (карп, сельдь и др.) плавательный пузырь особым каналом соединен с кишечником, и наполнение его регулируется через кишечный тракт. У закрытопузырных рыб поглощение газов происходит пронизанной кровеносными сосудами частью плавательного пузыря – *овалом.* Специальная *газовая железа* (рис. 98) выделяет газ, более богатый кислородом, чем воздух. При этом артериальные и венозные капилляры тесно переплетаются в стенке плавательного пузыря с образованием так называемой «чудесной сети». Согласно принципу противоточного обмена, на вершине сети возникает высокое давление, ведущее к выделению газа в плавательный пузырь. Высокое давление обусловлено выделением из клеток газовой железы в венозную кровь молочной кислоты, которая понижает способность крови связывать O_2 (эффект Бора; с. 188). Возникающее таким образом повышенное парциальное давление в венозных капиллярах вызывает переход газа в артериальные капилляры, а в результате – повышение его концентрации в артериолах, передающееся и венулам через вершину сети. В конечном итоге за счет многократного повторения этих процессов на вершине сети возникают высокие газовые концентрации.

С функциональной и анатомической точки зрения различают три **типа дыхательных органов.** *Жабры,* поглощающие O_2 из водной среды,

представляют собой обильно разветвленные выросты дыхательной поверхности тела (кольчатые черви – рис. 91; ракообразные – рис. 216, 217; моллюски – рис.238–240, *А–В;* 243; рыбы, личинки амфибий) или сетчатые эпителиальные структуры (жаберные пластинки двустворчатых моллюсков – рис. 241, 242; жаберный мешок асцидий – рис. 249). Вентиляция жаберных лепестков осуществляется за счет движения ресничек (у двустворчатых и брюхоногих моллюсков), обычной локомоторной активности (жабры на параподиях кольчатых червей, рис. 91, или на плавательных конечностях некоторых ракообразных, рис. 217) или, как у рыб, за счет взаимодействия всасывающих и выталкивающих движений ротоглоточной полости. В отличие от этого *легкие* образуются как слепые мешки системы каналов в области передней (позвоночные) или задней кишки (водные легкие голотурий) или же как впячивания покровов тела (паукообразные). У наземных брюхоногих моллюсков (Pulmonata) жабры редуцировались и мантийная полость преобразовалась в «легкое» (рис. 240, *Г*).

Вентиляция легочных камер с их тончайшими слепо замкнутыми разветвлениями (альвеолами) происходит у позвоночных за счет нагнетающих движений ротовой полости (у двоякодышащих рыб и амфибий) или всасывающего действия грудной полости (у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих). Самая эффективная вентиляционная система образовалась у птиц, легкие которых не только ритмично наполняются и

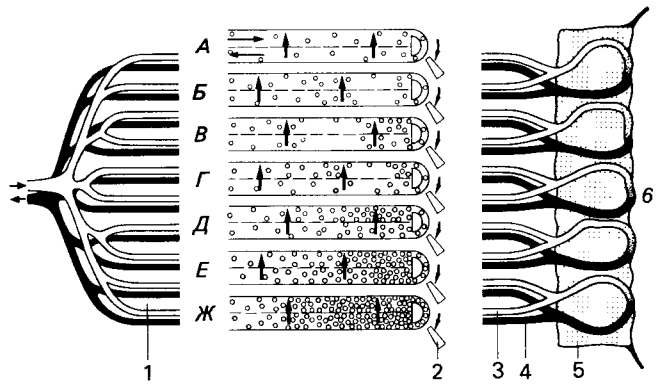


Рис. 98. Создание высокого давления газа в плавательном пузыре костистых рыб. Проходящие параллельно в «чудесной сети» (1) артериолы (3) и венулы (4) тесно связаны между собой в газовой железе (5) стенки плавательного пузыря (6). Из этих артерио-венозных концевых участков (вершины «чудесной сети») газ переходит в плавательный пузырь. В центре (*А – Ж*) показан в деталях механизм газовой секреции в отдельной артерио-венозной паре: выделение молочной кислоты клетками (2) газовой железы поднимает парциальное давление O_2 в венулах (см. текст), а за счет газовой диффузии (жирные стрелки) и в артериолах. Так как в венулы поступает обогащенная кислородом кровь из артериол (тонкие стрелки), многократное повторение этого процесса (*А – Ж*) в конечном итоге приводит к высоким концентрациям газа на вершине «чудесной сети» (по Kuhn)

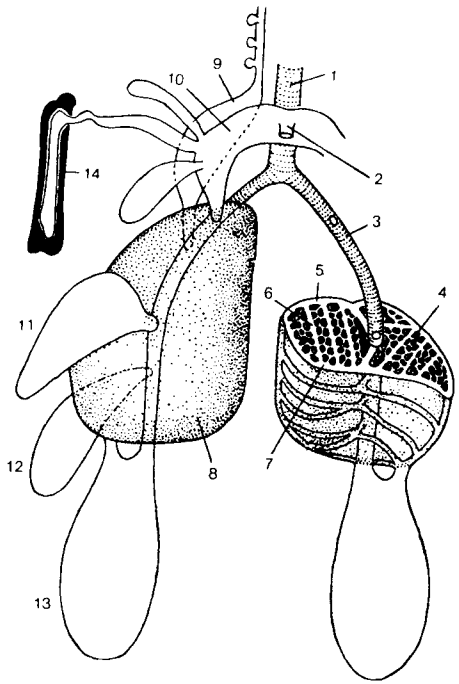


Рис. 99. Легкие и воздушные мешки птиц: 1 – трахея; 2 – связь с воздушным мешком в грудине; 3 – бронх; 4 – воздушные капилляры; 5 – дорсальные ветви бронха; 6 – легочные трубочки; 7 – вентральные ветви бронха; 8 – легкое; 9 – шейный мешок с трубковидным выростом, ответвления которого заходят в шейные позвонки; 10 – межключичный мешок с выростами, заходящими в плечевые кости и межмышечные области; 11, 12 – вентральный и дорсальный грудные мешки; 13 – брюшной мешок; 14 – плечевая кость

опустошаются, но и проветриваются насквозь, так как объемистые воздушные мешки принимают идущий из легких воздух, а затем (как кузнечные меха) гонят его обратно через легочные каналы (рис. 99).

В отличие от легких и жабр, задача которых ограничена только поглощением O_2, *трахеи* насекомых, многоножек и онихофор (с. 382) обеспечивают также транспорт O_2 по телу. Распределение кислорода в этом случае не связано с системой циркуляции. Своими тончайшими конечными разветвлениями – трахеолами – с диаметром менее 1мм трахеи могут проникать непосредственно в отдельные клетки (например, в мышечные волокна). Концевые участки трахеол диаметром до 0,2–0,3 мм заполнены тканевой жидкостью. Так как при недостатке кислорода осмотическое давление в клетках повышается, жидкость из этих концевых участков абсорбируется, и в результате в них засасывается воздух.

Вентиляция трахей с широким просветом осуществляется как за счет непосредственной диффузии, так и путем сокращений мышц, ритмично уплощающих тело в дорсовентральной плоскости и телескопически втягивающих друг в друга сегменты брюшка (насосные движения). При этих движениях воздух изгоняется из трахей – происходит активный выдох в противоположность активному вдоху позвоночных. Кроме того, стигмы (рис. 226), которыми открываются трахеи на хитинизированных боковых поверхностях груди и брюшка, временами замыкаются. Скорость диффузии воздуха в узких трубочках очень низка, поэтому размеры тела насекомых не могут превысить определенного предела. Однако с повышением температуры эта скорость увеличивается, вследствие чего область распространения наиболее крупных ископаемых и современных насекомых ограничена тропиками.

У многих водных личинок насекомых образовалась замкнутая трахейная система. При этом листовидные или нитевидные выросты брюшка (*трахейные жабры* личинок поденок, ручейников и веснянок, с. 399) или складки задней кишки (у личинок стрекоз) пронизаны густой сетью трахей. В этих замкнутых трахейных системах за счет потребления кислорода тканями давление всегда понижено, и в результате O_2 диффундирует из воды в трахеи. Парциальное давление N_2 такое же, как и в окружающей воде.

Взрослые водные насекомые (например, плавунец окаймленный *Dytiscus marginalis*) накапливают между волосками, покрывающими их тело, или под надкрыльями пузырьки воздуха, выполняющие функцию *физической жабры*. По мере потребления кислорода тканями O_2 диффундирует из окружающей воды в эти пузырьки. Благодаря такой постоянной добавочной диффузии насекомые с воздушными пузырьками могут находиться под водой дольше, чем с пузырьками, наполненными чистым кислородом, так как в этом случае O_2 был бы быстро израсходован. Так как N_2 постепенно диффундирует в воду, воздушный пузырек должен время от времени обновляться. При этом возмещается недостаток N_2, а не O_2[1)].

Регуляция дыхания может происходить либо посредством скорости вентиляции (доступность O_2 из окружающей среды), либо за счет скорости движения жидкостей в системе циркуляции (потребность в кислороде жидкостей тела). В первом случае при регуляции дыхательных движений соответствующая мускулатура управляется дыхательным центром центральной нервной системы, обладающим спонтанным ритмом активации. Частота импульсов, посылаемых дыхательным центром, контролируется хемо- и механорецепторами. У млекопитающих на дуге аорты и в участках отхождения сонных артерий находятся специальные *хеморецепторы*, регистрирующие парциальные давления O_2 и CO_2, а также pH крови. На основе этих показаний посредством дыхательного центра, расположенного в продолговатом мозгу, частота дыхания приспосабливается к условиям окружающей среды (гомеостатическая регуляция содержания O_2 в крови).

Экскреция

Конечные продукты обмена веществ удаляются специальными экскреторными (выделительными) системами. В первую очередь эти си-

[1)] Такой же пузырек воздуха, работающий как физическая жабра, характерен и для водных пауков-серебрянок. – *Прим. ред.*

стемы регулируют химический состав жидкостей тела (см. осморегуляция и ионная регуляция, с. 164). У водных животных основным экскреторным органом является поверхность тела (жабры, покровы), а у наземных эту задачу в большей степени выполняют почки.

У отдельных групп животных развиты различные механизмы удаления в первую очередь азотистых **экскретов** (CO_2 выделяется при дыхании).

Клеточный яд аммиак в качестве первичного продукта аминокислотного обмена образуется только у водных организмов, что связано здесь с возможностью сильного разбавления этого экскрета. У наземных животных азот в составе NH_2-групп переносится на определенные соединения (например, на цитруллин в орнитиновом цикле позвоночных) и выделяется в конечном итоге в форме мочевины или мочевой кислоты. Так как мочевина водорастворима и, следовательно, ведет к установлению высокого осмотического давления, она может встречаться как продукт выделения только у животных, способных образовывать мочу с высокой осмолярностью (взрослые амфибии, млекопитающие; живущие в воде личинки амфибий выделяют NH_3). У животных, ткани которых содержат мало влаги, для выделения азота служит водонерастворимая и, следовательно, осмотически нейтральная мочевая кислота. В этом случае выделение азота не связано с потерей воды (наземные легочные моллюски, насекомые, пресмыкающиеся, птицы).

В простейших случаях роль **органов выделения** могут играть отдельные клетки, поглощающие экскреты и хранящие их в течение определенного времени (*внутриклеточная экскреция*). Эту задачу выполняют зеленые хлорагогенные клетки, которые окружают рыхлым слоем кишечник и сосуды малощетинковых кольчецов. Пурины и мочевая кислота (последняя – в особых уратных клетках) накапливаются внутриклеточно в жировом теле насекомых. За счет синтеза меланинов в этих клетках могут обезвреживаться токсичные фенолы. По данным новейших исследований большинство таких выделительных клеток служит не только для накопления экскретов, но и для их образования в ходе реакций расщепления (катаболизма или энергетического обмена). Этим они напоминают клетки печени или желез средней кишки.

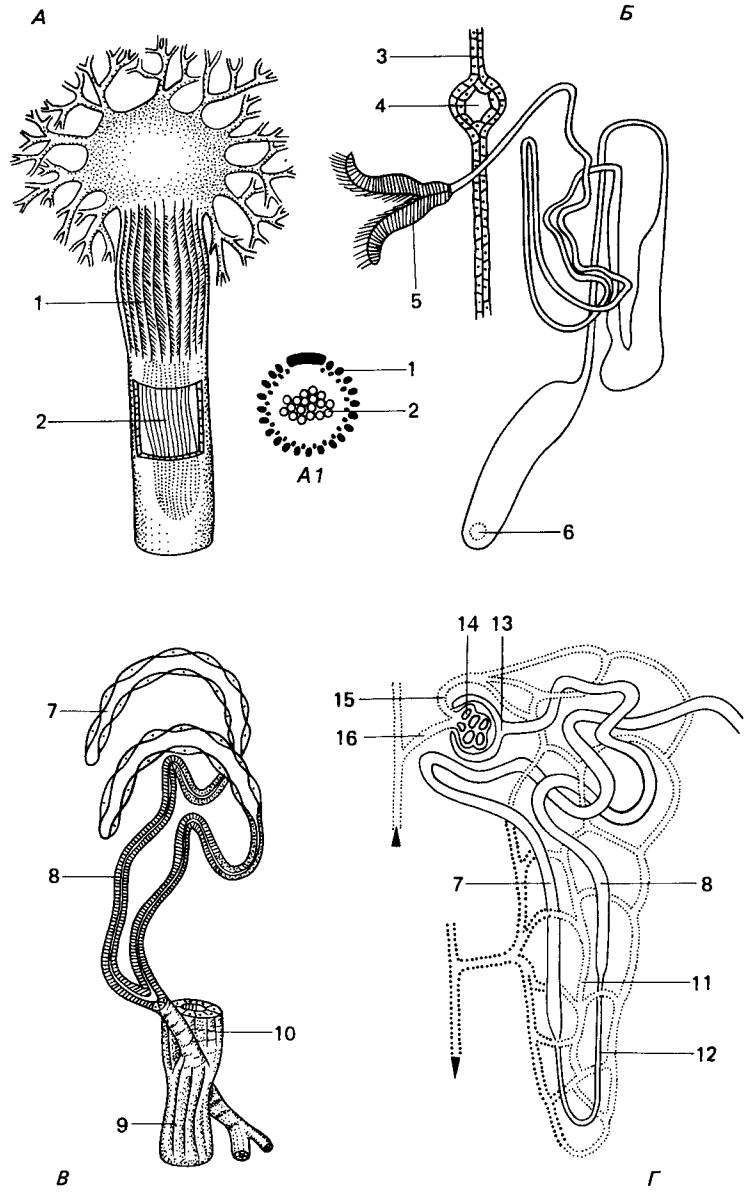


Рис. 100. Органы выделения. *А* – протонефридий («пламенная» клетка) плоского червя (личинка *Fasciola*); *А1* – поперечный разрез через область ресничного пламени. *Б* – метанефридий кольчатого червя (*Lumbricus*). *В* – мальпигиевы сосуды дрозофилы. *Г* – нефрон человека. Сплошной линией показаны клеточные мембраны, через которые происходит секреция или фильтрация первичной мочи. 1 – корзинка протонефридия; 2 – ресничное пламя; 3 – целотелий; 4 – кровеносный сосуд; 5 – ресничная воронка (нефростом); 6 – экскреторная пора; 7 – дистальный извитой каналец; 8 – проксимальный извитой каналец; 9 – задняя кишка; 10 – средняя кишка; 11 – артерио-венозная капиллярная сеть; 12 – петля Генле; 13 – боуменова капсула; 14 – клубочек; 15 – выносящий сосуд; 16 – приносящий сосуд (по Kümmel, Graszynski, Wessing, Smith)

Все органы выделения многоклеточных представлены трубчатыми нефридиями, с помощью которых из полости тела выносятся наружу растворенные экскреты. *Протонефридии* рис. 100, *А*), встречающиеся у плоских червей (рис. 196, 197), немертин, коловраток (рис. 203) и трохофорных личинок, представляют собой слепо замкнутые трубочки, заканчивающиеся терминальной клеткой, которая создает ток жидкости пучком ресничек (ресничное пламя) или отдельным длинным жгутиком (*соленоциты* у многощетинковых кольчецов и у ланцетника). Из одной единственной клетки состоят органы выделения круглых червей (рис. 201). У насекомых (*мальпигиевы сосуды;* рис. 100, *В*) и более высокоорганизованных позвоночных они замкнуты. В последнем случае структурно-функциональный элемент почки, *нефрон* (рис. 100, *Г*), представляют собой трубочку с бокаловидным окончанием (боуменова капсула), в которое погружен клубочек капиллярной сети (мальпигиев, или почечный клубочек). Отводящая часть подразделяется на проксимальный извитой каналец, узкую изогнутую в виде шпильки петлю Генле и дистальный извитой каналец, который впадает через собирательную трубку в почечную лоханку. В противоположность этому открыто в полости тела начинаются *метанефридии* кольчатых червей (рис. 100, *В;* 206) и моллюсков (рис. 238–242), которые, как и нефридии про- и мезонефроса позвоночных (см. рис. 271, 274), оканчиваются расширенной ресничной воронкой (нефростомом).

Процесс экскреции в большинстве случаев начинается с проникновения растворенных продуктов выделения через клеточные мембраны. В случае метанефридиев экскреты переходят из просвета кровеносных сосудов в целом, при наличии мальпигиевых сосудов – из гемолимфы в их полость, в нефронах позвоночных – из капилляров почечного клубочка в просвет боуменовой капсулы. Лишь в редких случаях при этом происходит диффузия, так как концентрация продуктов выделения в моче обычно выше, чем в крови. У насекомых в дистальных участках мальпигиевых сосудов наблюдается *активная секреция*. В боуменовой капсуле моча выделяется из почечного клубочка за счет *фильтрации под давлением,* поскольку в этой капиллярной сети прежде всего за счет неравных диаметров подводящих и отводящих сосудов (рис. 100, *Г*) возникает более высокое кровяное давление, чем в любой другой капиллярной области. Во всех случаях первоначально образуется ультрафильтрат крови (первичная моча) с таким же, как у ее плазмы, ионным составом, но отличающийся отсутствием белков. За счет обратного всасывания в канальцах нефрона вода, неорганические ионы, глюкоза и некоторые другие вещества возвращаются в кровеносные сосуды. Однако в почке позвоночных ионы активно выделяются в мочу и дистальными канальцами.

Количество образовавшейся *первичной мочи* определяется путем измерения концентрации веществ, переходящих в почечные канальцы из крови, но не всасывающихся обратно (например, полисахарида инулина). У человека это количество составляет 170 л в день. Ежедневно

выделяется только 1–2 л мочи, т.е. примерно 99% первичной мочи всасывается обратно. Благодаря микрохимическим методам удалось получить небольшие количества первичного фильтрата и проанализировать его непосредственно.

Теплопродукция

Около половины получаемой при окислительном расщеплении органических соединений энергии выделяется в виде тепла. Это означает, что основные органы катаболического (энергетического) обмена веществ являются одновременно и важнейшими участками теплопродукции (мускулатура, железы, особенно печень у позвоночных). Так как теплообмен с окружающей средой у большинства животных происходит очень быстро, то и температура их тела меняется в зависимости от активности организма и наружной температуры (**пойкилотермия**). Скорость ферментативных реакций, а значит, и интенсивность процессов обмена связаны с температурой коэффициентом Q_{10}. Значение Q_{10}, равное $(K_1/K_2)\cdot 10/(T_2 - T_1)$, показывает, во сколько раз увеличивается скорость реакции при повышении температуры на 10 °C (K_1 и K_2 – константы скорости при температурах T_1 и T_2). У пойкилотермных животных (с переменной температурой тела) быстро достигается нижний предел температуры среды, за которым они впадают в холодовое оцепенение, сопровождающееся сильным замедлением обмена веществ.

В подобном состоянии *скрытой жизни,* применяя современную *технику криоконсервации,* организмы можно сохранять даже при экстремальных температурах. Например, после шестидневного пребывания при температуре –272 °C выживает такой же процент инцистированных личинок – *науплиусов* солоноводного ракообразного *Artemia,* что и без охлаждения цист. Однако клетки переносят такие низкие температуры, только если их охлаждают со скоростью примерно 100–1000 °C/мин, т.е. предотвращая слишком сильную дегидратацию и образование кристаллов. Оттаивание следует производить так же быстро, чтобы помешать рекристаллизации воды. У некоторых перезимовывающих насекомых точка замерзания жидкостей тела очень низка. Это связано с высокой концентрацией в гемолимфе глицерола (например, у наездника *Bracon* из перепончатокрылых – 2,7 моль/л). У некоторых арктических и антарктических рыб, живущих в покрытой льдом морской воде, концентрации белков цитоплазмы намного выше, чем у других животных полярных регионов. Так как температура, при которой в клетках начинается образование льда, понижается у них до –2 °C в связи с возрастанием коллоидно-осмотического давления (с. 187), такие рыбы способны выжить в переохлажденной воде. Общим для животных, дышащих растворенным в воде кислородом, являются в 10^5 раз бóльшие потери тепла, чем у дышащих воздухом наземных организмов. Это связано с тем, что вода не только в 3000 раз более теплоемка, но и содержит в единице объема в 40 раз меньше кислорода, чем воздух.

Несмотря на это, у некоторых быстроплавающих видов рыб (например, тунцов) тело может быть на 10 °С теплее окружающей среды. Их кровеносные сосуды с большим просветом проходят не вдоль позвоночника, а непосредственно под кожей, в то время как в глубине тела между мышцами находятся артерио-венозные «чудесные сети» (с. 192), действующие как противоточные теплообменники.

За счет развития **гомойотермии** температура тела, а значит, и интенсивность обмена веществ птиц и млекопитающих приобрели значительную независимость от внешних температурных условий. Температура тела у них колеблется в очень узком интервале, причем разница между ней и внешней температурой может составлять 70–80 °С (температура тела полярных птиц +40 °С, а температура внешней среды от −30 ° до −40 °С). Развитие таких температур требует по сравнению с пойкилотермными животными более интенсивного обмена веществ, а также особых приспособлений, препятствующих потере тепла (перья, волосы, подкожная жировая ткань). Кроме того, должны быть развиты специальные механизмы **терморегуляции,** регистрирующие отклонения от заданного значения температуры и компенсирующие их посредством эффекторов. У человека соответствующие терморецепторы и центр терморегуляции расположены в передней области гипоталамуса (с. 243). При повышении температуры усиливается теплоотдача за счет расширения сосудов и усиления транспирации, т. е. испарения влаги (при испарении 1 г воды окружающей среде отдается 580 кал). И наоборот, при понижении температуры тела повышение мышечного тонуса может вызвать у человека усиление основного обмена веществ в 4–5 раз, что увеличивает теплопродукцию.

У гомойотермных животных температура тела и даже степень гомойотермии могут колебаться, например в зависимости от времени суток или от условий питания (гетеротермия). Некоторые такие животные временно пребывают даже в пойкилотермном состоянии, в частности виды, впадающие в зимнюю спячку (многие грызуны, насекомоядные, летучие мыши). Однако во всех этих случаях при приближении к точке замерзания теплопродукция в организме автоматически возобновляется.

Некоторые насекомые способны к *кратковременной* терморегуляции (например, бабочки из семейств Sphingidae и Saturniidae). При внешней температуре 20–30 °С бражники за счет вибрации крыльев перед полетом, т. е. за счет ритмичных сокращений мышц, могут поднять температуру грудной части тела до 40–41 °С, в то время как температура брюшка останется такой же, как у окружающей среды. Однако в противоположность позвоночным источником энергии в этом случае являются жиры (с. 169), как и у саранчи во время длительных перелетов. Перегреву здесь препятствует учащенное сокращение сердечной трубки, вызывающее быструю циркуляцию гемолимфы, что повышает теплоотдачу брюшка.

У пчел возникла социальная терморегуляция. В противоположность

другим насекомым (в том числе и муравьям) они не впадают зимой в холодовое оцепенение. Температура в улье при этом поддерживается на уровне 20–30 °С, а летом даже намного точнее – 34,5–35,5 °С. Охлаждение вызывает мышечную дрожь и вследствие этого – вибрацию крыльев. При перегреве пчелы приносят в улей больше воды, капельки которой размазывают тонким слоем. Так как сбор и распределение воды выполняется различными особями, то пчелы-сборщицы должны получать точную информацию о температуре в улье от пчел-распределительниц. Эта информация заключается в скорости, с которой вода забирается пчелой-распределительницей. Чем она выше, тем жарче в улье.

Гуморальная регуляция

Деятельность различных органов координируется с помощью не только *нервной* (с. 224), но и *гуморальной* регуляции. При этом в обособленных железах внутренней секреции или в определенных участках тканей образуются особые внутренние секреты (инкреты), называемые *гормонами*, которые поступают в кровоток. Гормоны могут продуцироваться и специализированными нервными клетками, транспортироваться по аксонам до их окончаний, образующих *нейрогемальные органы*, и выделяться там в кровь. Эти нейросекреторные процессы, протекающие, например, в гипоталамусе позвоночных и протоцеребруме насекомых, являются связующим звеном между нервной и гуморальной регуляцией. В то же время нейросекреты представляют собой древнейший филогенетический уровень гуморальной координации. Все гормоны беспозвоночных, за исключением некоторых гормонов членистоногих (экдизон, ювенильный гормон; с. 157), – нейросекреты. Они всегда являются пептидами или белками.

Регуляторные вещества, транспортирующиеся от места образования к месту реакции на небольшие расстояния только за счет диффузии, не причисляются к гормонам. Сюда относят *индуцирующие вещества* с определенным морфогенетическим действием во время эмбрионального развития (с. 151) и *нейромедиаторы* нервной системы (с. 227). Гормонами не называют и повсеместно встречающиеся продукты обмена (например, CO_2 и молочную кислоту), регулирующие работу определенных органов, в частности дыхания.

Для координации действий между особями одного вида служат *феромоны*. Они вызывают у других особей того же вида либо особые морфогенетические последствия (например, подавление развития яичников у рабочих пчел действием «маточного вещества» пчелиной матки), либо в качестве половых аттрактантов, «следовых» веществ или феромонов тревоги определенным образом влияют на их поведение, принимая существенное участие в организации социальной жизни животных (см. с. 297).

Среди **гормонов позвоночных** центральное место занимают гормоны *гипофиза*. Так как аксоны нейросекреторных клеток промежуточного

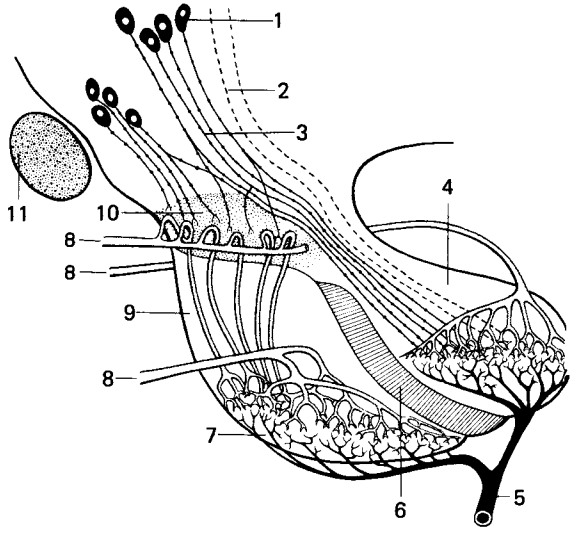


Рис. 101. Нейрогуморальная координация работы гипоталамуса и гипофиза у высших позвоночных: 1 – нейросекреторные клетки; 2 – канал воронки (у птиц); 3 – гипоталамо-гипофизарный тракт (нейросекреторные аксоны); 4 – нейрогипофиз (задняя доля); 5 – отводящая вена гипофиза; 6 – средняя доля; 7 – воротная система гипофиза; 8 – артерии гипофиза, питающиеся от внутренней сонной артерии; 9 – аденогипофиз (передняя доля); 10 – срединное возвышение (пунктир); 11 – перекрест (хиазма) зрительных нервов (по Jenkin, Oksche)

мозга проникают из гипоталамуса в гипофиз (рис. 101), последний служит «мостом» между нервной и гормональной регуляторными системами. При этом важную роль играют кровеносные сосуды *воротной системы гипофиза*. По ним нейросекреты достигают гипофиза, где в качестве *рилизинг-факторов*[1)] стимулируют выделение соответствующих гормонов. Например, один из этих факторов, тиреолиберин, 1 мг которого был получен из 7 т гипоталамуса, вызывает поступление из гипофиза в кровь *тиреотропного гормона*, или тиреотропина (ТТГ). В свою очередь этот гормон достигает с кровотоком щитовидной железы и там способствует синтезу и выделению тироксина (с. 203). Как и имеющие гипоталамическое происхождение гормоны задней доли гипофиза, рилизинг-факторы являются пептидами, причем тиреолиберин состоит всего из трех аминокислот.

Среди пептидных гормонов *передней доли* гипофиза (аденогипофиза) гормон роста *соматотропин* (или соматотропный гормон, СТГ) активно

[1)] Буквальный перевод с английского: высвобождающий фактор. Иначе эти вещества называют либеринами. – *Прим. ред.*

участвует во многих обменных процессах, стимулируя прежде всего синтез белка (анаболическое действие). Недостаток этого гормона приводит к карликовости (с. 92), а избыток – к гигантизму. Состоящий из 188 аминокислот СТГ человека представляет собой одну из крупнейших синтезированных на сегодняшний день in vitro молекул белка. *Адренокортикотропный гормон* (АКТГ) – полипептид из 39 аминокислот – стимулирует выделение гормонов коры надпочечников (кортикостероидов). *Гонадотропные гормоны* – фолликулостимулирующий (ФСГ), лютеинизирующий (ЛГ), называемый также гормоном, стимулирующим интерстициальные клетки (ГСИК), и лютеотропный гормон (ЛТГ), или пролактин – контролируют развитие половых клеток, а также выделение половых гормонов гонадами обоих полов. Сами они не имеют половой специфичности, однако в органах-мишенях у самок и самцов (т.е. в яичниках и семенниках) влияют на различные процессы: рост фолликулов или сперматогенез, образование женских (эстрогены) или мужских (андрогены) половых гормонов. От них зависит также строение и функционирование молочной железы. *Промежуточная доля* гипофиза выделяет *интермедин* (меланоцитостимулирующий гормон, МСГ), который регулирует изменения окраски рыб, амфибий и пресмыкающихся. Под его влиянием происходит дисперсия пигментных гранул в меланоцитах. В *задней доле* (нейрогипофизе) накапливаются два гормона, образующиеся в нейросекреторных клетках гипоталамуса и представляющие собой низкомолекулярные циклические пептиды из 8 аминокислот каждый. Один из них – *окситоцин* – способствует сокращению матки (родовым схваткам) у млекопитающих и секреции молока. Другой – *вазопрессин* – прежде всего повышает кровяное давление и обратное всасывание воды в почках (антидиуретическое действие).

Эпифизом выделяется действующий как антагонист МСГ «осветляющий гормон» *мелатонин*, влияющий, кроме того, на ритмичность различных процессов обмена веществ. Показано, что удаление шишковидного органа (эпифиза) у птиц (Zonotrichia) подавляет годовой ритм миграционного беспокойства.

Гормоны *щитовидной железы* (рис. 102) – это относительно простые иодсодержащие производные аминокислот, в частности *тироксин* (тетраиодтиронин), действующий в связанной с белком форме. Они ускоряют метаболические процессы (основной обмен веществ) и вызывают помимо прочего метаморфоз у амфибий (с. 157). Щитовидную железу позвоночных можно считать гомологичной гипобранхиальной борозде (эндостилю) бесчерепных. У ланцетника (с. 421; рис. 261) она еще является органом внешней секреции, выделяющим слизь. То, что эндостиль может непосредственно преобразовываться в щитовидную железу, показано на миногах (круглоротые), у личинок которых эндостиль еще открыт и замыкается во время метаморфоза, становясь этим органом внутренней секреции (с. 421). *Эпителиальные тельца* (паращитовидная железа) (рис. 102) выделяют *паратгормон*, полипептид, контролирующий обмен кальция и фосфата. Он способствует прежде всего высво-

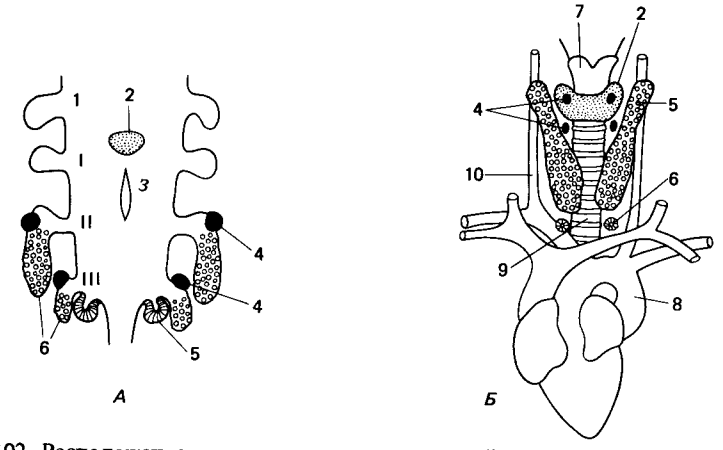


Рис. 102. Расположение и развитие желез внутренней секреции в области глотки млекопитающих. *А* – раннее эмбриональное состояние. *Б* – постэмбриональное состояние. 1 – преджаберный карман, принимающий участие в образовании среднего уха и евстахиевой трубы; 2 – щитовидная железа; 3 – щель дна эмбриональной глотки; 4 – эпителиальные тельца; 5 – постбранхиальные тельца (значение неизвестно); 6 – тимус; 7 – гортань; 8 – аорта; 9 – трахея; 10 – сонная артерия. I–III – жаберные карманы

бождению Ca^{2+} из костной ткани (повышение уровня Ca^{2+} в крови) и препятствует обратному всасыванию HPO_4^{2-} в почечных канальцах (повышенное выделение фосфата). Антагонистично паратгормону действует *кальцитонин* щитовидной железы.

Мозговая часть надпочечников (хромаффинные клетки, адреналовая система) (рис. 103) выделяет образующиеся в результате тирозинового обмена *адреналин* и *норадреналин*. Эти гормоны повышают кровяное давление, увеличивают частоту сокращений сердца и действуют как антагонисты *инсулина поджелудочной железы*, увеличивая содержание сахара в крови. Кроме того, норадреналин служит нейромедиатором (с. 227). *Кора надпочечников* (интерренальная система; рис. 103) продуцирует большое число стероидных гормонов (кортикостероидов), либо влияющих на осмотический и минеральный баланс организма (*минералокортикоиды*, например, альдостерон), способствуя обратному всасыванию Na^+ и воды в почечных канальцах (с. 198), либо (*глюкокортикоиды*, например, кортизон) стимулирующих преобразование белков и жиров в углеводы (глюконеогенез).

Гормон коры надпочечников *альдостерон*, по-видимому, сыграл решающую роль при выходе животных в ходе эволюции на сушу. Стимулируя обратное всасывание Na^+, альдостерон дал возможность наземным животным обходиться без высоких концентраций этого иона, типичных для морской воды. Встречаясь лишь у отдельных видов рыб, он, как правило, присутствует у остальных позвоночных. В бедных

натрием горных местностях Австралии у диких кроликов и кенгуру концентрации альдостерона в 20 раз выше, чем у животных тех же видов в богатых этим элементом прибрежных областях. Образование его в свою очередь управляется ферментом почек *ренином*, который отщепляет от одного из белков плазмы крови *ангиотензин* – пептид, стимулирующий синтез альдостерона.

У половых гормонов *гонад* также стероидная природа. Они стимулируют развитие и функционирование половых путей (мюллеровых и вольфовых каналов) и их придаточных желез (например, предстательной железы, или простаты), а также вызывают появление вторичных половых признаков, к которым относятся особенности роста, волосяного покрова, оперения, рогов, молочных желез, полового поведения. Признаки самок определяются эстрогенами, а самцов – андрогенами (тестостерон и др.). Образованные в желтом теле *гестагены* (например, прогестерон) обеспечивают сохранение плода при живорождении. Половые гормоны вырабатываются также плацентой. Об инкретах *тимуса* (рис. 102), которые важны для иммунологической защиты, известно мало.

У **беспозвоночных** (прежде всего насекомых) в противоположность наблюдаемому у позвоночных вторичные половые признаки возникают,

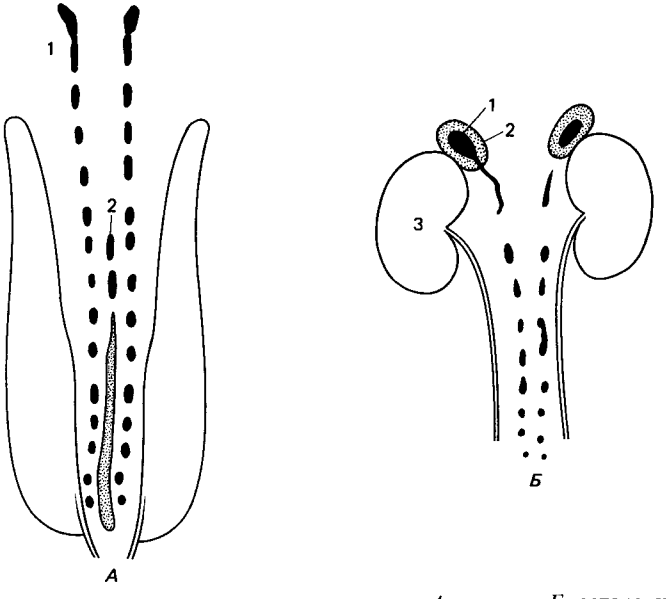


Рис. 103. Положение системы надпочечников: *А* акулы; *Б* млекопитающие. 1 – адреналовая система (мозговое вещество надпочечников млекопитающих); 2 – интерренальная система (кора надпочечников млекопитающих); 3 – тазовая почка (метанефрос)

как правило, непосредственно и автономно на основе специфичной для органов хромосомной организации клеток, т.е. независимо от пола гонад. Однако у ракообразных обнаружена *андрогенная железа*, определяющая развитие определенных вторичных половых признаков по мужскому типу. Пересадка этой железы самкам ведет к смене пола. В остальном гормоны членистоногих регулируют циклы линьки, метаморфоз (с. 157), оогенез и изменение окраски (у ракообразных).

Действие гормонов следует рассматривать как часть **регуляторных циклов**, охватывающих взаимосвязи не только нервной и гуморальной систем, но и отдельных гормонов. Зависимость между железами внутренней секреции и органами-мишенями построена по принципу обратной связи. Например, выделение гонадотропных гормонов регулируется содержанием половых гормонов в крови. При течке у млекопитающих ФСГ индуцирует созревание фолликулов, а ЛГ – синтез интерстициальными клетками яичника эстрогенов. Накопление их до определенного уровня тормозит выделение ФСГ. Синтез прогестерона после овуляции, начинающийся под влиянием ЛГ, а затем регулируемый ЛТГ, постепенно подавляет образование этих гонадотропных гормонов.

Действие большого числа гормонов невидоспецифично. Например, половые гормоны млекопитающих влияют и на рыб. С другой стороны, такая неспецифичность у отдельных пептидных гормонов гипофиза ограничена: вызванную гипофизарной недостаточностью карликовость человека может излечить только человеческий СТГ.

Первичные механизмы действия гормонов еще во многом не ясны. У различных гормонов они неодинаковы, что связано прежде всего с различиями их химического состава (белки, пептиды, производные аминокислот, стероиды, сложные эфиры жирных кислот). Основное внимание привлекает их участие в регуляции *активности генов*. Так, экдизон стимулирует появление особых «пуфов» (с. 34) в хромосомах слюнных желез личинок двукрылых. На последней личиночной стадии мухи *Calliphora* экдизон активирует ген ДОФА-декарбоксилазы, ключевого фермента реакций отвердевания кутикулы при образовании покровов куколки. Тироксин стимулирует при метаморфозе амфибий генную активность, ответственную за ряд процессов, включающихся при переходе к наземному образу жизни (рассасывание хвоста, синтез ферментов, участвующих в метаболизме мочевины, образование гемоглобина взрослых животных, с. 158). С другой стороны, влияние тироксина на обмен веществ у млекопитающих (с. 203) не удается непосредственно объяснить активацией генов.

Во многих случаях доказано, что результаты действия гормонов связаны с изменением *свойств мембран* (например, инсулин повышает их проницаемость для глюкозы). При этом связывание гормона с клеточной мембраной иногда приводит к активации мембранного фермента *аденилатциклазы*, образующего из АТР циклический аденозинмонофосфат (cAMP). Циклический AMP, являясь «вторичным посредником», в свою очередь индуцирует специфичную для клетки биохимическую

реакцию, которая в результате лишь косвенно вызывается гормоном как «первым посредником» (с. 89). Можно предположить, что такой способ гормонального воздействия широко распространен. Например, с участием cAMP активируется около 100 из 10 000 генов бактерии *E. coli*. Обсуждается вопрос о том, не являются ли вторыми посредниками и простагландины (с. 172), которые после связывания гормонов с клеточной мембраной, по-видимому, образуются из ее липидного слоя (рис. 2) и переходят в цитоплазму. К настоящему времени продемонстрировано влияние простагландинов на органы с симпатической иннервацией (гладкую мускулатуру, сосуды), где они выступают как антагонисты норадреналина.

Движение

Все типы активного движения независимо от того, обеспечиваются они непосредственно лишь процессами в цитоплазме одноклеточных организмов, действием специальных клеточных органелл (ресничек, жгутиков) или особых тканей (мышечных волокон), связаны с волокнистыми компонентами цитоплазмы. *Микрофиламенты* диаметром 5–20 нм обнаружены с помощью электронного микроскопа во всех сократимых структурах. В зависимости от их расположения и способов взаимодействия в клетке возникают различные типы амебоидного, «мерцательного» или мышечного движения. С помощью антибиотика цитохалазина (с. 123) можно разрушить цитоплазматическую организацию микрофиламентов и тем самым затормозить множество типичных процессов клеточного движения.

Амебоидное движение

Не только *одноклеточные организмы* (корненожки), но и отдельные клетки специализированных тканей (*блуждающие клетки*: амебоциты у беспозвоночных, макрофаги и лейкоциты у позвоночных, первичные половые клетки и т.д., с. 129), или даже клеточные агрегаты в виде *плазмодиев* (у миксомицетов) могут передвигаться за счет «амебоидного» изменения формы. При этом в направлении движения клеток образуются выросты цитоплазмы (**псевдоподии**) в форме лопастей или нитей (лобоподии, аксоподии, филоподии; с. 336). С помощью частиц, увлекаемых в аксо- и филоподии, можно наблюдать противотоки цитоплазмы. Возможно, микротрубочки центральной оси аксоподий (рис. 184) выполняют не только функции цитоскелета (стереоплазма), но и обеспечивают движение текучего периферического слоя цитоплазмы (реоплазмы).

Механизм амебоидного движения напоминает элементарные процессы, наблюдающиеся при мышечном сокращении. Классическое представление, согласно которому *поверхностное натяжение* у функционального переднего полюса клетки уменьшается, в результате чего цито-

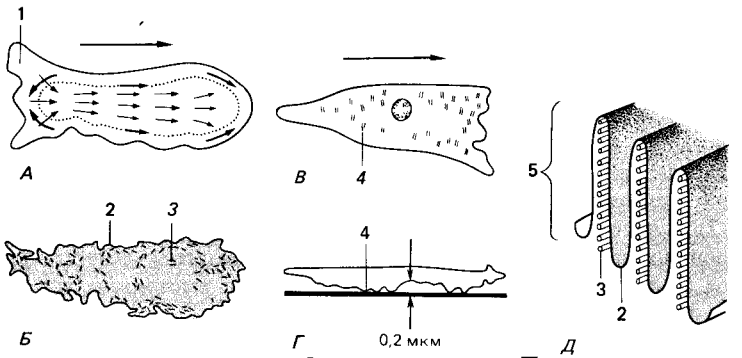


Рис. 104. *А* – схема механизма амебоидного движения. Пунктиром показана граница между экто- и эндоплазмой; тонкие стрелки – направление тока золеобразной эндоплазмы; жирные стрелки – возможные зоны сократительных процессов; длинная стрелка – направление движения амебы; 1 – уроид, задняя лопастная область вытянутой ползущей амебы. *Б* – распределение цитоплазматических филаментов (по данным электронной микроскопии). *В*, *Г* – волнообразные движения мембраны. Фибробласт: вид сверху (*В*) и в продольном разрезе (*Г*); 4 – складки мембраны, волнообразно перемещающиеся по нижней поверхности клетки спереди назад. *Д* – пелликула жгутикового *Opalina*: 3 – филаменты цитоплазмы; 5 – пелликула; 2 – плазмалемма (по Hayashi, Bhowmick, Ambrose, Noirot-Timothee)

плазма перетекает в этом направлении, сейчас опровергнуто. Напротив, в периферическом гелеобразном слое цитоплазмы (эктоплазме) амёбы протекают *активные сократительные процессы*, за счет которых золеобразная эндоплазма перемещается в направлении движения. Такое перетекание облегчается тем, что слой эктоплазмы на переднем функциональном конце клетки выражен очень слабо и наименьшая вязкость цитоплазмы отмечена в переходной области на границе золь-гель. Активные сократительные процессы осуществляются либо в передней, либо в задней части гелеобразного «чехла» клетки за счет того, что на границе золь-гель цитоплазматические филаменты, сходные с актиновыми и миозиновыми филаментами поперечнополосатой мускулатуры позвоночных, активно скользят друг относительно друга (рис. 104, *А*). Во всяком случае у амёб и миксомицетов выявленные с помощью электронного микроскопа цитоплазматические филаменты диаметром 7 нм расположены гуще и упорядоченнее в эктоплазме и во внешнем слое эндоплазмы, чем в остальной цитоплазме клетки (рис. 104, *Б*). Движение псевдоподий можно рассматривать как движение жидкостей под гидравлическим давлением, вызываемое сокращением эктоплазматического «чехла». Существуют и цитофизиологические параллели между амебоидным движением и мышечным сокращением: в глицероловых экстрактах и амёб, и мышечных клеток при добавлении АТР можно наблюдать сократительные явления. Кроме того, выделенные из амёб белки сходны по АТР-азной активности и аминокислотному составу с миозином мышц.

Волнообразное движение мембран

Кроме корненожек и специализированных блуждающих клеток в тканевых и клеточных культурах могут передвигаться и клетки (например, фибробласты и клетки эпителия), в норме прочно связанные между собой. Однако такое движение происходит не по амебоидному типу с образованием псевдоподий и внутриклеточных токов цитоплазмы, а с помощью *складок плазмолеммы* на клеточной поверхности, обращенной к субстрату (рис. 104, *В*, *Г*). Такая мембранная «зыбь» возникает на функциональном слегка выгнутом переднем крае клетки и по мере ее перемещения постепенно сдвигается назад. По-видимому, в образовании складок принимают участие цитоплазматические филаменты, расположенные в кортикальной цитоплазме, непосредственно граничащей с плазмалеммой. К настоящему времени с помощью электронного микроскопа микрофиламенты были обнаружены у некоторых инфузорий (рис. 104, *Д*) и грегарин (споровики), скользящих по субстрату без видимого изменения внешней формы клетки. Волнообразные движения мембраны наблюдаются и при образовании клеточных выростов (например, аксонов).

Мерцательное движение

Для поступательного перемещения многие одноклеточные (жгутиконосцы, инфузории) и мелкие многоклеточные (например, ресничные черви, различные личиночные стадии, а также сперматозоиды) используют «мерцательное» движение. С его же помощью подгоняется вода, содержащая кислород и частички пищи. Мерцательное движение участвует у всех типов животных, кроме членистоногих и круглых червей, в транспорте веществ в системах полостей тела (кишечник, почечные канальцы).

Мерцательные органеллы имеют форму длинных бичевидных жгутиков или коротких ресничек. Оба типа органелл не отличаются по субмикроскопическому строению, однако работают по-разному. В то время как встречающиеся преимущественно по одному или в небольшом числе жгутики могут выполнять разнообразные гребущие или винтовые движения в основном в трехмерном пространстве, перемещая клетку или создавая равномерную тягу, биение ресничек всегда происходит в одной плоскости. Быстро фиксируя клетку, так что каждая ресничка остается в своей фазе биения, или с помощью ускоренной киносъемки удается реконструировать весь цикл движения ресничек (рис. 105). За резким обеспечивающим перемещение вперед ударом, во время которого ресничка сохраняет жесткость, следует ее более медленное возвратное движение, сопровождающееся последовательным сгибанием от основания к вершине.

Субмикроскопическое строение всех типов органелл мерцательного движения – от жгутиков растительных гамет и простейших и ресничек

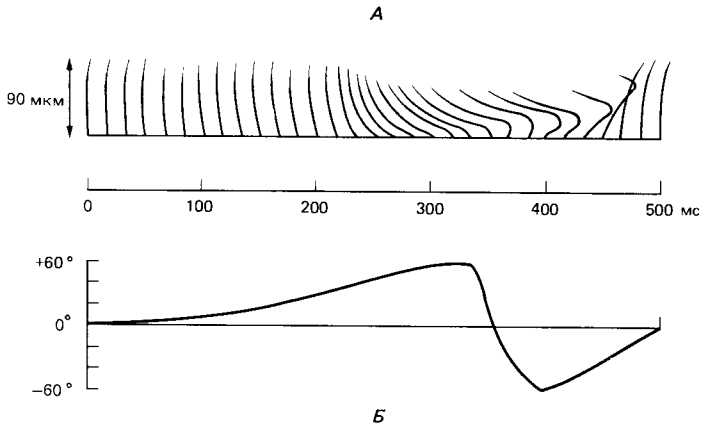


Рис. 105. *А* – последовательные этапы биения реснички из ресничного эпителия жабры мидии (*Mytilus edulis*). *Б* – изменения базального угла наклона реснички во время цикла биения: отклонения стержня реснички от вертикали в направлении удара (+) и против направления удара (−) (скоростная киносъемка Baba. Hiramoto)

мерцательного эпителия до хвостов сперматозоидов (рис. 19, 106) – удивительно сходно: у них наблюдаются две осевые фибриллы (микротрубочки, с. 17), цилиндрически окруженные девятью периферическими двойными фибриллами (рис. 4), берущими начало от базального тельца, образованного триплетами фибрилл. Это базальное тельце гомологично центриоли (рис. 16). Клетки простейших и многоклеточных содержат по меньшей мере две центриоли, играющие решающую роль при делении ядра (с. 38). Центриоль является также морфогенетическим центром при образовании реснички, перемещаясь к периферии клетки, где каждый триплет ее микротрубочек дает начало двум периферическим микротрубочкам. Благодаря поперечнополосатым обладающим АТР-азной активностью (с. 215) корешковым волокнам[1)] образовавшееся из центриоли базальное тельце может заякореваться в цитоплазме или даже на «ядерной мембране» (с. 19). Наряду с основным 9 + 2-строением ресничек, встречаются и более редкие его варианты – 9 + 1; 9 + 0; 9 + 7; 9 + 9. В неподвижных стереоцилиях и видоизмененных ресничных структурах, характерных для многих сенсорных клеток (рис. 132; с. 250), отсутствуют обе центральные фибриллы.

Вероятно, **биение** мерцательных органелл осуществляется за счет сдвига относительно друг друга периферических филаментов, как и в случае миофибрилл. Особое значение имеют при этом направленные в

[1)] Для жгутиков простейших характерно наличие лент микротрубочек, отходящих в цитоплазму от базального тельца. – *Прим. ред.*

одну сторону выросты филаментов, так называемые «ручки» (рис. 106), содержащие белок *динеин* (рис. 4). Наиболее высокой АТР-азной активностью динеин обладает в ресничках. Белок периферических филаментов сходен по аминокислотному составу с актином мышц (с. 215). При наличии АТР реснички бьют и в изолированном от клетки состоянии. В выделенных жгутиках удалось обнаружить фермент аргининкиназу, который принимает участие в восстановлении АТР в мышечных волокнах и в самой клетке встречается только в следовых количествах.

Если на поверхности клетки расположены многочисленные реснички (как у инфузорий или в ресничном эпителии), то все они бьют координированно: стоящие по направлению движения рядом друг с другом – *синхронно* (в фазе), а расположенные друг за другом – *метахронно* (с определенным сдвигом по фазе). Эта метахрония биения может быть продемонстрирована на рис. 105. Моментальная съемка положения

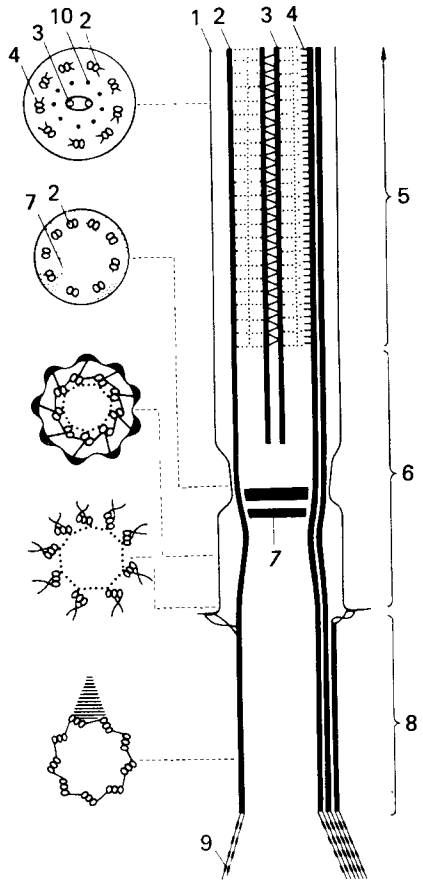


Рис. 106. Тонкая структура реснички. Продольный и поперечные разрезы через ресничку из жаберного лепестка двустворчатого моллюска *Anodonta*: 1 – плазмалемма; 2 – периферийные и 3 – центральные фибриллы (микротрубочки); 4 – динеиновые ручки периферийных фибрилл; 5 – стержень реснички; 6 – переходная область; 7 – базальная пластинка; 8 – базальное тельце; 9 – корешковые волокна; 10 – вторичные фибриллы (по Gibbons)

следующих друг за другом ресничек показывает последовательные фазы биения одной из них. На снимках, сделанных при помощи сканирующего электронного микроскопа, метахронию можно наблюдать непосредственно. Надрезы эктоплазмы нарушают упорядоченную работу ресничек, хотя каждая из них продолжает совершать некоординированные биения. Таким образом, каждая ресничка со своим базальным тельцем является автономным двигательным аппаратом, который в норме находится в жестких фазовых отношениях с соседними. Уже давно возможным структурным коррелятом такого рода координации считают *кинетодесмальные фибриллы*, связывающие у многих инфузорий (например, *Paramecium*) базальные тельца ресничек (благодаря своей способности восстанавливать серебро они могут быть выявлены на препаратах как система аргентофильных линий). Однако их функциональная роль весьма спорна. Вероятно, возбуждение в смысле *рефлекторной цепи* передается через клеточную мембрану поэтапно от одного базального тельца к другому.

У *многоклеточных* работа ресничек также в большинстве случаев не зависит от нервной системы. Инактивация этой системы действием наркоза или изоляция ресничного эпителия не влияет на координацию биений. Однако отдельные формы мерцательного движения (у гребневиков, *трохофорных личинок*) находятся под нервным контролем. Например, синхронное биение расположенных в восемь рядов ресничных гребных пластинок гребневиков (с. 357; рис. 194) управляется нервным водителем ритма.

Мышечное движение

Специализированный тип сокращения фибриллярных систем наблюдается в мышечных клетках. Прообраз мышечного движения можно найти уже у простейших. Так, у сидячих инфузорий определенные фибриллярные структуры цитоплазмы (*мионемы*) способны к быстрым сокращениям (например, «мышца стебелька» у *Vorticella*, рис. 186, *В*).

Сократительные элементы различных типов мышц представляют

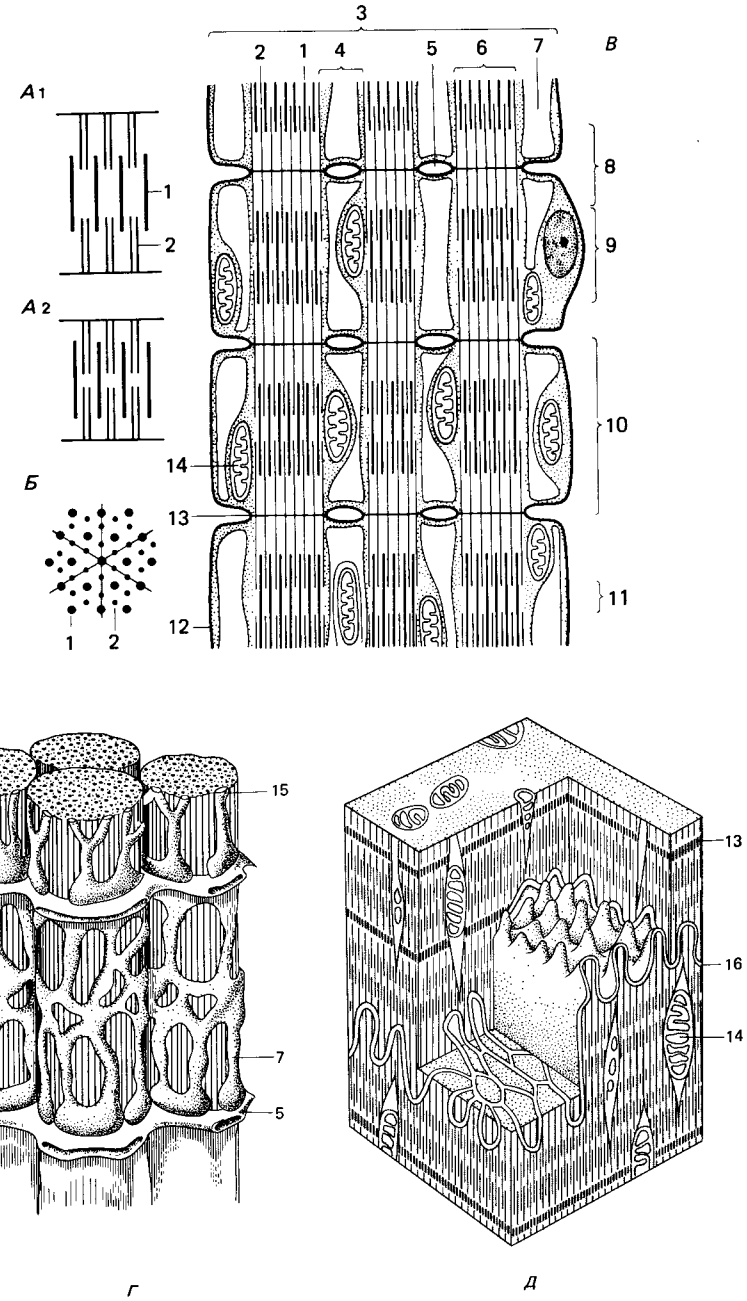


Рис. 107. Поперечнополосатая мускулатура позвоночных. *А* – схема саркомера в расслабленном (*А1*) и сокращенном (*А2*) состояниях. *Б* – поперечный разрез саркомера на уровне А-дисков; прямые показывают плоскости продольного разреза *А*. *В* – полусхематический продольный разрез скелетного мышечного волокна. *Г* – трехмерное изображение четырех миофибрилл скелетного мышечного волокна. *Д* – фрагмент сердечной мышцы. 1 – миозиновый филамент; 2 – актиновый филамент; 3 – мышечное волокно; 4 – межфибриллярная цитоплазма; 5 – поперечный канал (внеклеточное пространство); 6 – миофибрилла; 7 – внутриклеточный горизонтальный канал (саркоплазматический ретикулум); 8 – изотропные I-диски; 9 – анизотропные А-диски; 10 – саркомер; 11 – Н-зона; 12 – сарколемма; 13 – Z-пластинка; 14 – митохондрия; 15 – миофиламент; 16 – «вставочные полоски» сердечной мышцы (специализированные клеточные контакты на уровне Z-пластинок) (по Huxley; Poche, Lindner; Porter, Bonneville)

собой либо одноядерные *мышечные клетки*, либо многоядерные *мышечные волокна*, образующиеся при эмбриональном развитии в результате слияния отдельных клеток. В сердечной мышце позвоночных, которую считали раньше многоядерным синцитием, мембраны соседних клеток связаны плотными контактными зонами («вставочные полоски»). В цитоплазме мышечных клеток и волокон продольно расположенные цитоплазматические филаменты образуют *миофибриллы*. Их тонкая структура позволяет различить в оптический микроскоп гладкую и поперечнополосатую мускулатуру. В последнем случае два типа *цитоплазматических филаментов* образуют высокоорганизованную шестигранную решетчатую структуру, которая в продольном направлении состоит из отдельных единиц (саркомеров) (рис. 107, *А*). В центре каждого *саркóмера* находится группа толстых миозиновых филаментов (анизотропный А-диск), между которыми с обеих сторон вдвигаются на некоторое расстояние тонкие актиновые филаменты. Остальная часть актиновых филаментов проходит в свободной от миозина области фибриллы (изотропные I-диски) и прикрепляется к границам между саркомерами (Z-пластинкам). Сокращение, когда актиновые филаменты вдвигаются в промежутки между миозиновыми филаментами (рис. 107, *А2*) и происходит укорачивание I-дисков, осуществляется у поперечнополосатых мышц довольно быстро, что соответствует их распространению в мире животных: кроме позвоночных такие мышечные волокна встречаются в колоколе медуз, в глотке кольчатых червей, сердце моллюсков, образуют мускулатуру тела быстро передвигающихся головоногих моллюсков и, вероятно, все мышцы членистоногих.

Понятие *гладкая мускулатура* объединяет множество неоднородных типов мышц с менее закономерным расположением толстых и тонких филаментов. В мышцах внутренних органов позвоночных, которые могут служить прототипом гладкой мускулатуры, толстые и тонкие филаменты распределены равномерно по всей поверхности волокна. Сходным образом, без какой-либо иной упорядоченности, расположены параллельные тонкие (актин) и толстые (тропомиозин А) филаменты в мышце-замыкателе раковины у двустворчатых моллюсков. В то же время *косоисчерченные мышцы* многих беспозвоночных (моллюсков, кольчецов, нематод) сильно напоминают поперечнополосатые. В них также представлены анизотропные и изотропные (правда, косо расположенные) поперечные диски (рис. 108). Такое их положение обеспечивает сдвиг при сокращении не только толстых и тонких, но и толстых филаментов друг относительно друга. В результате (например, при сокращении мускулатуры стенки тела дождевого червя) происходят намного бóльшие изменения длины, чем в случае поперечнополосатых мышц. Однако в тонком строении между этими типами мышечных фибрилл принципиальных различий нет.

Цитоплазма между фибриллами густо пронизана *горизонтальными* (*Н*-) *каналами* эндоплазматического ретикулума (ЭР) и содержит митохондрии. Наряду с этим сильнее, чем в прочих клетках, развитым ЭР

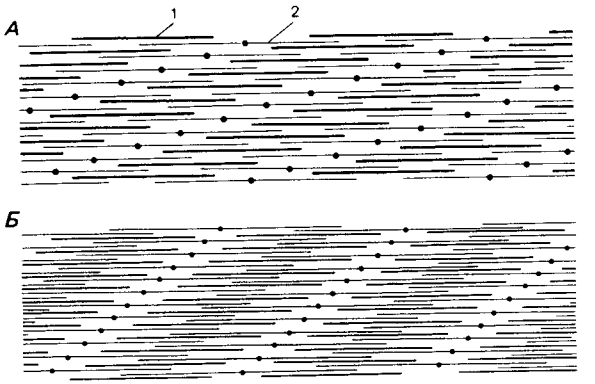


Рис. 108. Схема процесса сокращения косоисчерченной мышцы (на примере мышцы кожно-мускульного мешка дождевого червя *Lumbricus terrestris*). *А* – расслабленное состояние. *Б* – сокращенное состояние. 1 – первичные филаменты; 2 – вторичные филаменты (по Zebe)

(«саркоплазматический» ретикулум), мышечные волокна имеют еще и вторую, внеклеточную, систему каналов, образованных впячиваниями сарколеммы и проходящих перпендикулярно миофибриллам на уровне Z-пластинок (*поперечные каналы Т-системы*) (рис. 107, *В*, *Г*). Возникающие при возбуждении изменения потенциалов (с. 218) могут быстро достигать по ним лежащих в глубине мышечного волокна миофибрилл. Т- и Н-системы не связаны между собой.

Для **сокращения миофибрилл**, при котором оба набора актиновых филаментов саркомера двигаются между миозиновыми филаментами (рис. 107, *А*), необходим богатый энергией аденозинтрифосфат (АТР). Расщепление АТР происходит с помощью локализованной на миозине АТР-азы, для активации которой необходимы ионы Ca^{2+}. Волны возбуждения, передающиеся от внешней сарколеммы через Т-систему, вызывают выделение накопленных в пузырьках саркоплазматического ретикулума ионов Ca^{2+}. Их концентрация в миофибриллах повышается до порогового значения 10^{-5}–10^{-6} моль/л. При этих условиях миозиновая АТР-аза обеспечивает взаимодействие между актином и миозином, в ходе которого с очень высокой частотой (5–100 Гц в мышцах позвоночных) образуются и разрушаются поперечные мостики между актиновыми и миозиновыми филаментами. Каждый из этих элементарных циклов образования или разрушения мостиков требует расщепления одной молекулы АТР. Путем осаждения высвобождающегося фосфата можно, по крайней мере гистохимически, показать, что область взаимодействия актина и миозина с расщеплением АТР соответствует А-дискам.

При расслаблении мышечных волокон ионы Ca^{2+} перекачиваются в обмен на ионы Mg^{2+} обратно в саркоплазматический ретикулум, что

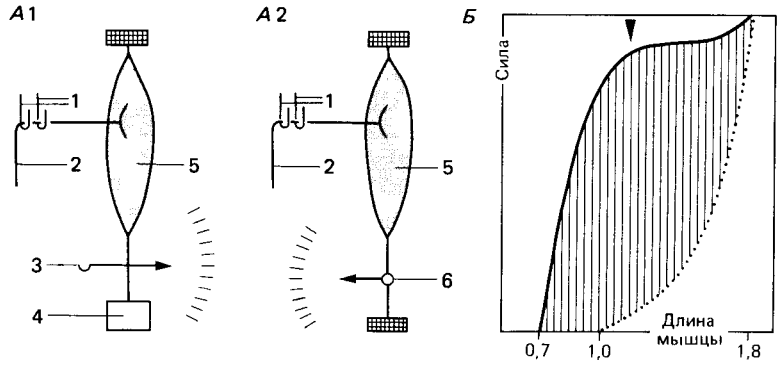


Рис. 109. *А* – изотоническое (*А1*) и изометрическое (*А2*) измерение мышечного сокращения (*А1* – измерение длины, *А2* – измерение напряжения мышцы). *Б* – график зависимости силы, развиваемой мышцей, от ее длины: кривая напряжения покоя (пунктир) и кривая изометрических максимумов (сплошная). Заштрихованная область отражает прирост силы во время изометрического сокращения. Он максимален при длине покоя (▼). 1 – стимулирующие электроды; длина покоя мышцы условно – 1,0; 2 – нерв; 3 – измеритель длины; 4 – груз; 5 – мышца; 6 – измеритель напряжения (по Dudel)

ведет к блокировке АТР-азы. Ресинтезированный за счет распада гликогена АТР оказывает диссоциирующее («расслабляющее») влияние на волокно, вступая в связь с комплексом миозин – Mg^{2+} и препятствуя в результате взаимодействию между актиновыми и миозиновыми филаментами. В результате взаимодействия с антагонистическими системами (другими мышцами или растянутыми упругими структурами) расслабленная мышца вновь возвращается к исходной длине.

В актине глобулярные белковые субъединицы (*G-актин*, молекулярная масса 50 000) полимеризуются в двойные спирали нитчатого *F-актина*. Молекула миозина (молекулярная масса 500 000) состоит из двух фрагментов – *тяжелого (Н) меромиозина* («головки») с АТР-азной активностью и *легкого (L) меромиозина* («хвоста»). Соединяясь между собой хвостовыми фрагментами, молекулы миозина образуют филаменты, из которых выступают «головки». В расслабленных мышцах молекулы актина и миозина отделены друг от друга расстоянием примерно 5 нм. В напряженной мышце миозиновые головки прочно связываются с актиновыми филаментами и, действуя как крошечные молекулярные рычаги, поворачиваются в H-L-меромиозиновом шарнире примерно на 45°, напрягая таким образом упругие структуры мышцы (*изометрическое сокращение*; рис. 109). При отсутствии внешней нагрузки мышца действительно сокращалась бы (*изотоническое сокращение*; рис. 109). При таком однократном синхронном «гребке» всех миозиновых головок актиновые филаменты обеих половин саркомера сдвигаются к его середине примерно на 10 нм, что соответствует сокращению мышцы длиной 10 см на 1 мм. При синхронных «гребках» миозиновых головок с частотой 50 Гц мышца сократилась бы наполовину уже через секунду.

Закругленная с одного конца мышца, способная укорачиваться, сокращаясь с постоянным напряжением (изотоническое сокращение; рис. 109), растягивается, если к ее свободному концу прикрепить груз. Как показывает *кривая напряжения покоя* (рис. 109, *Б*), сила, необходимая для растяжения, экспоненциально повышается с увеличением длины мышцы. Сила, развиваемая мышцей при сокращении, также зависит от степени растяжения. Для доказательства этой зависимости при изометрическом сокращении, когда напряжение в активированной мышце растет без изменения ее длины (рис. 109, *А2*), замеряют силу, развиваемую мышцей в зависимости от длины (предварительного растяжения) дополнительно к напряжению покоя (*кривая изометрических максимумов*). Эта сила определяется разностью обеих кривых, представленных на рис. 109. При длине покоя мышцы она достигает максимума.

Включение мышечного сокращения происходит за счет импульсов, передаваемых мышечным волокнам нервной системой. Нервные клетки, иннервирующие эти волокна, называют *мотонейронами*. Особые нервно-мышечные синапсы – *концевые двигательные пластинки* (рис. 110) – образуют контакт мотонейронов с мышечным волокном. При этом возбуждение аксона приводит в синапсах к высвобождению ве-

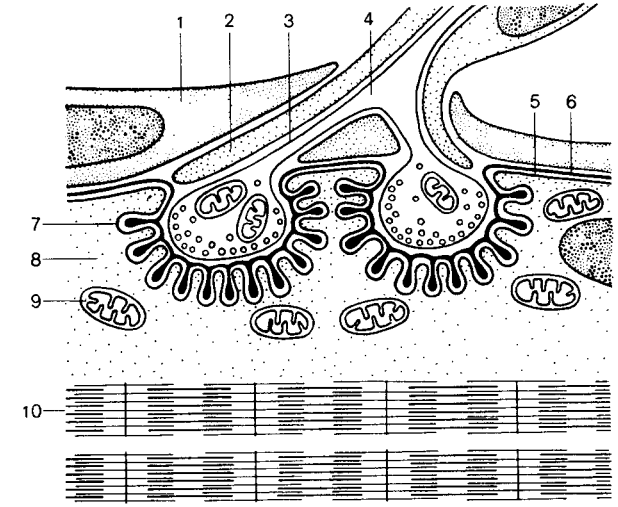


Рис. 110. Концевая двигательная пластинка (нервно-мышечный синапс): 1 – фиброцит (соединительнотканная клетка); 2 – шванновская клетка; 3 – аксолемма; 4 – аксон; 5 – сарколемма; 6 – базальная мембрана; электроноплотный материал между пре- (3) и постсинаптической (5) мембранами является ее производным; 7 – складки сарколеммы в области синапса; 8 – саркоплазма; 9 – митохондрия; 10 – миофибриллы (по Eccles)

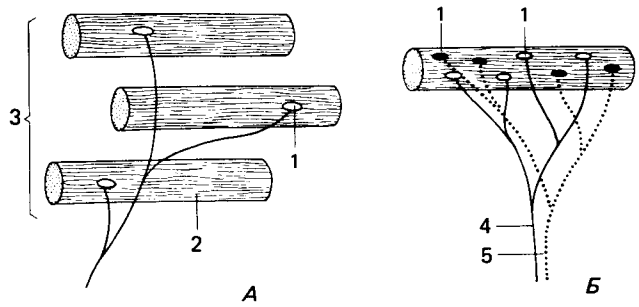


Рис. 111. Мышечная иннервация у позвоночных (*А*) и членистоногих (*Б*): 1 – синапс (концевая двигательная пластинка); 2 – мышечное волокно; 3 – двигательная единица (иннервируемая мотонейроном группа мышечных волокон); 4 и 5 – мотонейроны (например, возбуждающий и тормозный) (по Florey)

щества – *нейромедиатора* (у позвоночных ацетилхолин, у членистоногих, вероятно, глутамат), – которое вызывает на мембране мышечного волокна образование различных в зависимости от силы раздражения (градуальных) и способных к суммации потенциалов (постсинаптический потенциал; потенциал концевой пластинки, с. 227). Участок сарколеммы, находящийся непосредственно под синаптической щелью (постсинаптическая мембрана), может образовывать только локальные потенциалы различной амплитуды (*субсинаптические* области мембраны). У большинства мышц позвоночных вне синаптической области возникает потенциал действия (с. 229), а вместе с ним и активно распространяющееся по всей сарколемме возбуждение, которое проникает через Т-систему внутрь мышечных волокон, запуская там описанный выше механизм сокращения.

На каждом мышечном волокне у позвоночных находится только одна концевая двигательная пластинка. Однако различными окончаниями мотонейрона могут иннервироваться несколько мышечных волокон, объединяющихся в *двигательную единицу* (рис. 111, *А*). И напротив, мышечные волокна *членистоногих* всегда иннервируются *полинейронно*, т. е. несколькими (2–5) мотонейронами. Каждый из этих нейронов образует на мышечном волокне множество концевых пластинок (*мультитерминальная иннервация; рис. 111, Б*). Так как у членистоногих в противоположность позвоночным не возникает распространяющихся мышечных потенциалов, то синхронное возбуждение всего волокна обеспечивается здесь только в результате густого распределения синапсов по сарколемме.

Сокращение мышцы может происходить с разной силой за счет координированного действия разного числа двигательных единиц. Отвечающая за поступательное движение мускулатура *позвоночных*, которая прикреплена к внутреннему скелету, может управляться двумя различными способами. Например, мышцы конечностей лягушки иннервируются тонкими медленнопроводящими мотонейронами (диаметр 5–8 мкм; скорость проведения 2–8 м/с) и толстыми быстропроводящими аксонами (10–20 мкм; 10–40 м/с), связанными с отдельными мышечными волокнами. В мышцах «медленной» системы не происходит распространения возбуждений (этим они напоминают мышцы членистоногих) и обнаружены только градуальные потенциалы концевых пластинок, обладающие высокой суммационной способностью. Развиваемое здесь мышечное напряжение слабее, чем в «быстрой» системе, зато гораздо меньше и утомляемость. Такая тоническая мускулатура способна долгое время сохранять напряженное состояние. В «быстрых» волокнах, напротив, по всей сарколемме активно распространяются мышечные потенциалы. Для них характерны быстрые (фазические) сокращения и быстрая утомляемость. Большинство мышц позвоночных (и все у млекопитающих) образовано только быстрыми двигательными единицами, так что сокращение мышцы в целом регулируется числом активных единиц, т. е. активированных мотонейронов спинного мозга. И напротив, сокращение медленных двигательных единиц управляется изменением частоты возбуждения соответствующих мотонейронов. Возможно, что γ-волокна мышечных веретен млекопитающих (с. 233) отходят именно от таких медленных мышечных волокон. Все скелетные мышцы у новорожденной кошки относятся к медленному типу и только через 6–7 нед переходят к быстрому типу реагирования.

К длительному сокращению помимо тонических волокон способны и фазические единицы двигательных мышц. Если частота раздражения превышает определенную величину (примерно 12–20 импульсов в секунду у портняжной мышцы лягушки и более 60 импульсов в секунду у барабанной мышцы тераконовых рыб), мышца остается сокращенной на протяжении всего времени раздражения (тетанус; рис. 112). Наглядный пример объединения фазических и тонических единиц в одной мышце дают *моллюски*. Представители *Pecten* из двустворчатых очень быстро захлопывают створки своей раковины (за 100 мс) и могут держать их сомкнутыми, преодолевая упругое сопротивление связки замка, при

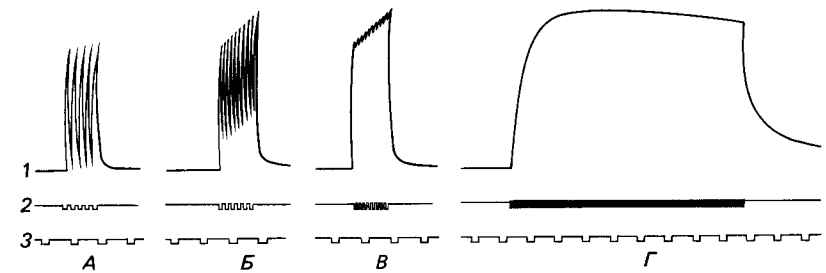


Рис. 112. Кривые сокращения мышцы лягушки после электрического раздражения. *А* – единичные сокращения. *Б*, *В* – суммация отдельных сокращений, незавершенный тетанус; *Г* – тетанус. 1 – запись мышечных сокращений; 2 – последовательность раздражений; 3 – временна́я шкала (с)

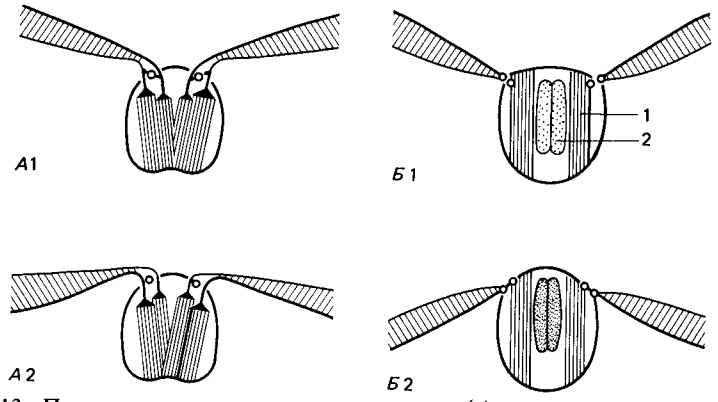


Рис. 113. Прямое прикрепление мышц крыльев (*А*, например, у стрекозы) и опосредованное управление крыльями (*Б*, например, у мухи и перепончатокрылых). Вверху – поднятие, внизу – опускание крыльев. 1 – дорсовентральные мышцы (опосредованное поднятие крыльев); 2 – продольные мышцы (опосредованное опускание крыльев). Частые штрихи (продольный разрез) или точки (поперечный разрез) - сокращенное состояние; редкие штрихи или точки – расслабленное состояние (по Nachtigall)

напряжении от 1 до 4 кг/см^2 в течение часов и даже суток. В отвечающей за это мышце-замыкателе фазическая поперечнополосатая и тоническая «удерживающая» части соседствуют друг с другом. При этом тонус замыкателя не является тетаническим сокращением в ответ на низкочастотное раздражение, а может сохраняться и без какой-либо внешней стимуляции. Сходным образом происходит длительное сокращение многих гладких мышц позвоночных (например, в стенках сосудов). При этом они не расходуют энергию. Возбуждение симпатической нервной системы (с. 245) вызывает в них заданное напряжение, которое может соответствовать любому состоянию между максимальным растяжением и максимальным сокращением.

У *членистоногих* координация мышечной деятельности происходит по иному принципу. Здесь целая мышца часто образует одну-единственную двигательную единицу, причем ответвления нервной клетки подходят ко всем мышечным волокнам. В то же время каждое мышечное волокно воспринимает возбуждения в большинстве случаев от двух или трех нервных клеток, из которых одна «быстрая» и одна «медленная» – возбуждающие, а еще одна – тормозная (последняя отсутствует у насекомых).

Особый интерес представляет *летательная мускулатура насекомых*, так как в зависимости от вида она должна обеспечивать различную частоту биения крыльев и, следовательно, нуждается в точной синхронизации функционально однородных мышц. У кузнечиков с низкой частотой биения крыльев (примерно 20 Гц) мышцы прикрепляются непосредственно к их основаниям (*прямое* прикрепление, рис. 113, *А*). В

то же время многие мелкие быстролетающие насекомые (например, жуки, перепончатокрылые, мухи, некоторые клопы) двигают крыльями *опосредованно*. Летательные мышцы у них не прикрепляются к основанию крыла, а приводят к ритмичной вибрации грудного отдела, передающейся крыльям (рис. 113, *Б*). При этом частота биения крыльев достигает 200 (мухи), 500 (комары) и даже более 1000 Гц, например у мокрецов (Heleidae) размером часто менее 1 мм. В то время как в случае прямого прикрепления каждому нервному импульсу соответствует одно мышечное сокращение (синхронный *нейрогенный ритм*), при опосредованном действии высокочастотных мышц этого не наблюдается. У них за нервным импульсом следует несколько (10–20) мышечных сокращений (асинхронное возбуждение). Эта способность основана на особом свойстве мышц сокращаться в ответ не на импульс, посылаемый центральной нервной системой, а на предшествующее механическое растяжение (*миогенный ритм*).

Так как изменения длины у асинхронных летательных мышц насекомых происходят с очень большой скоростью, но при минимальной амплитуде, то и первичный процесс сокращения (с. 215) здесь имеет свои особенности. По-видимому, не только тонкие, но и толстые филаменты прочно связаны с Z-пластинками саркомера, и настоящих скользящих движений с участием мостиков между миозином и актином уже не происходит. Мостики только колеблются между двумя крайними положениями.

Специфика расположения мускулатуры у животных разных планов строения предполагает существование различных **типов движения**. У позвоночных и иглокожих мускулатура связана с *внутренним скелетом*, в простейшем случае представленным гибкой осевой структурой (хорда у ланцетника, позвоночник у рыб и безногих наземных позвоночных, например, змей), которую приводят в движение попеременно сокращающиеся мышцы по бокам тела. Однако чаще всего специальными органами передвижения являются конечности, связанные суставами с осевым скелетом (Tetrapoda). Членистоногих отличает *наружный скелет*, между жесткими склеротизированными сегментами (склеритами) которого натянуты гибкие сочленовные перепонки.

При этом мышцы подходят изнутри к отделенным друг от друга этими перепонками склеритам и могут перемещать их относительно друг друга (рис. 114). Особый механизм движения известен в конечности паука, где в определенных суставах присутствуют только мышцы-сгибатели, а распрямление ноги происходит *гидравлически* за счет высокого давления *гемолимфы*, которому, следовательно, должен противодействовать постоянный мышечный тонус. Таким образом, для сгибания всей ноги необходима тонкая регуляция деятельности фазических и тонических единиц.

В некоторых типах, как правило у червей (круглых, кольчатых), кожно-мускульный мешок антагонистически взаимодействует с заключенной в нем жидкостью (*гидроскелет*). В большинстве случаев эту

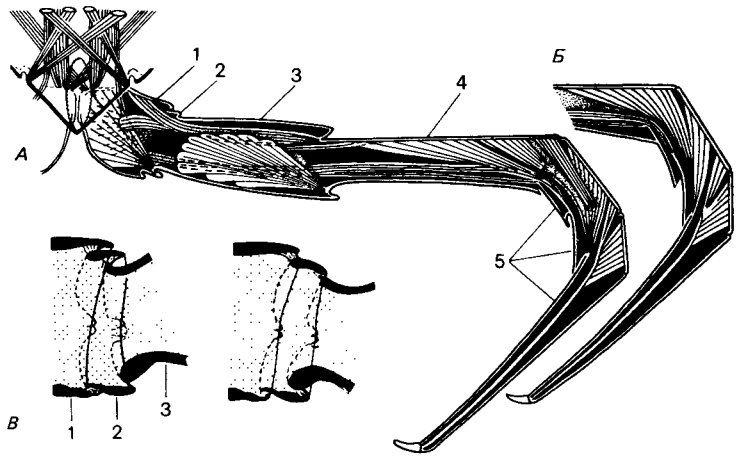


Рис. 114. Мускулатура наружного скелета ноги *Polymicrodon polydesmoides* (двупарноногие многоножки). Мышцы могут обслуживать один сустав или, образуя длинный пучок, отвечающий за быстрое движение, сразу несколько суставов. Вид спереди (*А*) и сзади (*Б*), *В* – механизм движения отдельных трубчатых сегментов конечности, связанных между собой сочленовными перепонками. 1 тазик; 2 – вертлуг; 3 – бедро; 4 – голень; 5 – лапка (по Gray)

функцию выполняет вторичная полость тела, т. е. целом (рис. 187). Следовательно, у всех типов животных, развивших иные скелетные элементы (например, членистоногих, позвоночных), целом в значительной степени редуцирован. Если гидроскелет окружен лишь продольной мускулатурой (круглые черви), то продвижение вперед может осуществляться только зигзагами при чередующихся сокращениях мышц противоположных сторон тела. Черви с кольцевой и продольной мускулатурой (кольчецы) способны двигаться по прямой. При этом по телу проходят волны сокращений: сокращение кольцевой мускулатуры истончает и удлиняет тело, проталкивая вперед его передний конец, а следующее за этим сокращение продольных мышц укорачивает и утолщает тело, за счет чего подтягиваются задние участки. Многие органы представляют собой полые мышечные образования (кишка, сердце, сократимые части сосудов). Медузы и головоногие моллюски передвигаются по реактивному принципу: за счет выталкивания воды полостными мускулами[1)].

Если отсутствуют собственно скелетные элементы, к которым прикрепляются мышцы, говорят о *мышечной паренхиме*. У плоских червей (рис. 196) кожно-мускульный мешок с кольцевой, продольной и косой мускулатурой окружает легко изменяющую форму паренхиму, которой

[1)] Имеются в виду мускулы, окружающие субумбреллярную полость медуз и мантийную полость моллюсков. – *Прим. ред.*

придают известную жесткость только пересекающие ее дорсовентральные мышцы. Нога моллюсков и язык позвоночных также представляют собой мускульные образования, состоящие из переплетенных волокон и способные к разнообразнейшим изменениям формы.

Своеобразным производным поперечнополосатых мышц являются **электрические органы** некоторых рыб. Они состоят из видоизмененных мышечных волокон (*электрических пластинок*, уже не содержащих в своей многоядерной цитоплазме функционально-активных миофибрилл и, следовательно, не способных к сокращению), которые слились в *электрические батареи* (рис. 115). Одна из сторон каждой пластинки иннервирована разветвленными нервными окончаниями по принципу концевой двигательной пластинки, в то время как другая сторона покрыта сосочками и контактирует с капиллярной сетью. На этой асимметрии основан способ действия электрической пластинки. В состоянии покоя разность потенциалов на ее мембране составляет 84 мВ (с отрицательным знаком внутри). Нервный импульс изменяет потенциал ее гладкой стороны до 67 мВ с обратным знаком, в результате чего на мембранах всех электрических пластинок возникнет однонаправленная разность потенциалов, равная 84 + 67, т. е. 151 мВ. Так как у электрического угря (*Electrophorus*) в одну батарею последовательно соединено 6000 пластинок, создается напряжение в 900 В. Наряду с этими «высоковольтными рыбами» существуют пресноводные формы (Gymnotidae,

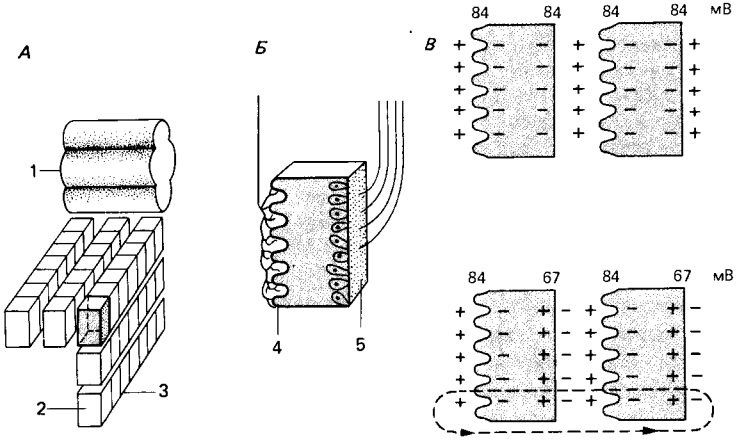


Рис. 115. Электрический орган электрического угря (*Electrophorus electricus*). *А* – морфологическая схема. *Б* – электрическая пластинка. *В* – функциональная схема: вверху – электрические пластинки в состоянии покоя; внизу – при разряде. Цифрами обозначены мембранные потенциалы. 1 – осевой скелет; 2 – электрическая пластинка; 3 – электрическая батарея; 4 – обращенная к голове мембрана, снабженная кровеносными сосудами; 5 – обращенная к хвосту иннервированная мембрана, вблизи которой расположены ядра

Mormyridae), в электрических органах которых напряжение не превышает нескольких вольт. Эти виды имеют особые электрические рецепторы (с. 286), воспринимающие электрические поля, образуемые самим животным.

Нервная координация

Нейроны

Функция нервных клеток (нейронов; рис. 116) заключается в генерировании возбуждений, их проведении и в конечном итоге – передаче

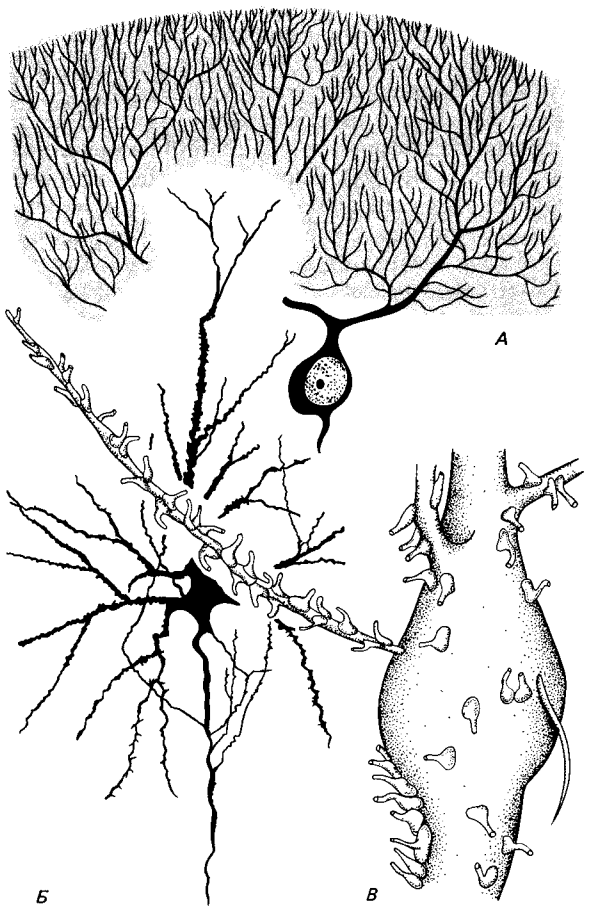


Рис. 116. Типы нейронов в мозге млекопитающих. *А* – клетки Пуркинье мозжечка (по Ramon, Cajal) *Б* – пирамидная клетка из коры больших полушарий (по Sholl); *В* - перикарион нервной клетки (представлены только некоторые дендриты) из таламуса. Реконструировано по серийным электронно-микроскопическим срезам (по Karlsson)

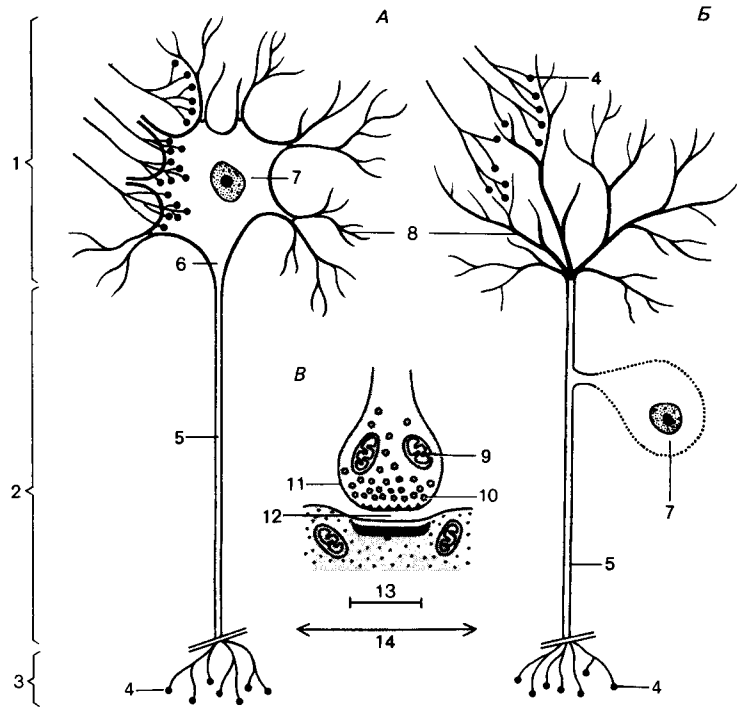


Рис. 117. Схема типичного (мультиполярного) нейрона позвоночных (*А*) и беспозвоночных (*Б*). *В* – схема межнейронного синапса; черным показан электронноплотный пре- и пост-синаптический материал. 1 – рецепторная область; 2 – проводящая область; 3 – нейромедиаторная область; 4 – синапс; 5 – аксон; 6 – аксонный холмик; 7 – перикарион (сома) у беспозвоночных; в большинстве случаев он электрически невозбудим; 8 – дендриты; 9 – митохондрия; 10 – пресинаптический пузырек; 11 – пресинаптическая мембрана; 12 – синаптическая щель (шириной примерно 20 нм); 13 – субсинаптическая мембрана (место образования локальных постсинаптических потенциалов); 14 – постсинаптическая мембрана

другим клеткам (нервным, мышечным, железистым). Если возбуждение возникает за счет внешних воздействий, говорят о *сенсорных нейронах*, если оно передается мышечным клеткам, – о *мотонейронах* (двигательных нейронах). Нервные клетки, воспринимающие возбуждение от других нейронов и передающие его также нервным клеткам, принято называть *вставочными нейронами (интернейронами)*. Различные функциональные свойства имеют неодинаковое значение для работы той или иной нервной клетки, что обусловливает существование разных типов нейронов и отражается на их строении (рис. 117). От расположенного вокруг клеточного ядра тела клетки (перикариона, сомы) отходят тонкие ветвящиеся отростки – дендриты, выполняющие в совокупности *рецепторную функцию*. Отросток, называемый аксоном, который может

достигать в длину нескольких метров, возникает при дифференцировке клетки (с. 143) еще до закладки дендритов и выполняет функцию *проведения*, в то время как дистально расположенные на нем синапсы служат для *передачи возбуждения*. В зависимости от разветвленности различают *мультиполярные* нервные клетки с одним аксоном и многочисленными дендритами (например, мотонейроны), *биполярные*, или бездендритные, нервные клетки с двумя расположенными друг против друга отростками (например, нейроны обонятельного эпителия)[1] и *псевдоуниполярные* клетки, у которых оба отростка выходят из одной области обычно лишенного дендритов перикариона (например, нейроны спинальных ганглиев; рис. 121, 128). В центральной нервной системе рыб преобладают биполярные нервные клетки, у четвероногих (Tetrapoda) – псевдоуниполярные.

Перикарион, т. е. окружающая ядро область цитоплазмы, является метаболическим центром нервной клетки. Здесь протекает большинство синтетических процессов (синтез ферментов, например, ацетилхолинэстеразы, которая вместе с аксонным током цитоплазмы переносится в синаптические пузырьки, где вызывает синтез нейромедиаторов). Сильно развитый, содержащий много рибосом эндоплазматический ретикулум перикариона, заметный даже в световой микроскоп и получивший название *субстанции Ниссля* (глыбок тигроида), полностью отсутствует в аксоне. Перикарион служит также центром системы *нейротрубочек*, расходящихся лучами в дендриты и аксон и служащих для транспорта веществ. В цитоплазме нейрона присутствуют *нейрофиламенты* диаметром 8–10 нм, функции которых еще неизвестны. Хотя перикарион является центром нейрона в смысле синтеза белков и образования клеточных отростков, его локализация в клетке очень изменчива; в большинстве нейронов позвоночных он расположен в рецепторной области, а в нейронах беспозвоночных, напротив, всегда за пределами области ветвления (рис. 117, *Б*) и в большинстве случаев не возбуждается электрически.

Нейроны дифференцируются из веретеновидных нейробластов, еще не имеющих выростов и морфологически едва отличимых от окружающих клеток. После появления аксонов, процесс отрастания которых можно проследить in vitro в культуре эмбриональных клеток (с. 143), способность к делению утрачивается (с. 163).

Дендриты, а во многих случаях и перикарион образуют рецепторную область нейрона. У *сенсорных клеток* дендриты могут служить рецепторными выростами, на которых при восприятии энергии внешнего раздражения возникают локальные рецепторные потенциалы, представляющие собой первый электрически измеримый ответ на воздействие раздражителя (с. 246; рис. 130, *Б*). К дендритам, а часто и к мембране перикариона *нервных клеток* примыкают синапсы других нейронов. И

[1] Один из этих выростов выполняет функцию дендрита, другой – аксона. – *Прим. ред.*

здесь дендриты могут рассматриваться как рецепторы, т. е. как хеморецепторы, воспринимающие нейромедиаторы, выделяемые синаптическими пузырьками (рис. 117, *В*) соседнего нейрона. Таким образом, между нервными и сенсорными клетками нет принципиальных нейрофизиологических различий. **Аксон** служит для проведения возбуждения, т. е. нервных импульсов (потенциала действия, с. 229), возникающих по принципу «все или ничего» в суживающемся по направлению к аксону участке перикариона, свободном от субстанции Ниссля *аксонном холмике*. Аксоны могут быть окружены *глиальными клетками* (шванновскими клетками, лемнобластами), выполняющими роль своего рода изоляции, причем либо просто окружены (немиелинизированные волокна), либо (миелинизированные волокна) «обмотаны» плотно упакованными возникающими из этих клеток мембранными комплексами (миелиновые оболочки, мезаксоны). Миелиновые оболочки у позвоночных прерываются через определенные промежутки (1–2 мм) так называемыми перехватами Ранвье, которые играют решающую роль при проведении возбуждения.

На **синапсах** (рис. 117, *В*) возбуждение передается от одного нейрона к другому (или мышечным клеткам; с. 217, рис. 110). В коре мозга позвоночных в рецепторной области нервной клетки насчитывается до 50 000 синапсов (рис. 116, *В*). В наиболее распространенном *химическом синапсе* выделяемый пресинаптическим волокном нейромедиатор (ацетилхолин, норадреналин, глутамат, серотонин, дофамин, γ-аминомасляная кислота), диффундируя через синаптическую щель, вызывает повышение проницаемости постсинаптической мембраны для определенных ионов (K^+, Na^+ или Cl^-), что приводит к изменению мембранного потенциала. Возбуждающим синапсам противостоят тормозные синапсы, в случае которых постсинаптические волокна блокируются и потенциалов действия на них не образуется (рис. 123). Как показали опыты с морскими голожаберными моллюсками *Aplysia*, один и тот же нейромедиатор (ацетилхолин) вызывает на двух синапсах одного и того же пресинаптического волокна разные эффекты: возбуждающий – для одной постсинаптической клетки, и тормозный – для другой. Таким образом, возбуждающий или тормозный характер синапса определяется не химической природой нейромедиатора, а свойствами постсинаптических (точнее, субсинаптических) мембран (рис. 117, *В*).

Нейромедиатор вызывает на субсинаптической мембране образование *постсинаптического потенциала*, который, как и рецепторный потенциал сенсорных клеток (с. 246), может иметь различную амплитуду и пассивно (электротонически, т. е. с экспоненциально затухающей амплитудой) распространяется по постсинаптической мембране. В случае возбуждающих синапсов это сопровождается деполяризацией (с. 229) постсинаптической мембраны, а у тормозных – гиперполяризацией. Если деполяризация достигает определенного порогового значения, то вне субсинаптической мембраны возникает потенциал действия, активно передающийся вдоль постсинаптического нерва.

В особых контактных зонах с гораздо меньшим электрическим сопротивлением, чем другие участки клеточных мембран, может наблюдаться непосредственно электрическая передача сигнала (*электрические синапсы*). Такой же эффект обусловлен большой поверхностью контакта (более 1000 мкм^2) гигантских нервных волокон (например, у кольчатых червей и ракообразных).

Генерирование и проведение возбуждения

Процессы *генерирования возбуждения* связаны исключительно с клеточной мембраной нервных волокон (аксолеммой). Даже в спокойном состоянии на этой мембране в результате неравномерного распределения ионов по обе стороны от нее образуется *потенциал покоя*, равный примерно 70 мВ (внутренняя сторона мембраны заряжена отрицательно по отношению к внешней; рис. 119). Это связано с анионами белка внутри клетки, не способными проходить через плазмалемму, и с ее избирательной ионной проницаемостью. Потенциал покоя характеризуется высокой концентрацией K^+ внутри и Na^+ снаружи клетки, так как в невозбужденном состоянии проницаемость мембраны для K^+ примерно в 20 раз больше, чем для Na^+ (рис. 118; по вопросу возникновения этой разности потенциалов см. учебники по физиологии). Если электрически возбудить нервное волокно (рис. 119, *А1*), то сначала возникнет локальный потенциал (ср. рецепторный потенциал; с. 246), вслед за

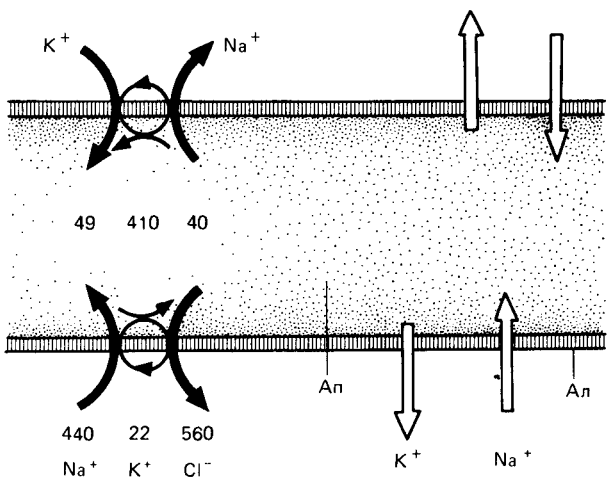
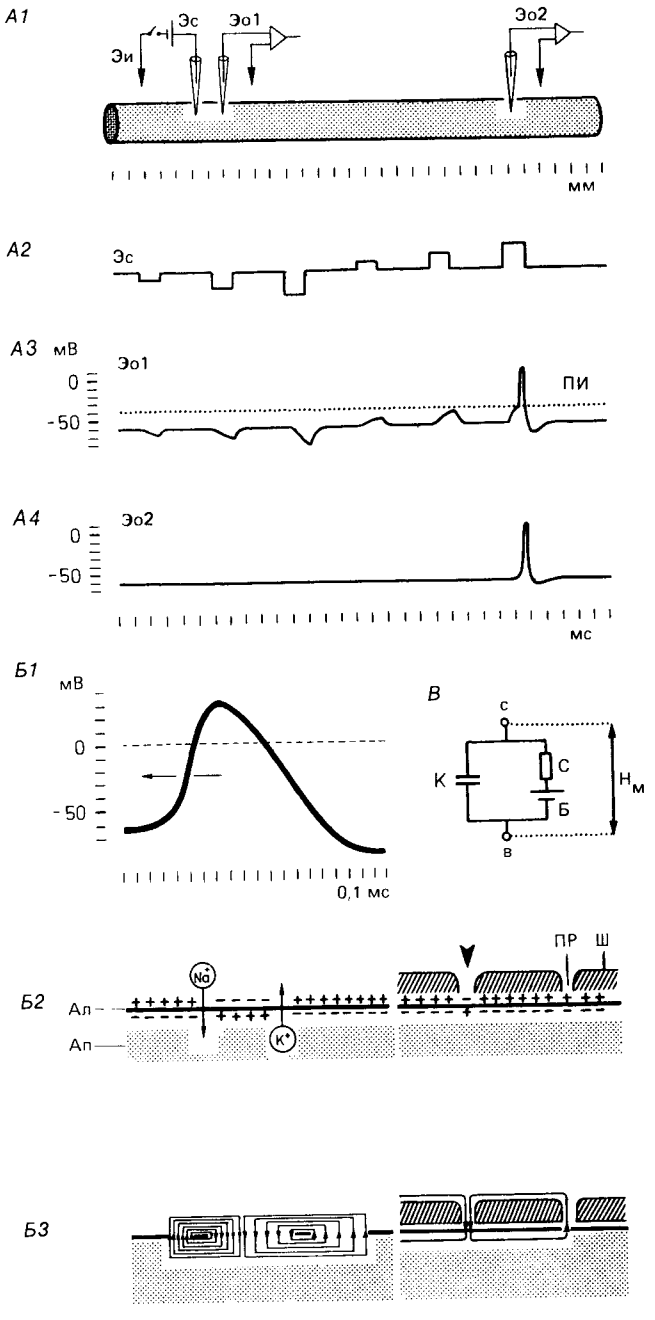


Рис. 118. Схема концентраций и потоков ионов в гигантском аксоне кальмара (*Loligo*). Черные стрелки – калиево-натриевый насос (активный ионный транспорт); белые стрелки – пассивная диффузия ионов по градиенту концентрации (ммоль/л). Во время возбуждения аксона проницаемость аксолеммы для Na^+ повышается по сравнению с состоянием покоя в 500 раз. Ал – аксолемма; Ап – аксоплазма (по Hodgkin, Keynes)

которым после превышения некоторого порога генерации импульса наступает внезапная деполяризация клеточной мембраны до + 30 мВ. Это вызвано скачкообразным возрастанием проницаемости для ионов Na^+ в 500 раз (в нервах теплокровных животных – за 0,1 мс), в результате чего они проникают внутрь клетки, изменяя ее заряд примерно на 100 мВ (*нервный импульс, потенциал действия,* или *спайк*). Поступление ионов Na^+ регулируется по принципу положительной обратной связи, т. е. начавшаяся деполяризация мембраны еще сильнее повышает ее проницаемость для Na^+. Однако в этом участвует лишь небольшая часть внеклеточных ионов Na^+. После возбуждения продолжительностью менее 1 мс (у беспозвоночных часто более 10 мс) проницаемость для Na^+ снова падает, а для K^+ увеличивается. Следовательно, выход из клетки ионов K^+ за 1 мс полностью компенсирует обусловленный поступлением Na^+ положительный заряд, и восстанавливается потенциал покоя (*реполяризация*). Непосредственно после деполяризации мембрана не способна активироваться относительно Na^+ в течение примерно 1 мс, т. е. еще такая же по силе деполяризация не приведет к повышению проницаемости для этого иона (в определенном смысле порог импульса находится в области бесконечно высоких значений деполяризации: *абсолютный период рефрактерности*). В течение следующих 1–2 мс мембрана снова может быть активирована в отношении Na^+ (*относительный период рефрактерности*).

Так как мембрана нейрона и в состоянии покоя в определенной степени проницаема для Na^+, эти ионы в соответствии с градиентом концентрации постоянно диффундируют внутрь клетки. Работающий с затратой энергии натриево-калиевый насос вновь перекачивает ионы Na^+ наружу, а K^+ – в противоположном направлении. Этот насос может быть блокирован метаболическими ядами, например динитрофенолом, однако и тогда минимальные количества Na^+, проникающие при возбуждении внутрь клетки, вызывают серию из нескольких тысяч потенциалов действия.

Потенциал действия ведет к деполяризации соседних еще не возбужденных участков мембраны (рис. 119, *Б*). Если такая деполяризация достигнет определенного порогового значения, в этом участке также генерируется потенциал действия, так что вдоль аксона возникает устойчивый поток нервных импульсов. Скорость *проведения возбуждения* возрастает с диаметром аксона. Гигантские нервные волокна, встречающиеся у различных беспозвоночных (кольчатые черви, членистоногие, головоногие моллюски) и достигающие диаметра 1 мм, обладают максимальной среди немиелизированных нервных волокон скоростью проведения (30 м/с). У имеющих миелиновую оболочку аксонов позвоночных возбудимы только участки аксолеммы в перехватах Ранвье (см. рис. 119, *Б2*, *Б3*). Возбуждение здесь как бы перескакивает от одного перехвата Ранвье к другому (сальтаторное проведение), за счет чего даже в тонких нервных волокнах достигается скорость проведения 120 м/с.



Нервные системы

Совокупность нейронов образует нервную систему. В простейшей форме эта система представлена сетевидным соединением мультиполярных нервных клеток (нервная сеть, **диффузная нервная система**), не имеющих специальных соединительнотканных оболочек. Такие сети, в которых возбуждение распространяется с сильной задержкой (с большим декрементом), образуют всю нервную систему многих кишечнополостных и встречаются также наряду с централизованными нервными системами у более высокоорганизованных многоклеточных (у иглокожих, с. 414; в мускулатуре ноги моллюсков или во внутренних органах, например, кишечном тракте и сердце, членистоногих и позвоночных).

Однако даже у организмов, имеющих только диффузную нервную систему, наблюдаются четкие предпосылки к функциональному разделению различных нейронов или даже целых участков нервной сети. Например, у медузы *Aurelia* (рис. 120) непосредственно под эктодермальным покровным эпителием находится тонкая сеть из *мультиполярных нейронов*, связанная с сенсорными клетками на поверхности и управляющая движениями при захвате пищи. Независимо от нее функционирует вторая нервная сеть, биполярные нейроны которой связаны с кольцевой и радиальной мускулатурой и вызывают ее ритмичные

Рис. 119. Возникновение и передача потенциала действия на примере аксона кальмара. *А1* – схема опыта: положение стимулирующего (Эс) и отводящих (Эо1 и Эо2) электродов на аксоне (диаметр 0,5 мм). *А2* – характер раздражения, подаваемого на Эс: деполяризация аксолеммы – отрезки над прямой, гиперполяризация – под прямой. *А3* – изменение потенциала аксолеммы в области Эо1: первые пять раздражений приводят к градуальной гипер- или деполяризации (локальные потенциалы); при шестом раздражении локальная деполяризация превышает порог возникновения импульса (ПИ), в результате чего возникает распространяющийся потенциал действия. *А4* – примерно через 1 мс (скорость проведения 20 м/с) потенциал действия регистрируется Эо2. *Б1* – распространение потенциала действия в направлении, указанном стрелкой. *Б2* – проникновение Na^+ и выход K^+ как следствия повышения избирательной проницаемости аксолеммы (Ал) для Na^+ и K^+; оба противоположно направленных потока ионов обусловливают восходящую и нисходящую фазы потенциала действия. *Б3* – направления тока в аксоплазме (Ап) и во внешней среде. На рис. *Б2* и *Б3* слева изображен немиелинизированный, а справа – миелинизированный аксон со шванновскими клетками (Ш) и перехватами Ранвье (ПР). Стрелка указывает активированный перехват Ранвье. Следует иметь в виду, что на рис. *Б1* масштаб временной, а на рис. *Б2* и *Б3* – пространственный. *В* – эквивалентная схема аксолеммы: конденсатор (К) соответствует мембранной емкости (1 мкФ/см^2); С – параллельно подключенное сопротивление как аналог ионной проницаемости (1 кОм·см^2); Б – батарея в качестве зарядного устройства (натриево-калиевого насоса). Напряжение на мембранном конденсаторе ($H_м$) равно 60 мВ (внутри клетки – в; снаружи – с)
Эи – индифферентный электрод

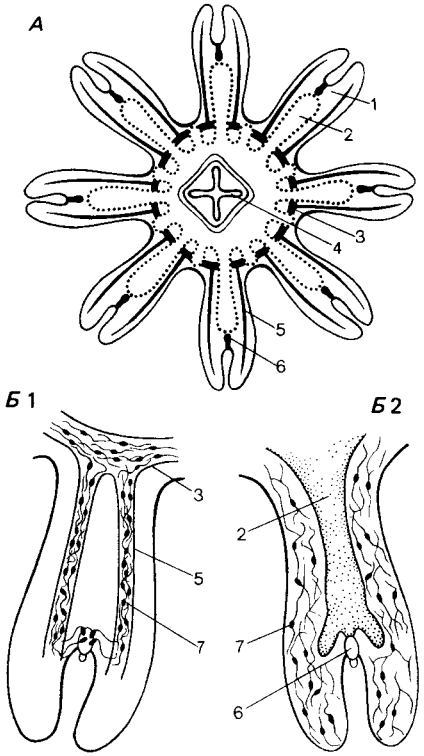


Рис. 120. Типы нервных сетей медузы *Aurelia*. *А* – личинка медузы. *Б* – раздельное изображение обеих нервных систем (*Б1* – биполярные и *Б2* – мультиполярные нейроны) краевой лопасти. 1 – краевая лопасть; 2 – гастральная полость; 3 – кольцевая мускулатура; 4 – ротовое отверстие; 5 – продольная (радиальная) мускулатура; 6 – ропалий (орган чувств); 7 – нейроны (по Bullock, Horridge)

сокращения, обеспечивающие плавательные движения. Такое разделение нервной системы на две различающиеся анатомически и функционально (в частности, по скорости проведения) нейронных сети обеспечивает раздельную координацию плавательной и пищевой активности.

В **централизованной нервной системе** перикарионы нервных клеток сконцентрированы в отдельных ганглиях, которые нервными тяжами связаны между собой и с периферией, т. е. органами чувств и эффекторами. Эти тяжи (нервы) состоят из аксонов, отходящих от тел находящихся в ганглиях нервных клеток. Переходная ступень между диффузной и централизованной нервными системами представлена особыми нервными тяжами, включающими не только аксоны, но и перикарионы, которые, таким образом, находятся не только в ганглиях. Такие тяжи встречаются прежде всего у плоских червей.

В централизованной нервной системе, наиболее развитой у головоногих моллюсков, членистоногих и позвоночных, *рефлекторная дуга* с участием всего нескольких нейронов представляет собой механизм особенно быстрого ответа на раздражение. При этом возбуждение сенсорных нейронов (с. 225) передается либо непосредственно, либо

через небольшое число вставочных нейронов двигательным нервным клеткам. Рефлекторную дугу удобно рассмотреть на примере *управления мышечной деятельностью*. В скелетных мышцах млекопитающих между мышечными волокнами расположены так называемые мышечные веретена, служащие рецепторами растяжения. Если мышца (рис. 121, например, разгибатель) пассивно растянута, от нее через сенсорные нейроны возбуждение передается непосредственно мотонейронам (клетки переднего рога) в спинном мозгу, которые в свою очередь вызывают сокращение мышцы, препятствуя тем самым пассивному растяжению. Так как в спинном мозгу рефлекторная дуга проходит только через один синапс, говорят о моносинаптическом рефлексе. Однако в то же время мотонейрон, иннервирующий антагонистическую мышцу (сгибатель), тормозится вставочным нейроном, что препятствует дальнейшему растяжению разгибателя, которое вызывалось бы дополнительным сокращением сгибателя. За счет участия других нервных клеток такая система может усложниться настолько, что в конечном итоге будет не только противодействовать пассивному растяжению за счет немедленного ответного сокращения, но и управлять различными по интенсивности сокращениями мышц при активных (произвольных) движениях. В формировании таких тонко отрегулированных движений сокращения, обусловленные описанными выше быстропроводящими мотонейронами (α-волокна, скорость проведения 80–120 м/с), участвуют лишь косвенно. Сначала возбуждаются более тонкие двигательные γ-волокна с более медленным проведением, иннервирующие мышечные веретена и вы-

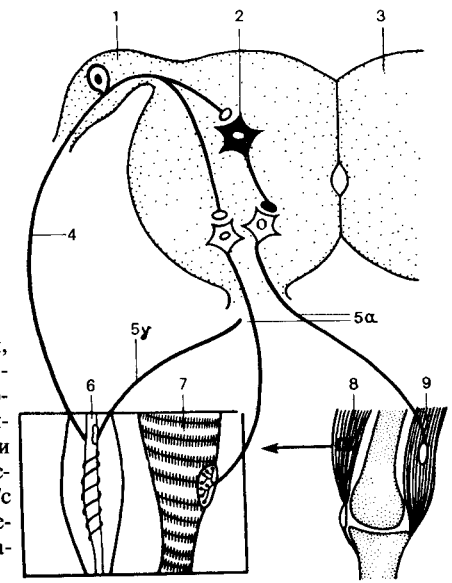


Рис. 121. Схема рефлекторной дуги, участвующей в мышечном сокращении: 1 спинальный ганглий; 2 – тормозный вставочный нейрон; 3 – спинной мозг; 4 – сенсорный нейрон; 5 – α- и γ-мотонейроны с различными скоростями проведения (80–120 м/с и 40 м/с соответственно); 6 – мышечное веретено; 7 – мышечное волокно; 8 – разгибатель; 9 – сгибатель

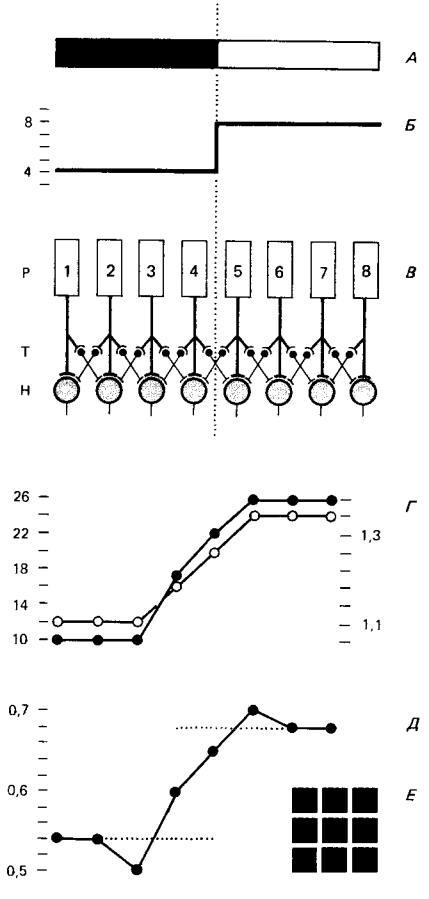


Рис. 122. Схема связей нервных клеток, служащая для обострения контраста зрения за счет латерального торможения. *А* – зрительный раздражитель. *Б* – распределение светлоты на рисунке. *В* – схема подключения системы рецепторов (например, сетчатки человека). *Г* – освещенность отдельных рецепторов (1–8 на рис. *В*) в соответствии с перекрыванием их рецептивных полей (○, левая ось ординат) и распределение возбуждения рецепторов после логарифмического преобразования силы раздражения (освещенности) (●, правая ось ординат). *Д* – распределение возбуждения в нейронах второго порядка в результате латерального торможения (коэффициент торможения 0,25). *Е* – психофизическое доказательство латерального торможения: расположенные между черными квадратами белые полосы кажутся светлее, чем их пересекающиеся участки, воспринимающиеся как темные точки. Т – тормозные нейроны (например, горизонтальные клетки наружного слоя сетчатки; см. рис. 136, *Б*); Н – нейроны второго порядка (например, биполярные клетки); Р – рецепторы (например, палочки)

зывающие локальное кратковременное сокращение их мышечных волокон. Такое сокращение растягивает мышечные веретена и вызывает через моносинаптическую рефлекторную дугу (сенсорный нейрон + + α-мотонейрон) сокращение всей мышцы.

Чем больше нейронов задействовано в регуляторной нервной цепи (дуге), тем труднее объяснить ее функционирование на основе свойств этих нейронов и их специфических переключений. Однако известны некоторые его общие принципы, проявляющиеся в самых различных участках нервной системы. Например, путем *латерального торможения* можно усилить локальные возбуждения, т. е. выделить их на фоне возбуждений окружающих участков. При этом возбуждение нервной клетки ослабляет возбудимость соседних (например, за счет постсинаптической гиперполяризации; с. 227).

Если спроецировать на сетчатку глаза рисунок, состоящий из белой и черной половин (рис. 122, *А*), то возникает вопрос, насколько четко оптической системой воспринимается граница между ними, т. е. скачок от высокой к низкой светлоте (рис. 122, *Б*), так как перекрывание рецептивных полей отдельных зрительных рецепторов ведет к размыванию этой границы (рис. 122, *Г*). Размывание происходит за счет того, что рецепторы, которые в идеале должны были бы воспринимать только темный или светлый участок, в действительности воспринимают оба их и поэтому посылают сигнал, соответствующий средней светлоте (например, рецепторы 4 и 5 на рис. 122, *В*). Однако, поскольку за счет латерального торможения каждый рецептор ослабляет сигналы, исходящие от соседних рецепторов, светлые и темные участки около границы вызывают более сильное и соответственно более слабое возбуждение, чем удаленные от границы области с такой же светлотой (стр. 122, *Д*). Таким образом ликвидируется не только обусловленное перекрыванием рецептивных полей размывание границы, но даже усиливается контраст между половинами рисунка. Механизм латерального торможения был непосредственно показан электрофизиологическими методами на примере сложного глаза мечехвоста (с. 259). Он ведет к строгой локализации раздражения и в случае рецепторов, чувствительных к давлению (с. 278).

Гораздо меньше известно о механизмах взаимодействия нейронов на более высоких уровнях централизованной нервной системы. В качестве примера рассмотрим *кору мозжечка*, так как ее поверхность отличается относительно простым и однородно повторяющимся строением. Простота выражается в том, что эта кора (с. 240) имеет только два «входа» (через лазящие и мшистые волокна), один «выход» (через клетки Пуркинье) и всего шесть хорошо анатомически различимых типов нейронов (наряду с перечисленными еще клетки-зерна, клетки Гольджи и корзинчатые клетки; рис. 123).

Эти типы нейронов функционально связаны между собой следующим образом: *клетки Пуркинье*, наиболее типичные и единственные эфферентные нейроны мозжечка, возбуждаются, с одной стороны, непосредственно лазящими волокнами, а с другой – сложной тормозной системой *мшистых волокон*. При этом каждая мшистая клетка вступает в синаптические контакты примерно с тысячью клеток-зерен. Восходящие аксоны этих клеток-зерен разветвляются в поверхностной зоне коры на два параллельных волокна длиной 1,5 мм каждое, иннервирующих клетки Пуркинье. Одновременно параллельные волокна подключены к корзинчатым клеткам, тормозящим в свою очередь клетки Пуркинье и клетки Гольджи, которые оказывают обратное тормозное влияние на клетки-зерна. Вследствие такого подключения четко локализованная активность мшистого волокна возбуждает через расходящиеся в противоположных направлениях параллельные волокна (1,5 мм) все клетки Пуркинье в полосе длиной 3 мм. В то же время корзинчатые клетки, также возбужденные параллельными волокнами, тормозят деятельность

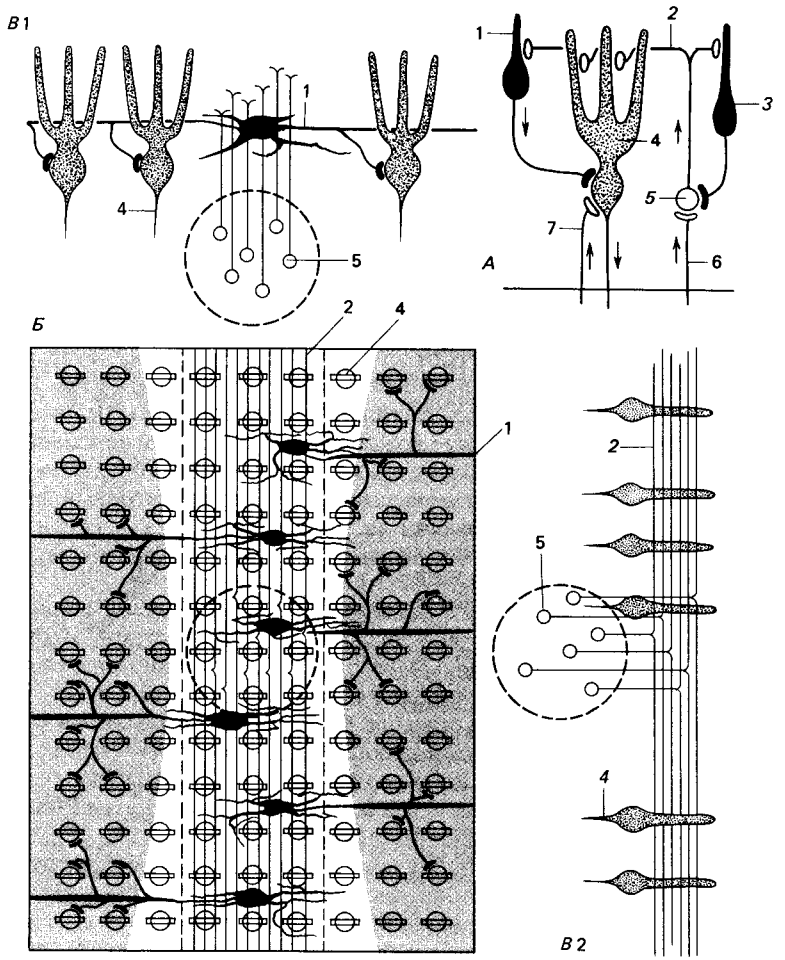


Рис. 123. Схема связей нервных клеток в коре мозжечка млекопитающих. *А* – схема подключения. Белым показаны возбуждающие, черные – тормозные синапсы и нейроны; стрелками – направление распространения возбуждения. *Б* – вид коры мозжечка сверху: заключенные на схеме в круг клетки-зерна возбуждают своими параллельными волокнами все клетки Пуркинье в полосе длиной 3 мм (светлая зона). Одновременно они тормозят через корзинчатые клетки расположенные по сторонам от этой зоны клетки Пуркинье (пунктирная зона). *В* – продольные срезы коры мозжечка, параллельные (*В1*) узкой и (*В2*) широкой сторонам схемы *Б*. 1 – корзинчатая клетка; 2 – параллельное волокно; 3 – клетка Гольджи; 4 – клетка Пуркинье; 5 – клетка-зерно; 6 – мшистое волокно; 7 – лазящее волокно (по Essles, Szentagothai)

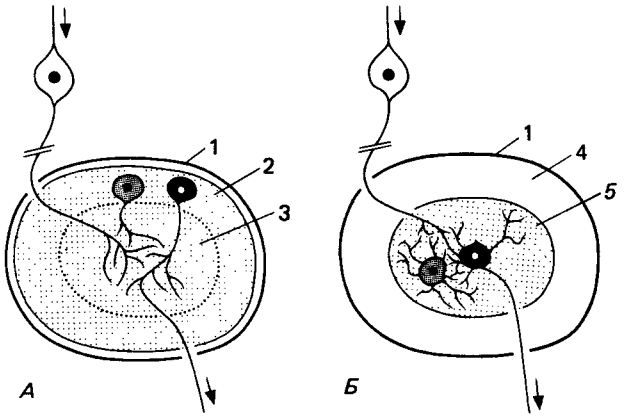


Рис. 124. Схема строения ганглиев беспозвоночных (*А*) и позвоночных (*Б*). Белым обозначен сенсорный нейрон; черным – двигательный нейрон; точками – вставочный нейрон; стрелки указывают направление распространения возбуждения. 1 – соединительнотканная оболочка; 2 – зона тел нейронов; 3 – нейропиль; 4 – белое вещество; 5 – серое вещество

всех клеток Пуркинье, расположенных в двухмиллиметровой зоне по обе стороны от возбужденной полосы. В результате поступающие возбуждения фокусируются в узко ограниченном пространстве.

В зависимости от планов строения животных различают разные типы центральных нервных систем (ЦНС), среди которых наивысшего развития достигают, с одной стороны, брюшная нервная цепочка кольчатых червей (рис. 205) и членистоногих (рис. 216, 225), а с другой – трубчатая нервная система хордовых (рис. 269). В анатомическом строении ганглиев этих систем наблюдаются принципиальные различия. У членистоногих, как и у всех беспозвоночных (рис. 124), перикарионы расположены во внешней части ганглия и не принимают участия в передаче возбуждения (ср. также рис. 117, *Б*), которая протекает исключительно в центральном *нейропиле*, где разветвления дендритов сенсорных, двигательных и вставочных нейронов вступают в двусторонние синаптические связи. Эти зоны четко отграничены у беспозвоночных животных. У позвоночных обе эти зоны объединены в *серое вещество* (рис. 124, *Б*), окруженное миелинизированными волокнами (*белое вещество*).

В *брюшной нервной цепочке* каждому сегменту тела первоначально соответствует пара ганглиев, в которой возбуждения, поступающие от сенсорных клеток сегмента, могут быть переключены на мотонейроны того же сегмента, Таким образом, пара ганглиев сегмента с относящимися к ней сенсорными клетками и мышцами представляет собой в известной степени самостоятельный реагирующий аппарат. Координация движений между сегментами достигается за счет продольно прохо-

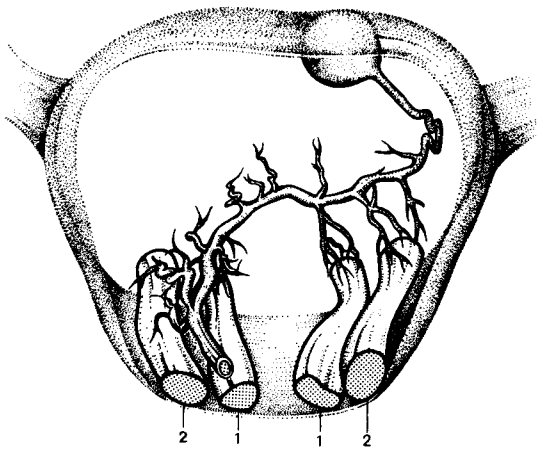


Рис. 125. Связи нейронов в брюшном ганглии ракообразного *Procambarus clarkii*. Подводимое по срединным (1) и боковым (2) гигантским аксонам возбуждение передается мотонейрону (перикарион расположен дорсально), связанному с плавательной мускулатурой брюшка. Ход отростков мотонейрона реконструирован по серийным срезам после введения флюоресцентного красителя (по Kennedy)

дящих коннектив. *Гигантские волокна*, возникшие за счет увеличения отдельных или слияния нескольких аксонов, проходят через отдельные пары ганглиев, не прерываясь синапсами и в результате образуя вдоль продольной оси животного быстро проводящие пути возбуждения, которые могут использоваться при резких защитных реакциях (рефлекс сокращения тела дождевого червя; скачкообразное отплывание назад у ракообразных; рис. 125). Хотя у более высокоорганизованных форм координация нескольких сегментарных аппаратов возрастает вплоть до функционального объединения и подчинения мозговым центрам, даже у насекомых целостная картина возбуждения (например, при беге или защитных движениях) все еще программируется в соответствующих сегментарных ганглиях и лишь запускается или тормозится мозгом.

Членистоногие и в целом беспозвоночные все чаще становятся *предпочтительными объектами нейрофизиологических исследований*, так как они выгодно отличаются от позвоночных размерами тела и относительно небольшим числом нервных клеток. В то время как в центральной нервной системе человека насчитывается 10^{10}–10^{11} нейронов, у речного рака *Astacus* их всего $0{,}5 \cdot 10^6$. Для координации движений его клешни, включающей шесть активно-подвижных суставов, служат всего около 25 мотонейронов. В то же время у млекопитающих от одного сегмента спинного мозга к соответствующим мышцам отходит несколько тысяч двигательных нейронов. Частота сердечных сокращений у *Astacus* регулируется только девятью нервными клетками. У человека в

сетчатке глаза примерно $1{,}3 \cdot 10^8$ зрительных рецепторов, а в сложном глазу мухи дрозофилы только $5{,}6 \cdot 10^3$. У морских голожаберных моллюсков *Hermissenda* сетчатка каждого из двух камерных глаз содержит только пять зрительных рецепторов, которые, однако, как у мечехвоста и позвоночных, связаны механизмом латерального торможения (с. 234). Только две клетки служат для восприятия ультразвука в органах «слуха» некоторых ночных бабочек. Из 1800 нейронов висцерального ганглия *Aplysia* (голожаберный моллюск, широко используемый в нейрофизиологических исследованиях) в настоящее время индивидуально идентифицировано 30, что позволило недавно анатомически и физиологически выявить некоторые регуляторные нервные цепи. Максимальный диаметр перикарионов этих клеток достигает 1 мм, и вместе с гигантскими аксонами кальмара *Loligo* (диаметр 800–1000 мкм) они относятся к самым крупным нервным клеткам.

У *позвоночных* разные отделы центральной нервной системы не разграничены жестко по сегментам тела, хотя места отхождения нервов указывают на ее метамерное строение. При этом расположенные в стенке *нервной трубки* группы нейронов образуют в отдельных участках центральной нервной системы относительно самостоятельные аппараты, которые могут выполнять конкретные функции.

Наиболее ярко это выражено у хордовых, передвигающихся за счет деятельности сегментарно организованной мускулатуры туловища. Короткие отрезки тела ланцетника способны (рис. 250) выполнять волнообразные плавательные движения; обезглавленная акула плавает почти так же, как нормальная. У высокоорганизованных животных возбуждения, поступающие в участок спинного мозга, могут передаваться внутри этого участка на мотонейроны. Таким образом, регуляторные нервные цепи, обеспечивающие сложную последовательность движений (например, рефлекс обхватывания у самца лягушки; плавательные движения водоплавающих птиц), связаны с короткими отрезками спинного мозга. Если у млекопитающего перерезать ствол мозга между средним и задним его отделами (с. 240) и к тому же удалить кору мозжечка, то животное останется стоять в «децеребрационной ригидности», так как тонус мышц-разгибателей конечностей сильно повысится. Однако пассивно двигая голову таких *децеребрированных животных*, еще удается вызвать у них позные рефлексы в виде сгибания и распрямления лап. Одностороннего повышения тонуса мышц-разгибателей не наблюдается, если мозг перерезан перед средним отделом. Такие лишенные переднего мозга (*мезэнцефальные*) животные могут вполне координированно двигать лапами, ложиться и в противоположность децеребрированным активно вставать (рефлексы вставания). Если у млекопитающего удалить только двигательную кору (*декортицированное животное*), исчезнет лишь приобретенная и спонтанная двигательная активность (произвольные движения).

С повышением уровня организации позвоночных происходящие в спинном мозге переключения все в большей степени контролируются

головным мозгом, что проявляется уже в том, что к нему передаются поступающие в спинной мозг возбуждения. У более низкоорганизованных водных позвоночных эти восходящие пути спинного мозга развиты еще слабо, так как здесь важнейшие сенсорные органы поверхности тела, дистантные рецепторы боковой линии (с. 279) и распределенные по всему эпидермису вкусовые почки имеют обособленные проводящие пути, ведущие к головному мозгу, минуя спинной,– латеральный (VIII пара) и лицевой (VII пара) нервы[1)] (ср. ниже). И напротив, уже у низших позвоночных хорошо выражены нисходящие спинномозговые пути. У рыб и личинок амфибий они образуют одну пару гигантских волокон (*маутнеровские клетки*), перикарионы которых расположены в продолговатом мозгу. Непосредственная связь между передним и спинным мозгом появляется впервые у млекопитающих в виде пирамидных нервных путей. Она обеспечивает непосредственное влияние центров переднего мозга на двигательные процессы. Разные отделы головного мозга позвоночных отличаются у различных классов многими особенностями (рис. 126).

Продолговатый мозг сходен по форме у всех позвоночных. От этого отдела отходит большинство черепно-мозговых нервов (рис. 269). Сюда идут нервы (VIII пара – равновесно-слуховой нерв) от лабиринта (с. 281), а у рыб и водных амфибий – от органов боковой линии. Продолговатый мозг обеспечивает сенсорную и двигательную иннервацию висцерального скелета, т. е. челюстной области, подъязычных и жаберных дуг и их производных (V, VII, IX и X пары – тройничный, лицевой, языкоглоточный и блуждающий нервы; с. 453). Здесь же находятся центры, управляющие вегетативными функциями (дыханием, иннервацией сосудов, обменом веществ, сном).

Мозжечок (задний мозг) отходит от крыши переднего участка продолговатого мозга. Сюда передаются возбуждения от сенсорных окончаний в мышцах и сухожилиях, а также в лабиринте уха, благодаря чему этот отдел является центром координации движений и мышечного тонуса. В зависимости от того, необходимо данной группе животных хорошо сохранять равновесие, а также быстро и точно передвигаться (рыбы, птицы, млекопитающие; рис. 126, *А*, *Б*, *Д*, *Е*) или нет (амфибии, большинство пресмыкающихся; рис. 126, *В*, *Г*), мозжечок развит в разной степени.

Средний мозг содержит у более низкоорганизованных позвоночных зрительный центр (зрительную крышу), значение которого утрачивается по мере возрастания той роли, которую играет переключение волокон зрительных нервов в промежуточном мозгу. У млекопитающих основной зрительный центр смещается в передний мозг (зрительная кора) и зрительные возбуждения в небольшом объеме получают только находящиеся спереди верхние бугорки четверохолмия. По-видимому, у

[1)] В иннервации боковой линии принимает участие и X пара черепномозговых нервов. – *Прим. ред.*

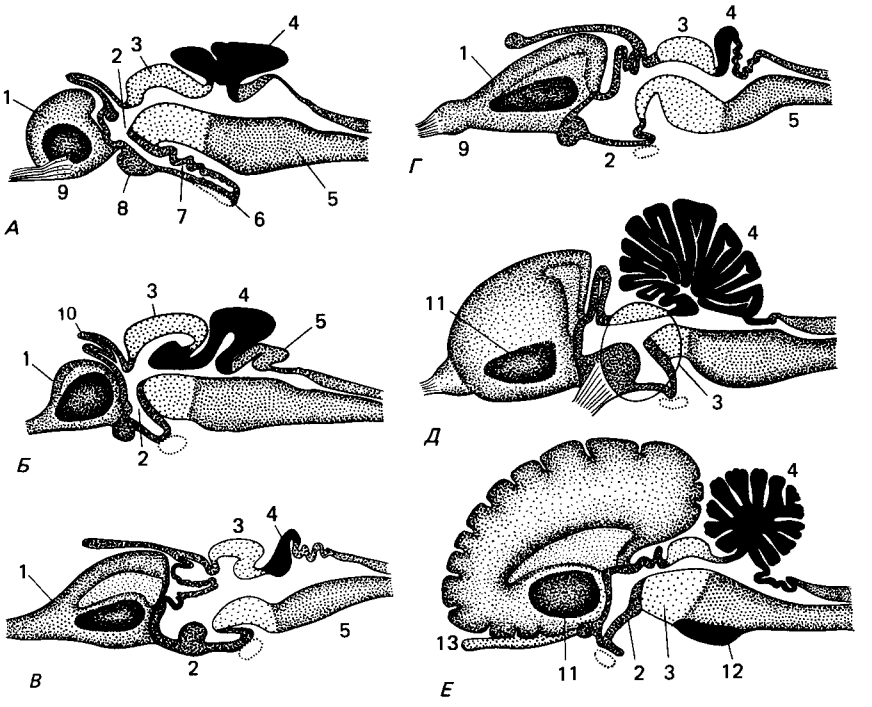


Рис. 126. Мозг позвоночных. На сагиттальных разрезах правое полушарие представлено прозрачным. Внутри него «просвечивают» базальный ганглий, первый желудочек и плащ. *А* – акула; *Б* – костистая рыба; *В* – амфибия (лягушка); *Г* – пресмыкающееся; *Д* – птица; *Е* – млекопитающее. 1 – передний мозг; 2 – промежуточный мозг; 3 – средний мозг (на рис. *Д* показано его боковое выпячивание); 4 – мозжечок; 5 – продолговатый мозг; 6 – гипофиз; 7 – воронка; 8 – место входа зрительного нерва; 9 – обонятельная луковица; 10 – эпифиз; 11 – базальный ганглий; 12 – мост (волокна, связывающие две половины мозжечка); 13 – обонятельная доля

млекопитающих они воспринимают местоположение объектов в поле зрения, в то время как зрительная кора обеспечивает идентификацию локализованных объектов. Крыша среднего мозга с многослойной корой особенно хорошо дифференцирована у птиц. Первоначально наряду со зрительными здесь находятся и слуховые центры, о чем еще свидетельствует наличие нижних бугорков четверохолмия у млекопитающих. У всех пойкилотермных позвоночных средний мозг является основной областью нервной координации. Вентральные области среднего, заднего и продолговатого мозга часто объединяют в *ствол мозга*.

У млекопитающих роль главного «пульта переключения» (который связан в основном с парным зрительным бугром, *таламусом*, и в том числе с *латеральными коленчатыми телами* в его составе) выполняет

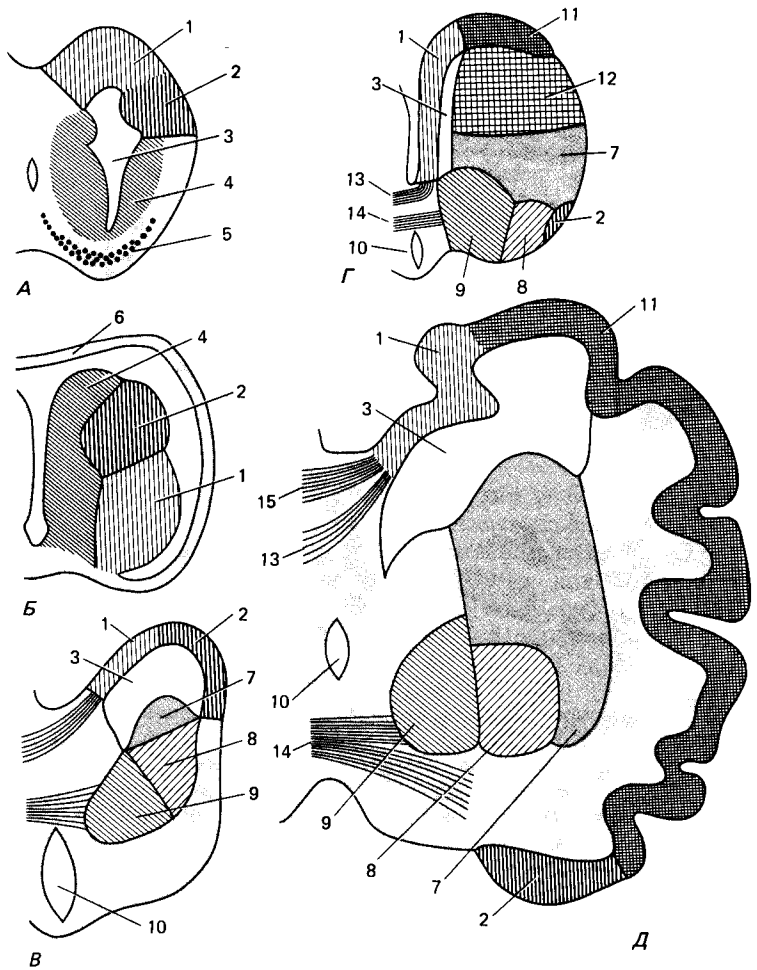


Рис. 127. Передний мозг позвоночных. Поперечный разрез через правые полушария хрящевой рыбы (*А*), костистой рыбы (*Б*), пресмыкающегося (*В*); птицы (*Г*), млекопитающего (*Д*). 1 – архипаллиум; 2 – палеопаллиум; 3, 10 – желудочки; 4 – базальный ганглий; 5 – обонятельная кора (у хрящевых рыб); 6 – кроющая пластина (костистые рыбы); 7 – неостриатум; 8 – архистриатум; 9 – палеостриатум; 11 – неопаллиум; 12 – гиперстриатум (птицы); 13 – комиссура плаща; 14 – передняя комиссура; 15 – мозолистое тело (млекопитающие)

промежуточный мозг, отходящий в других группах на задний план. Этот отдел является посредником между передним мозгом и каудально расположенными отделами. У млекопитающих здесь же оканчивается большинство зрительных нервных волокон сетчатки, переключающихся

на волокна, идущие к коре переднего мозга (геникуло-кортикальный путь). *Гипоталамус*, вентральная часть промежуточного мозга, представляет собой центр вегетативных функций и аффективного поведения, взаимодействующий в этом отношении с лимбической системой переднего мозга, т. е. более древними областями коры, перекрытыми новой корой (неокортексом) переднего мозга (рис. 127).

Передний (конечный) *мозг* всегда состоит из двух полушарий – пузеревидных выпячиваний, отходящих от переднего конца промежуточного мозга (рис. 127, 269). Основание каждого полушария утолщено; здесь находятся *базальные ганглии* (в частности, *полосатое тело,* или *стриатум*). Остальная часть стенки полушария образует мозговой плащ (*паллиум*). Спереди от колбовидных выростов в основании полушарий (*обонятельных луковиц*) отходят волокна обонятельных нервов (I пара), переключающиеся здесь на другие ганглии. Эти вторичные обонятельные пути оканчиваются в периферийных частях основания мозга (*обонятельные доли*), а у рыб пронизывают весь мозговой плащ. Таким образом, передний мозг первоначально является обонятельным мозгом. После амфибий в ходе эволюции развивается часть плаща, не содержащая вторичных обонятельных путей (неопаллиум), которая, особенно у млекопитающих, становится важнейшим отделом центральной нервной системы. Сюда сходятся проводящие пути всех органов чувств, большое число внутрицентральных путей связывает отдельные участки коры между собой, в результате чего неопаллиум со своими сенсорными, двигателями и ассоциативными полями представляет собой высший нервный центр, приобретающий в эволюционном ряду позвоночных все большее влияние на другие центры. У амфибий передний мозг непосредственно связан только с промежуточным, у зауропсид – уже и со средним, а у млекопитающих начинающиеся в коре переднего мозга нисходящие нервные волокна достигают всех отделов мозга вплоть до спинного (*пирамидные пути*). У птиц тип переднего мозга, характерный для рептилий, эволюционно развивался в ином, чем у млекопитающих, направлении. Дифференцировка бывшего базального ганглия (нео- и гиперстриатум) здесь шла намного интенсивнее, чем увеличение объема неопаллиума (рис. 127, *Г*).

У более высокоорганизованных млекопитающих *неокортекс* анатомически и функционально перекрывает филогенетически более древние некогда высшие интеграционные центры низших млекопитающих (*архи- и палеопаллиум;* лимбическая система) и пресмыкающихся (*базальные ганглии*). Развившиеся нервные переключения неокортекса не интегрировали полностью древние регуляторные программы в новую единую систему, а иерархически подчинили их себе. Лимбическая система с гиппокампом рассматривается в настоящее время как область, отвечающая за эффективное поведение, связанное с самосохранением и самовыражением, а также за кратковременную память (с. 304). Подкорковые базальные ганглии (*стриатум* и *бледный шар*) управляют устойчивыми двигательными программами (контроль положения тела в простран-

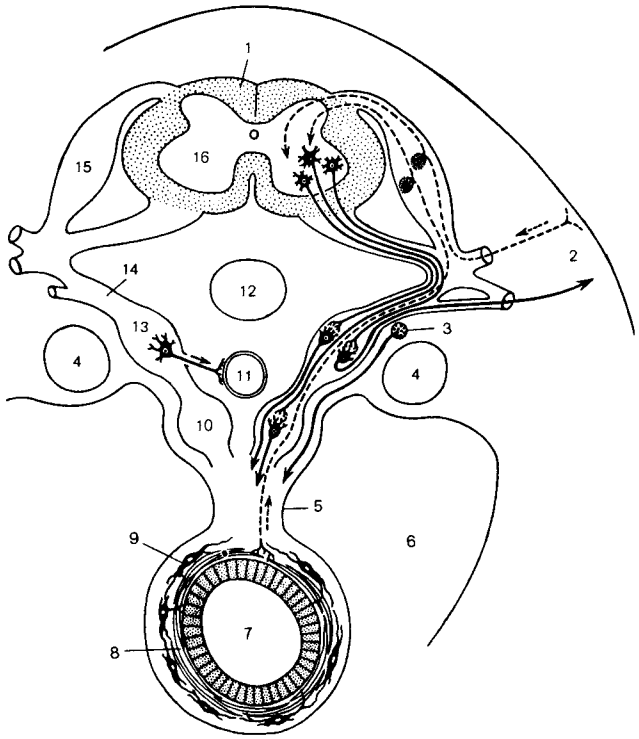


Рис. 128. Симпатическая нервная система позвоночных. Черным показаны висцеральные мотонейроны в спинном мозгу и симпатические нейроны; пунктиром – сенсорные нервные клетки. 1 – белое вещество спинного мозга (слои нервных волокон); 2 – кожа; 3 – ветвь блуждающего нерва; 4 – вены; 5 – брыжейка; 6 – целом; 7 – кишка; 8 – гладкая мускулатура; 9 – нервная сеть; 10 – расположенный ближе к периферии симпатический ганглий; 11 – аорта; 12 – хорда; 13 – ганглий симпатического ствола; 14 – нерв, ведущий к ганглию симпатического ствола (соединительная ветвь); 15 – спинальный ганглий; 16 – серое вещество спинного мозга

стве). У их нейронов оканчиваются идущие от двигательной коры *экстрапирамидные* волокна, которые переключаются здесь и (или) в подкорковом стволе мозга (с. 241) и служат для запуска и контроля запрограммированных корой локомоторных процессов (с. 239).

У более высокоразвитых позвоночных и беспозвоночных определенные участки нервной системы, иннервирующие внутренние органы, в значительной степени автономны от центральной нервной системы и выделяются в *вегетативную,* или *висцеральную, нервную систему.* У кольчатых червей и членистоногих имеются расположенные прежде всего около передней кишки специальные ганглии, нервы от которых тянутся к различным отделам кишечника, слюнным железам и другим

внутренним органам (например, к сердцу). У позвоночных вегетативная нервная система состоит из *симпатических* волокон грудного и верхнепоясничного отделов спинного мозга (рис. 128) и *парасимпатических* волокон, отходящих от ствола головного мозга (прежде всего в составе блуждающего нерва) и крестцового отдела спинного мозга. Идущие от ЦНС (преганлионарные) волокна симпатической системы переключаются в парных расположенных по обеим сторонам позвоночника ганглиях (симпатический ствол) на вторичные (постганглионарные) волокна. Парасимпатические ганглии находятся вблизи исполнительных органов (сердца, легких, задней кишки, мочевого пузыря), в результате чего преганглионарные волокна намного превосходят по длине постганглионарные. Нейромедиатором в преганглионарных волокнах всегда является ацетилхолин, а в постганглионарных – ацетилхолин в парасимпатических (*холинэргическая система*) и норадреналин в симпатических (*адренэргическая система*). Адреналин тормозит сокращение гладкой кишечной мускулатуры, но возбуждает сосудистую мускулатуру сердца, артерий и вен. Ацетилхолин действует антагонистически. Одни и те же нейромедиаторы вегетативной нервной системы действуют тормозяще или возбуждающе в зависимости от исполнительных органов (эффекторов) (с. 227). То, что пропускание через сердце физиологического раствора с веществом, выделенным из блуждающего нерва, вызывает уменьшение спонтанного ритма его сокращений, привело в 30-е годы к открытию нейромедиаторных свойств ацетилхолина («вещество блуждающего нерва»).

У более низкоорганизованных позвоночных вегетативная иннервация различных областей тела происходит альтернативно за счет либо симпатических, либо парасимпатических волокон. Однако в ходе эволюции с расширением иннервируемых областей антагонизм обеих систем в органах с двойной иннервацией все больше усиливается. В качестве первого признака такого антагонизма можно назвать попеременную работу симпатически иннервируемой мышцы, суживающей зрачок, и парасимпатически иннервируемой мышцы, его расширяющей (у млекопитающих взаимосвязь противоположная).

Сенсорные системы

Сенсорные органы (органы чувств) преобразуют воспринимаемое ими *раздражение* в передаваемое центральной нервной системе *возбуждение.* При этом **раздражителями** являются физические и химические факторы или их изменения в окружающей организм среде, приводящие к возникновению возбуждения в определенных клетках (рецепторы, или *сенсорные клетки*). Испускаемая раздражителем энергия всегда значительно меньше, чем та, которая необходима для запуска процесса возбуждения. Таким образом, функция раздражителей не энергетическая, а сигнальная (пусковой эффект).

Поступающие на поверхность сенсорных органов «входные» раздражения могут быть измерены физически. Часто они преобразуются

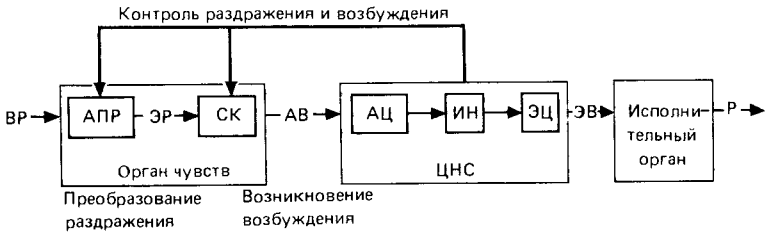


Рис. 129. Схема потоков раздражения и возбуждения в органах чувств и в нервной системе. АВ – афферентное возбуждение; АЦ – афферентный центр; ЭВ – эфферентное возбуждение; ВР – входное раздражение; ЭЦ – эфферентный центр; ИН – интернейроны; ЭР – эффективное раздражение; Р – реакция; АПР – аппарат, проводящий раздражение; СК – сенсорные клетки

с помощью ненервного проводящего аппарата в «эффективные» раздражения, которые затем возбуждают рецепторную клетку (рис. 129). Так, например, хрусталик глаза у позвоночных изменяет спектральный состав попадающего на сетчатку света, отфильтровывая его ультрафиолетовую составляющую. Проводящий раздражения аппарат среднего и внутреннего уха трансформирует звуковые колебания барабанной перепонки в боковые отклонения (сдвиги) чувствительных волосков кортиева органа (с. 282; рис. 154). «Эффективные» раздражения приводят к возникновению в сенсорных клетках возбуждения (*рецепторного потенциала*), которое превращается в последовательность *потенциалов действия* (с. 229) и в таком виде направляется к афферентным центрам ЦНС. Однако этому центростремительному потоку импульсов может противодействовать влияющий на самовозбуждение и даже на преобразование раздражения *центробежный контроль*. Таким образом, нервная система способна определять, какие раздражения должны достигать рецепторов (*контроль раздражения*, или физическая адаптация; например, сужение зрачка глаза) или каким образом они должны возбудить сенсорные клетки (*контроль возбуждения*; например, торможение запуска мышечного сокращения у ракообразных специальными тормозными волокнами; рис. 130; латеральное торможение, с. 234, рис. 122).

Такие *фильтрующие механизмы* гораздо сильнее, чем в самих рецепторах, действуют на более высоких уровнях обработки информации. Они приводят к тому, что поступающие возбуждения самым различным образом модифицируются или даже вовсе подавляются. Например, раздражения, способные запускать специфические формы поведения (с. 298), реализуют свою пусковую функцию только при совершенно определенном физиологическом состоянии всего организма.

Для того чтобы возбудить сенсорные клетки, раздражения должны отвечать определенным **качественным и количественным условиям**. Энергия раздражения должна иметь адекватную соответствующим сенсорным клеткам форму и быть количественно не ниже определенного

порогового значения. Правда, большинство рецепторов реагирует и на неадекватные раздражения (например, зрительные рецепторы – на механическое давление), однако, как правило, только в том случае, если они слишком сильны с точки зрения физиологической нормы.

Восприимчивость сенсорного органа к адекватному раздражению определяется *энергетическим порогом*, характерным для данного раздражения. При этом следует учитывать два фактора, определяющие эффективность воздействия. Во-первых, для каждого рецептора существует область параметров раздражения, в которой он наиболее чувствителен (свет с длиной волны 500 нм для сумеречного зрения человека; колебания частотой 2000 Гц для человеческого слуха или 83 кГц для органов восприятия ультразвука у летучих мышей из семейства Rhinolophidae; рис. 155). Во-вторых, раздражение должно длиться не меньше определенного отрезка времени (такое *пороговое время* составляет для сумеречного зрения и восприятия звука человеком примерно 0,5 с). С помощью этой временно́й константы нетрудно вычислить пороги интенсивности (Вт) раздражения, которые могут быть определены на основе оптимального раздражения любой продолжительности, и энергетические пороги (Вт·с). Для большинства до сих пор исследованных

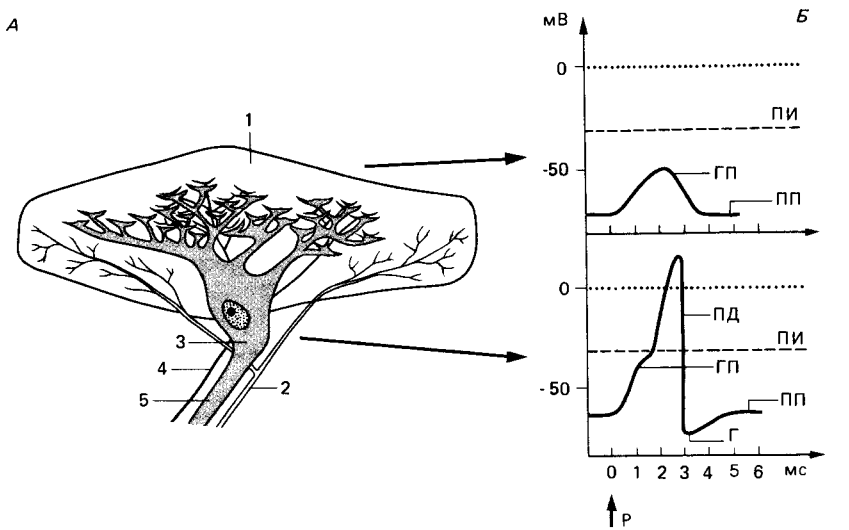


Рис. 130. Образование возбуждения в рецепторе растяжения речного рака (*Astacus fluviatilis*). *А* – схема иннервации рецепторной мышцы (по Burkhardt). *Б* – образование возбуждения в дендритной области (вверху) и аксонном холмике (внизу) сенсорной клетки. 1 – рецепторная мышца; 2 – мотонейрон; 3 – аксонный холмик; 4 – тормозный нейрон; 5 – мультиполярный сенсорный нейрон; ПД – потенциал действия; ГП – генераторный (рецепторный) потенциал; ПИ – порог возникновения импульса; Г – потенциал последействия (гиперполяризация); Р – начало раздражения (растяжения рецепторной мышцы); ПП – потенциал покоя

органов чувств (например, для глаза и уха человека, вибрационного рецептора таракана) они составляют 10^{-17}–10^{-18} Вт·с. Так как бóльшая часть падающей на сенсорный орган энергии теряется при проведении раздражения к рецепторам, последние получают в конечном счете намного меньшее ее количество. В случае квантовой энергии света (например, при длине волны 507 нм) можно рассчитать, что для ее восприятия необходимо попадание на палочки сетчатки 10–40 квантов. Так как по статистическим соображениям в высшей степени маловероятно, что на одну палочку придется больше одного из этих 10–40 квантов, значит, этого одного кванта достаточно для возбуждения одного фоторецептора. Таким образом, восприятие света является результатом суммации в сетчатке глаза возбуждений многих рецепторов. Правда, с этим не связано потери информации. Если бы рассмотренное пороговое значение составляло один квант, то уже возбуждение одной палочки привело бы к восприятию света. При этом спонтанный тепловой распад молекул зрительного пигмента (уровень помех) нельзя было бы отличать от их индуцируемого светом расщепления, что привело бы к ложным сигналам, посылаемым в соответствующий центр зрительной коры головного мозга. Аналогичным образом обонятельные рецепторы антенн самца тутового шелкопряда (*Bombix mori*) отвечают нервным импульсом уже на одну-единственную молекулу полового атрактанта самки, однако характерная для самцов ответная реакция возникает только в том случае, если по одной молекуле атрактанта попало на 200–300 из 32 000 обонятельных рецепторов антенны. Эта величина едва превышает уровень помех (*белый шум*). Восприимчивость механорецепторов также максимально приближена к физически возможному пределу. Если бы, например, наше ухо, реагирующее на колебания барабанной перепонки с амплитудой 10^{-8} мм (при частоте 2000 Гц), было бы чувствительнее всего в 5 раз, мы воспринимали бы как шумы тепловые изменения давления воздуха.

Поскольку, как показано выше, функционирование сенсорных органов связано с элементарными физическими процессами, например поглощением квантов и молекул, возникает вопрос о **механизмах образования возбуждения** в рецепторе, т. е. о путях преобразования раздражения в возбуждение, передающееся в центральную нервную систему. Возбуждение связано с электрическими процессами в мембране сенсорной клетки. Хотя известно, что первичные вызывающие его процессы имеют химическую природу, они до сих пор слабо изучены с этой точки зрения. Однако электрофизиологически возбуждение, возникшее в ответ на раздражение, можно измерить как *изменение мембранного потенциала* сенсорной клетки с помощью внутриклеточных микроэлектродов (диаметр окончания 100 нм). В невозбужденном состоянии сенсорная клетка имеет *потенциал покоя*, равный примерно -70 мВ (разность потенциалов внутри и снаружи клетки; ср. с. 229). Адекватное раздражение этой клетки (например, у рецептора растяжения на рис. 130 – за счет растяжения мышцы) ведет к образованию *рецепторного потенциала*, который

проявляется в виде небольшой изменчивой в зависимости от интенсивности раздражения *деполяризации клеточной мембраны* и распространяется как в электрическом кабеле («электротонически») по мембране дендритов (рис. 130) и перикариону. Такое распространение возбуждения называют пассивным, т. к. оно не вызывает изменения свойств мембраны (с. 229) и, следовательно, может быть вычислено на основе ее электрического сопротивления и емкости. Если при достаточно интенсивном раздражении (например, при сильном растяжении мышцы на рис. 130) деполяризация достигает надпорогового значения в области аксонного холмика, т. е. в участке отхождения аксона от перикариона, то произойдет «овершут»[1], т. е. внезапная деполяризация, приводящая на короткое время (0,5–1 мс) к смене полюсов на мембране и тем самым к возникновению *нервного импульса*.

Передача информации в процессе преобразования раздражения в возбуждение происходит в соответствии с особыми кодирующими механизмами. В большинстве случаев интенсивность раздражения рецептора *логарифмически* выражается в амплитуде генераторного потенциала. Однако к центральной нервной системе она предается как серия потенциалов действия, частота которых *линейно* зависит от амплитуды генераторного потенциала. Следовательно, сила возбуждения, т. е. частота импульсов (если не учитывать исключений), пропорциональна логарифму силы раздражения. По закону Вебера–Фехнера, выведенному на основе психофизических исследований человека, субъективная сила восприятия логарифмически коррелирует с силой раздражения. Функциональное преимущество такой логарифмической зависимости заключается в возможности воспринимать сенсорными органами широкий диапазон интенсивностей раздражений. Например, крайние значения световой энергии, регистрируемые фоторецепторами, различаются в 10^{10} раз. Так как максимальная частота нервных импульсов составляет $0{,}5 \cdot 10^3$ $с^{-1}$, при линейном преобразовании энергии раздражения относительно большие ее изменения очень незначительно сказывались бы на этой частоте.

Воспринимать раздражения могут различные **типы рецепторов** (рис. 131), которые различаются объемом и положением сенсорных участков по отношению к проводящей возбуждение и синаптической областям (рис. 131). *Первичные сенсорные клетки* (*А*) имеют периферийную содержащую ядро область (перикарион) и длинный аксон (например, обонятельные рецепторы позвоночных). В них, как и в *свободных нервных окончаниях* (*Б*), перикарионы которых в большинстве случаев находятся в центре нейрона, происходит и преобразование раздражения в возбуждение, и центростремительная передача последнего. У *вторичных сенсорных клеток*, встречающихся только у позвоночных (*В*, вкусовые и слуховые сенсорные клетки), аксон отсутствует, т. е. синаптическая

[1] От английского слова overshoot – перелет при стрельбе. – *Прим. ред.*

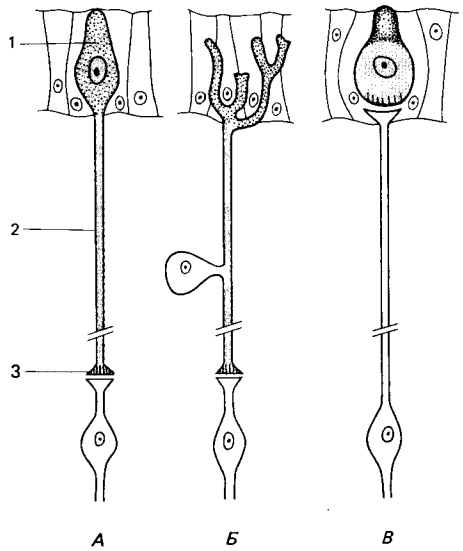


Рис. 131. Типы сенсорных клеток (темный цвет) и их связей с более центральными нервными клетками (светлые). *А* – первичная сенсорная клетка; *Б* – свободное нервное окончание; *В* – вторичная сенсорная клетка. 1 – рецепторная область (показана точками); 2 – проводящая область; 3 – нейромедиаторная область (заштрихована)

область находится на перикарионе, и раздражение должно восприниматься отдельным нейроном.

По тонкой структуре воспринимающие области сенсорных клеток подразделяются на *внутренний* и *наружный сегменты*. В то время как последний в зависимости от формы воспринимаемой энергии имеет различное («модально-специфическое») строение, богатый митохондриями внутренний сегмент по своей структуре более или менее сходен у всех сенсорных клеток. Во многих случаях (у фото-, механо- и хеморецепторов) наружный сегмент может представлять собой видоизмененное ресничное образование (рис. 132). О функции сенсорной клетки часто можно судить по тонкой структуре этого сегмента. Так, фоторецепторы всегда содержат плотно упакованную стопку мембран, содержащих зрительный пигмент (рис. 132, *Г*), в то время как механорецепторы обычно отличаются цилиндрическими трубчатыми тельцами (рис. 132, *Б*).

Как правило, сенсорные клетки объединены с другими, ненервными, элементами в **органы чувств.** С помощью *проводящих раздражение аппаратов* (например, систем линз, механических переносчиков) попадающие на них раздражения прежде, чем достигнуть сенсорного эпителия, могут отфильтровываться и различным образом видоизменяться. При *объединении рецепторов в сенсорный эпителий* энергия, необходимая для возникновения возбуждения, может поставляться также и входящими в его состав ненервными клетками, в результате чего сенсорная клетка только управляет потоком энергии при воздействии раздражителя. Упорядоченное расположение сенсорных клеток в эпителии приводит к тому, что их возбуждения могут взаимно влиять друг на друга

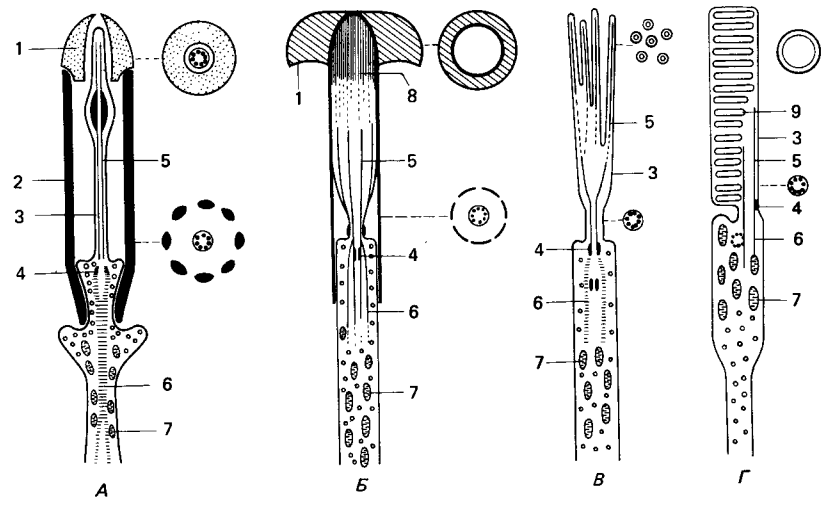


Рис. 132. Дистальные (наружные) сегменты сенсорных клеток, специализированных к восприятию различных раздражений. *А* – механорецепторная клетка сколопидия насекомого; *Б* – механорецепторная кампаниформная сенсилла насекомого; *В* – хеморецепторная клетка насекомого; *Г* – зрительный рецептор позвоночных. 1 – кутикулярный колпачок; 2 – кутикулярная обкладка; 3 – ресничный сегмент; 4 – базальное тельце; 5 – микротрубочка; 6 – корешковые волокна; 7 – митохондрия; 8 – трубчатое тельце, сжимающееся под воздействием давления; 9 – пузырьки, мембраны которых содержат молекулы зрительного пигмента. На поперечных срезах показаны микротрубочки со схемой 9+0 (по Thurm)

(например, путем *латерального торможения*; с. 234). Таким образом, обработка информации начинается уже в самом органе чувств. В большинстве случаев сенсорных клеток больше, чем нервных клеток, отводящих возбуждение (вторичных, третичных и следующих по порядку нейронов). Такая *периферическая конвергенция* отчетливо прослеживается, например, в сетчатке человека, где 130 млн. палочек и колбочек (зрительных рецепторов) подключаются только к 1 млн. ганглиозных клеток. Это дает возможность суммировать возбуждение целых групп зрительных рецепторов. Такие группы, возбуждения которых совместно передаются нейронами высшего порядка, образуют *рецептивные поля*, описанные прежде всего для кожных рецепторов и сетчатки. Они представляют собой функциональные, но не анатомические единицы, так как их величина и структура могут варьировать в зависимости от раздражения (например, его интенсивности). В сетчатке кошки существуют рецептивные поля, в центре которых световая точка вызывает усиление возбуждения, а на периферии, наоборот, его ослабление (рис. 133). При этом величина поля, как и его относительное подразделение на возбуждающую центральную и тормозную периферическую области, зависит от падающей световой энергии и от адаптационного

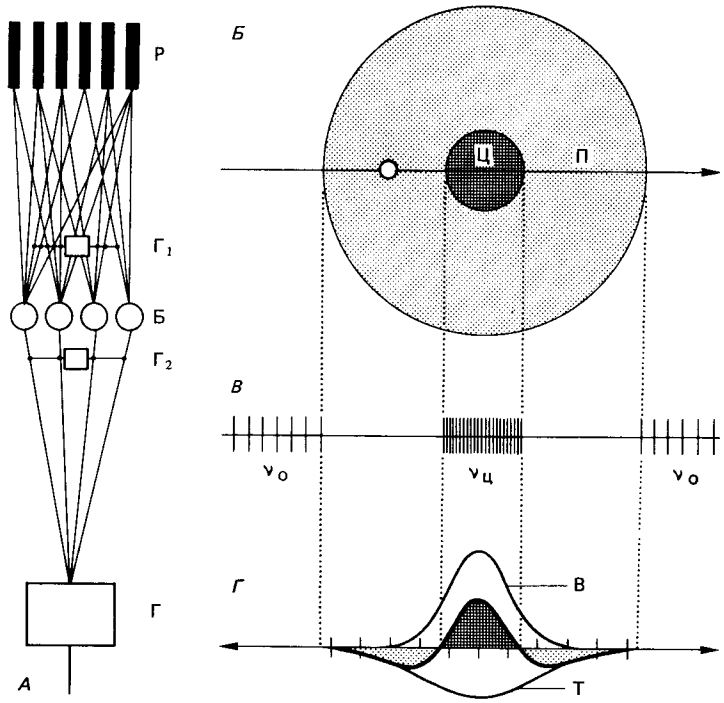


Рис. 133. Структура рецептивного поля сетчатки кошки. *А* – схема подключения элементов сетчатки (ср. рис. 136, *Б*). *Б* – схема рецептивного поля (вид сверху), через которое световая точка перемещается слева направо. *В* – частота импульсов, возникающих при перемещении световой точки, в соответствующей ганглиозной клетке (Г). *Г* – функциональная организация рецептивного поля: за счет суммации функций возбуждения (В) и торможения (Т) возникает структура поля, показанная на рис. *Б*. Б – биполярные клетки (нейроны второго порядка); Г – ганглиозная клетка (нейрон третьего порядка); $Г_{1,2}$ – нейроны, обеспечивающие горизонтальные связи в сетчатке (горизонтальные и амакриновые клетки); ν_0 – спонтанная частота импульсов ганглиозной клетки; $\nu_ц$ – частота импульсов при прохождении световой точки через центр поля; П – тормозная периферия поля; Р – рецепторы; Ц – возбуждающий центр поля (по Büttner, Grüsser)

состояния глаза. Таким образом, органы чувств не только воспринимают раздражения, но и участвуют в переработке возбуждения.

В физиологии органов чувств классификация рецепторов и воспринимаемых ими раздражений отражает обычно *модальность раздражений* (зрительная, слуховая, тактильная, вкусовая, обонятельная, температурная и болевая) и их *качество* (например, цвета в рамках зрительной модальности). Однако мы будем пользоваться имеющей больший физиологический смысл классификацией, указывающей на *форму энергии* раздражения. По этому принципу удобно выделить оптические, механические, химические, тепловые, электрические и магнитные раздражители, которые можно дифференцировать и далее в зависимости от физических характеристик.

Фоторецепция

Наряду с *фотосинтезом* растений *фоторецепция* (восприятие света) является важнейшей биологической реакцией на свет. Правда, оба процесса принципиально отличаются друг от друга. При фотосинтезе существует количественная энергетическая связь между поглощенными квантами света и биологическим эффектом (образованием глюкозы), в то время как при фоторецепции световое раздражение лишь высвобождает уже имеющийся в клетке энергетический потенциал.

Первичная реакция на свет

Хотя у организмов образовались самые разнообразные аппараты светопреломления и светопроводящие системы, процессы фоторецепции всегда связаны с одинаковыми первичными реакциями. В зрительных рецепторах кванты света поглощаются светочувствительным зрительным пигментом *родопсином* («зрительным пурпуром»), который имеет в видимой области максимум поглощения, а следовательно, и чувствительности, как правило, при длине световых волн 500 нм (зеленый цвет). Родопсины встречаются как зрительные пигменты не только у позвоночных, но и у головоногих моллюсков и членистоногих. Они состоят из каротиноида (*ретиналя*, альдегидной формы витамина А) и белка (*опсина*). При световом воздействии ретиналь изменяет свою конфигурацию (*фотоизомеризация*) и в конечном счете отщепляется от опсина. Внешне это проявляется в посветлении зрительного пигмента. Позднее родопсин, по-видимому, ресинтезируется. Так как у позвоночных имеется два ретиналя и несколько опсинов, у них существуют различные зрительные пигменты, различающиеся по своей спектральной чувствительности, что лежит в основе цветового зрения (с. 264).

Структура глаза

В **зрительных рецепторах** зрительные пигменты находятся в упорядоченных мембранных системах, представляющих собой модифицированные микроворсинки мембран зрительных рецепторов. Эти стопки мембран расположены у членистоногих в виде *рабдомеров* вдоль фоторецепторных клеток (рис. 138, 139), в то время как у позвоночных они образуют *наружный сегмент* зрительных рецепторов (рис. 132, *Г*)[1].

[1] Различают два типа строения фоторецепторных клеток. Один из них характеризуется микроворсинками на поверхности клетки и свойствен преимущественно первичноротым (аннелидам и моллюскам). При другом на апикальной поверхности фоторецепторной клетки находятся видоизмененные реснички. Он встречается в основном у вторичноротых (например, позвоночных). – *Прим. ред.*

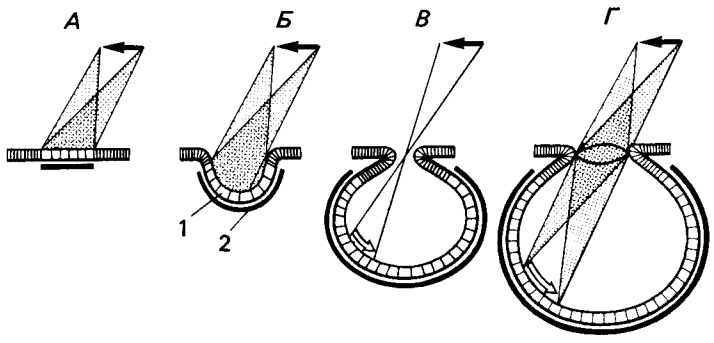


Рис. 134. Механизмы восприятия изображения в плоском (*А*), ямкообразном (*Б*), камерном глазу (*В*) и глазу с линзой (*Г*). Черная стрелка – предмет. Белая стрелка – изображение. 1 – зрительные рецепторы (сетчатка); 2 – пигментный слой

Светочувствительность могут проявлять и клетки, не дифференцированные как фоторецепторы, например клетки эпидермиса под кутикулой некоторых видов насекомых или в шестом абдоминальном ганглии речного рака. Очевидно, зрительные пигменты распределены в их цитоплазме менее упорядоченно.

У многих групп животных отдельные фоторецепторные клетки изолированно расположены в эпидермисе (например, у дождевого червя; рис. 135, *А*) или нервной ткани (например, у ланцетника; рис. 135, *Г*). При этом происходит лишь *измерение освещенности*. Если фоторецепторные клетки с какой-то стороны экранированы (рис. 135, *Б*), возможно *определение направления* света. При более высоком уровне световосприятия зрительные рецепторы организованы в сенсорный эпителий (**сетчатку**), перед которым могут располагаться самые разнообразные аппараты, создающие изображение (системы линз, обеспечивающие светопреломление). За счет образования открытых с одной стороны пигментных бокалов, окружающих группу фоторецепторных клеток (*глазки с пигментным бокалом*; рис. 135, *В*) и направленных в разные стороны, уже ресничные черви могут определять направление падающего света. Для этого достаточно и одного глазка, поскольку световые лучи, попадающие с разных сторон в отверстие бокала, раздражают фоторецепторные клетки разных участков сетчатки. Тот же эффект достигается в *глазных ямках* за счет погружения фоторецепторного эпителия (например, у медуз, моллюсков; рис. 134, *Б*). Однако восприятие изображений в случае зрительных ямок еще невозможно, так как при ширине их отверстия не только несколько сенсорных клеток раздражаются лучами, исходящими из одной точки, но и лучи из различных точек действуют на одни и те же фоторецепторы, что препятствует раздельному восприятию этих областей. Лишь *камерный глаз* (у медуз, кольчатых червей, брюхоногих и головоногих моллюсков, например, *Nautilus*; рис. 134, *В*) делает возможным различение изображений. При

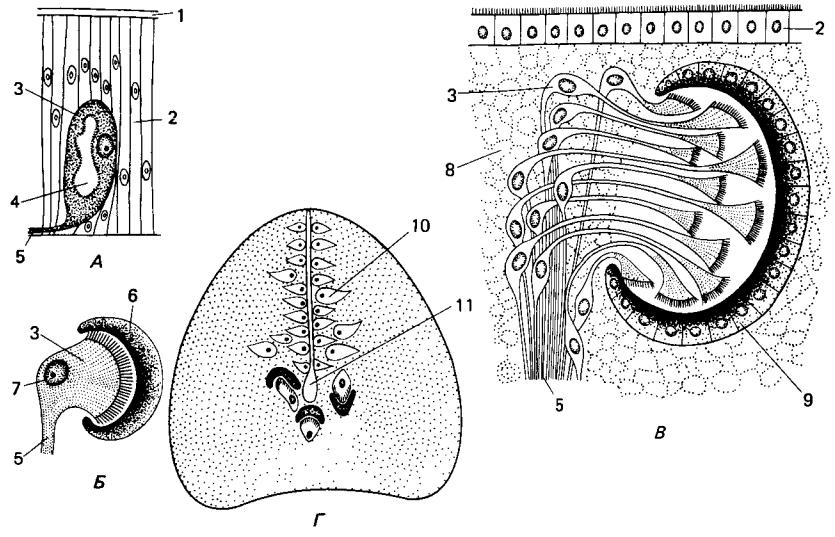


Рис. 135. Отдельные фоторецепторные клетки и клетки пигментного бокала. *А* – фоторецепторная клетка в эпидермисе дождевого червя (*Lumbricus terrestris*). *Б* – фоторецепторная клетка с бокаловидной пигментной клеткой у *Polycelis cornuta* (Turbellaria). *В* – глаз с пигментным бокалом у *Planaria gonocephala* (Turbellaria). *Г* – фоторецепторные клетки в нервной трубке *Branchiostoma lanceolatum*. 1 – кутикула; 2 – эпидермис; 3 – сенсорная клетка; 4 – вакуоль; 5 – нервное волокно (аксон); 6 – пигментная клетка; 7 – ядро; 8 – паренхима; 9 – пигментный бокал; 10 – нервная клетка (перикарион); 11 – центральный канал спинного мозга (по Hesse)

этом отверстие глазной ямки сужается до маленького зрачка, а ее стенка, покрытая фоторецепторными клетками, пузыревидно расширяется. Малая ширина зрачка, обеспечивающая формирование изображения, одновременно очень сильно ослабляет освещенность сетчатки. С помощью хрусталика (*глаз с линзой*; рис. 134, *Г*; 136, *А*; 137) этот недостаток преодолевается (например, у свободноплавающих полихет, некоторых брюхоногих и головоногих моллюсков, позвоночных), поскольку вместо небольшого количества лучей, исходящих от какой-то точки объекта и дающих ее изображение на сетчатке, весь их пучок, падающий на поверхность хрусталика, объединяется в таком глазу в одной точке изображения, за счет чего ее освещенность во много раз возрастает. Однако при этом страдает резкость изображения, поскольку четко проецируются на сетчатку только объекты, расположенные на определенном расстоянии от глаза. Следовательно, требуются дополнительные *аккомодационные механизмы*.

Эти механизмы заключаются либо в изменении *расстояния между сетчаткой и хрусталиком* с помощью специальных мышц при постоянном фокусном расстоянии последнего (активная «дальняя» аккомодация

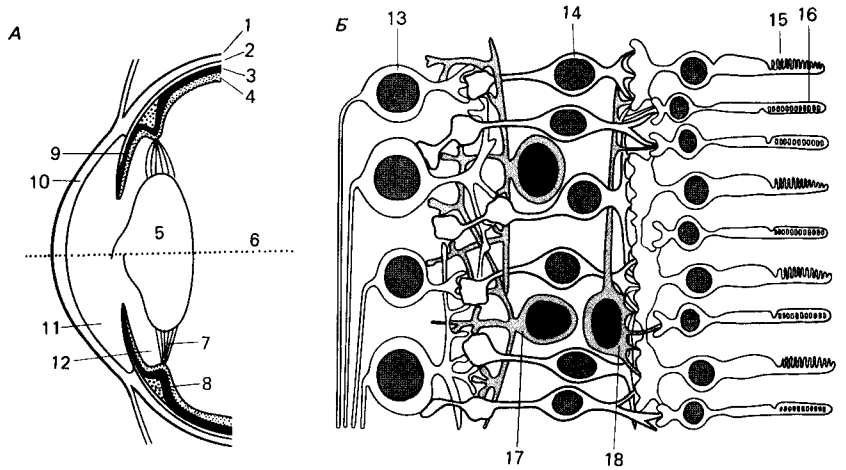


Рис. 136. Глаз с линзой у млекопитающего. *А* – продольный разрез через дистальную часть глаза с аккомодационным аппаратом: вверху настройка на близкое расстояние; внизу – настройка на дальнее расстояние (по Giersberg, Rietschel) *Б* – тонкая структура сетчатки (по электронно-микроскопическим данным – Dowling, Boycott). 1 – склера (соединительнотканная оболочка); 2 – сосудистая оболочка; 3 – пигментный эпителий; 4 – сетчатка; 5 – хрусталик; 6 – стекловидное тело; 7 – волокна, подвешивающие хрусталик (вверху – расслаблены; внизу – напряжены); 8 – ресничная мышца (вверху – сокращена; внизу – расслаблена); 9 – радужка; 10 – роговица; 11 – передняя камера; 12 – задняя камера; 13 – ганглиозная клетка; 14 – биполярная клетка; 15 – колбочка; 16 – палочка; 17 – амакриновые клетки; 18 – горизонтальные клетки

у рыб и «ближняя» аккомодация у амфибий и головоногих), либо (у прочих позвоночных) путем прямого или косвенного воздействия мышц, *изменяющего форму хрусталика* (радиус его кривизны), а значит, и фокусное расстояние. У млекопитающих хрусталик в спокойном состоянии уплощен за счет натяжения жестких волокон, на которых он подвешен внутри кольцеобразной ресничной (цилиарной) мышцы и тем самым настроен на фокусирование удаленных предметов. При ближней аккомодации ресничная мышца сокращается, расслабляя подвешивающие волокна, и хрусталик за счет своей упругости становится более выпуклым, что повышает его светопреломляющую способность. У пресмыкающихся и птиц увеличение кривизны хрусталика обеспечивается непосредственным мышечным воздействием.

Глаза с линзой появились независимо у различных групп животных. Наглядным примером таких аналогичных органов, являющихся результатом конвергентной эволюции, служат прежде всего *глаза головоногих моллюсков* и *позвоночных* животных, имеющих одинаковое функциональное строение, однако различающиеся по происхождению отдельных частей (рис. 137; с. 332).

У позвоночных *сетчатка* и подстилающий ее *пигментный* эпителий возникают как бокаловидные выросты промежуточного мозга, причем фоторецепторные клетки обращены к пигментному эпителию, и падающий свет попадает на чувствительные сегменты, пройдя через тела этих клеток (*инвертированное положение*). У головоногих сетчатка образует заднюю часть отшнуровавшегося от эпидермиса пузыря. Сенсорные клетки здесь направлены своими чувствительными внешними сегментами в полость этого пузыря, т. е. расположены *неинвертировано*, как и в покровном сенсорном эпителии. В противоположность головоногим в сетчатке позвоночных наряду со зрительными клетками находятся

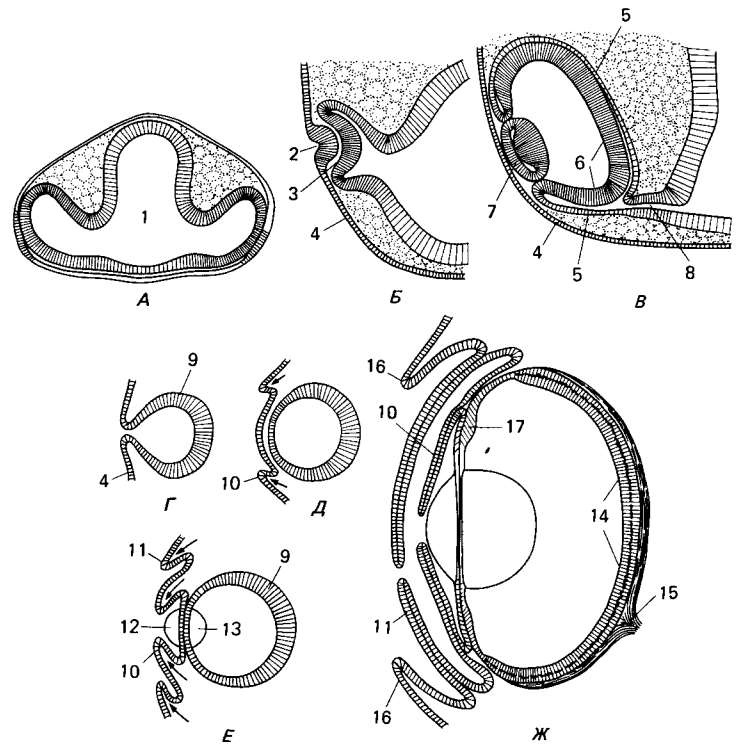


Рис. 137. Развитие глаза с линзой у позвоночных (вверху): *А* – парные выпячивания промежуточного мозга (1); *Б* – образование закладки хрусталика (2) в эпидермисе (4) над глазным бокалом (3); *В* – закладка глаза с хрусталиковым пузырьком (7), сетчаткой (6), пигментным эпителием (5) и глазным стебельком (8). Развитие глаза у головоногих моллюсков (внизу): *Г* – погружение глазного пузыря (9) из эпидермиса (4), *Д* – образование складчатой закладки радужки (10), *Е* – образование обеих частей кутикулярного хрусталика (12, 13) и роговицы из складок эпидермиса (11); *Ж* – сформировавшийся глаз с веками (16), ресничной мышцей (17), сетчаткой (14) и зрительным нервом (15)

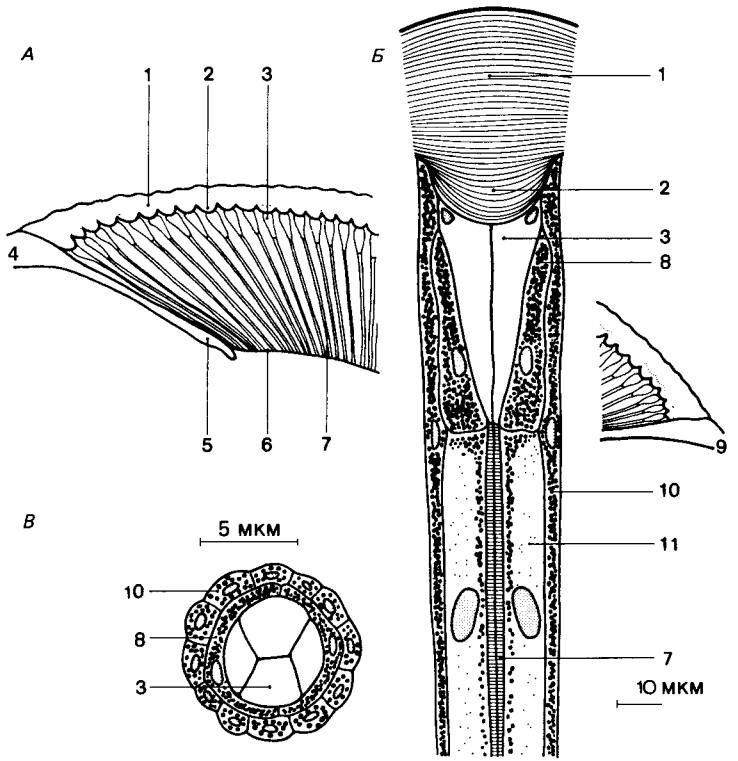


Рис. 138. Строение сложного глаза (на примере муравья *Cataglyphis bicolor*). *А* – схематический продольный разрез через сложный глаз; *Б* – продольный и *В* – поперечный разрезы через отдельный омматидий: 1 – роговица с вдающимися внутрь выступами (2); 3 – кристаллические конусы из четырех клеток; 4 – вентральный край; 5 – кутикулярная граница глаза; 6 – базальная мембрана; 7 – рабдом; 8 – первичная пигментная клетка, 9 – дорсальный край; 10 – вторичная пигментная клетка; 11 – ретинулярная клетка (зрительный рецептор)

нейроны второго и третьего порядков (биполярные и ганглиозные клетки), а также обеспечивающие поперечные связи между ними горизонтальные и амакриновые клетки (рис. 136, *Б*). Зрачок ограничен *радужной оболочкой* (радужкой), которая у позвоночных соответствует переднему краю глазного бокала, а у головоногих – складке эпидермиса. В обоих случаях радужная оболочка может сужаться и расширяться за счет собственной мускулатуры (с. 245), тем самым изменяя освещенность сетчатки. У позвоночных *хрусталик* отшнуровывается в виде пузырька от эпидермиса, а у головоногих хрусталик представляет собой кутикулярный продукт передней стенки глазного пузыря и покровного эпидермиса. Снаружи хрусталик защищен *роговицей*, являющейся у

позвоночных животных прозрачным участком эпидермиса, а у головоногих – прозрачной складкой кожи, лежащей над радужкой.

У членистоногих развился совершенно иной тип глаза с линзой, при котором многочисленные омматидии (у дрозофилы – 700; у пчелы – 6000–7000) с одной ретинулой в каждом образуют *сложный глаз*, называемый из-за характера поверхности роговицы фасеточным. Каждая *ретинула* состоит в большинстве случаев из 8 или 9 фоторецепторных (ретинулярных) клеток, перед которыми находится система линз. Фоторецепторные клетки в ретинуле расположены цилиндрически вокруг оси омматидия (рис. 138). На обращенной к его центру стороне каждой из этих клеток находится палочковидная каемка, *рабдомер*, в мембранных складках которой (микроворсинках) содержатся молекулы зрительного пигмента. Рабдомеры всех ретикулярных клеток могут быть обособлены друг от друга (например, у двукрылых, рис. 139, *А*) или слиты в один центральный *рабдом* (например, у перепончатокрылых; рис. 139, *Б*). В каждом омматидии перед ретинулой расположен светопреломляющий аппарат, состоящий из прозрачной кутикулярной *роговицы* и лежащего под ней *кристаллического конуса* (рис. 138, *Б*). У падальной мухи *Calliphora* роговица служит сферическим хрусталиком с коэффициентом преломления, снижающимся в дисталь-

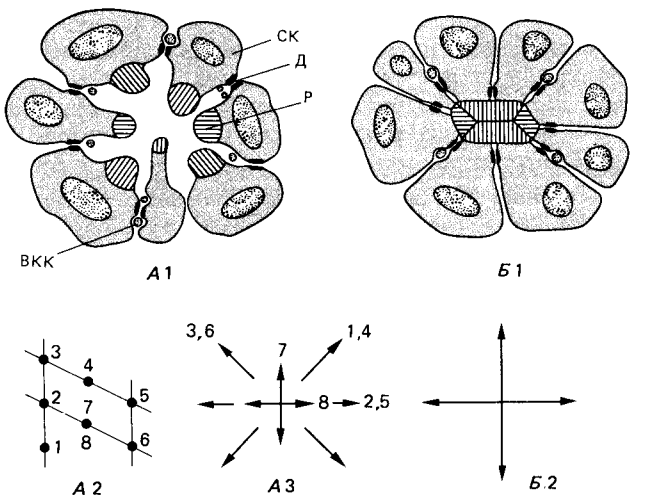


Рис. 139. Поперечные разрезы через ретинулы глаз насекомых с «открытым» (*А1*) и «сомкнутым» (*Б1*) рабдомами: *А1* – у мухи *Musca domestica* (по Boschek); *Б1* – у пчелы *Apis mellifera* (по Perrelet, Baumann). Д – десмосома; ВКК – вырост кристаллического конуса; Р – рабдомер (в глазу пчелы все рабдомеры образуют один рабдом); СК – сенсорная клетка. *А2* – расположение рабдомеров. *А3*, *Б2* – направления микроворсинок в рабдомерах и одновременно плоскости поляризации света, в которых максимально чувствительны соответствующие сенсорные клетки. Рабдомеры 7 и 8 расположены в глазу мухи друг под другом

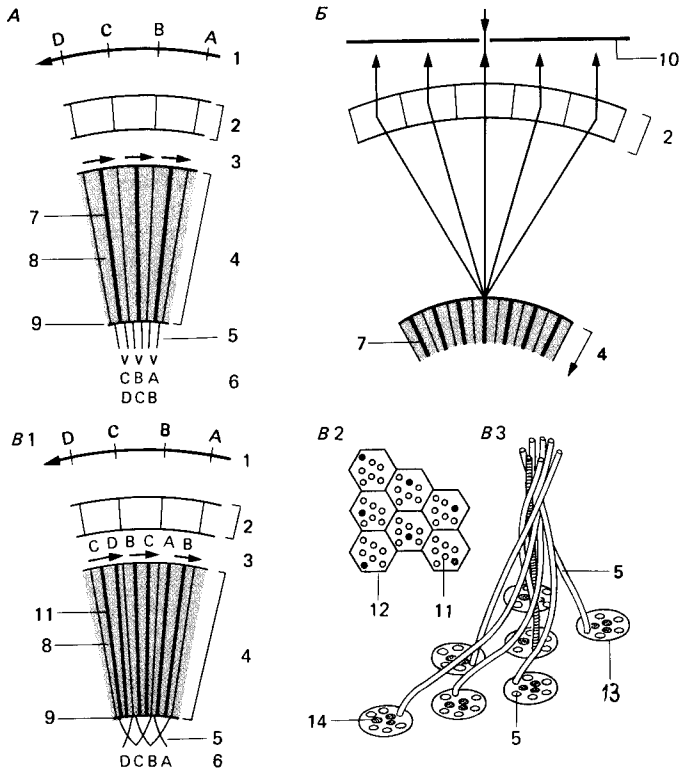


Рис. 140. Типы сложных глаз: *А* – аппозиционный глаз (например, у *Apis*); *Б* – оптико-суперпозиционный глаз (например, у *Ephestia*); экспериментальное доказательство суперпозиции путем обращения нормального хода лучей: проходящие через систему линз лучи после отражения выходят параллельно из нескольких омматидиев; следовательно, параллельные, проходящие через соседние системы линз лучи фокусируются на вершине одного единственного рабдома (по Kunze). *В* – нейро-суперпозиционный глаз (например, у *Calliphora*): *В1* – все системы линз дают отдельные перевернутые отрезки изображения, которые благодаря повороту под базальной мембраной аксонов на 180° вновь складываются в прямое целое изображение; *В2* – группа из семи омматидиев («псевдозрачок») с семью рабдомерами (●), направленными в одну и ту же точку пространства; из соответствующих сенсорных клеток шесть периферических сходятся аксонами в одном и том же нейроомматидии первого оптического ганглия; *В3* – подсоединение аксонов омматидия к различным нейроомматидиям первого оптического ганглия (ламины); можно заметить поворот аксонов на 180° (ср. *В1*) (по Braitenberg, Kirschfeld). 1 – предмет; 2 – диоптрический аппарат – роговица и кристаллический конус (система линз); 3 – изображение, образуемое системой линз; 4 – сетчатка; 5 – аксон ретинулярной клетки; 6 – схема возбуждения в первом оптическом ганглии; 7 – рабдом; 8 – фоторецепторная клетка; 9 – базальная мембрана; 10 – диафрагма; 11 – рабдомер; 12 – омматидий; 13 – нейроомматидий (основная нейронная единица первого оптического ганглия); 14 – вторичный нейрон в нейроомматидии

но-проксимальном направлении, в то время как кристаллический конус оптически однороден и может быть сравним по своему действию со стекловидным телом глаза человека. Оптические особенности системы линз у мухи приводят к тому, что со стороны изображения фокальная плоскость располагается в области вершин рабдомеров, что обеспечивает оптимальное использование падающего света.

Отдельные омматидии окружены *пигментными клетками* и за счет этого оптически изолированы друг от друга. Содержащиеся в пигментных клетках экранирующие (вспомогательные) пигменты представлены коричневыми оммохромами и красными птеридинами. У мутантов по окраске глаз вспомогательные пигменты могут частично или полностью отсутствовать. В случае дрозофилы это наблюдается при мутации *white* (белые глаза), в то время как у мутантов *vermilion* и *cinnabar* нет только оммохромов.

Строение сложного глаза из многочисленных омматидиев вызывает вопрос о взаимодействии этих зрительных единиц и, следовательно, о системе **нейронных связей**.

В *аппозиционном глазу* (перепончатокрылые; рис. 140, *А*) каждая ретинула воспринимает свет только от собственного линзового аппарата, а рабдомеры отдельных ретинулярных клеток слиты в один общий рабдом, причем все эти клетки направлены в одну точку пространства. Электрически они также до известной степени связаны между собой, так что возбуждение одной ретинулярной клетки может частично передаваться и другим в составе той же ретинулы. Однако абсолютного функционального единства омматидия не наблюдается, поскольку у каждой из фоторецепторных клеток своя спектральная чувствительность, причем максимумы их возбуждения соответствуют различным плоскостям поляризации света (с. 266). В омматидии двукрылых с обособленными рабдомерами даже оптические оси отдельных ретинулярных клеток расходятся таким образом, что каждая из них воспринимает отдельную точку пространства. Если, например, удалить роговицу омматидия, то не все его рабдомеры будут одновременно освещаться точечным источником света. Однако омматидии ориентированы таким образом, что в одну и ту же точку пространства направлены одновременно семь рабдомеров из семи соседних омматидиев (рис. 140, *В2*). Шесть входящих в такие группы периферических сенсорных клеток разных омматидиев сходятся своими аксонами в общем для них нейроомматидии первого оптического ганглия (ламины). Там их возбуждения суммируются и передаются на вторичные нейроны. Таким образом, функциональной зрительной единицей является уже не омматидий, а нейроомматидий. В связи с усиливающим действием системы периферических фоторецепторных клеток, передающих одинаковую информацию по шести параллельным каналам, что улучшает выделение сигнала на фоне шума, глаз мухи относят к категории нейро-суперпозиционных (рис. 140, *В*). Аксоны расположенных одна над другой центральных сенсорных клеток омматидия (7 и 8 на рис. 139, *А2*)

проходят в противоположность аксонам периферических клеток сквозь ламину и переключаются на вторичные нейроны только во втором оптическом ганглии (медулле).

Об *оптико-суперпозиционном* глазе говорят в противоположность такому нейро-суперпозиционному в тех случаях, когда фоторецепторные клетки получают свет от кристаллических конусов не только «своего»,

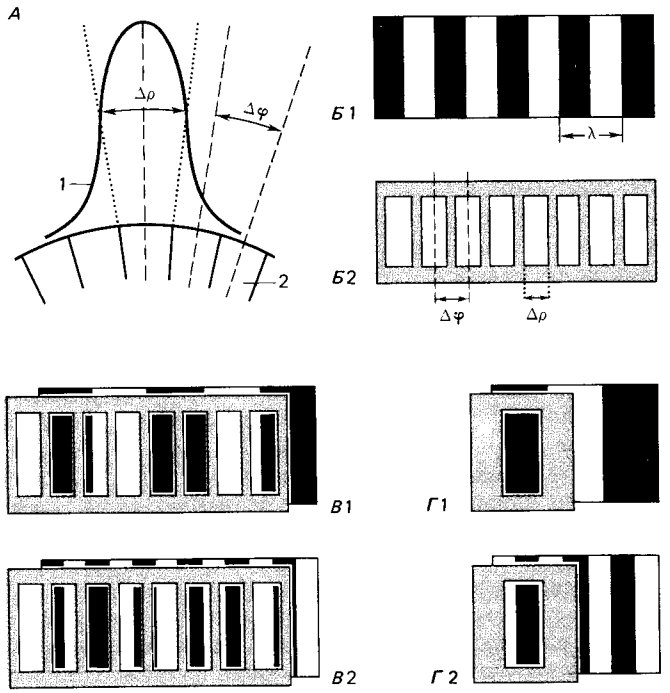


Рис. 141. Пространственная разрешающая способность системы зрительных рецепторов. *А* – слой рецепторов (2) с их оптическими осями (прерывистые линии) и границами рецептивных полей (пунктир): Δφ – угол дивергенции оптических осей соседних рецепторов; Δρ – угловая величина рецептивного поля рецептора, определяемая как половина ширины кривой зависимости чувствительности от направления (1). *Б1* – упрощенная схема распределения светлоты в поле зрения (рисунок из полос с периодом λ). *Б2* – схема «решетки» рецепторов. *В* – движение рисунка из полос с периодом больше (*В1*) и меньше (*В2*) предела разрешающей способности позади рецепторной решетки: *В1* – величина периода и направление движения рисунка воспринимаются правильно; *В2* – воспринимается рисунок с бóльшим периодом, движущийся в направлении, противоположном его истинному движению (вследствие геометрической интерференции). Предел разрешающей способности соответствует $\lambda = 2\Delta\varphi$. *Г* – передача контраста: воспринимаемый контраст либо совпадает с контрастом рисунка (*Г1*), либо слабее (*Г2*), так как каждое рецептивное поле (Δρ) воспринимает лишь среднее значение светлоты (по Götz)

но и соседних омматидиев (рис. 140, *Б*). Таким образом, эффект усиления достигается на уровне не первого оптического ганглия, а уже самой сенсорной клетки (высшие ракообразные, сумеречные насекомые). В сложных глазах этого типа рабдомеры начинаются не непосредственно у вершин кристаллических конусов, а более проксимально, поэтому при темновой адаптации свет от соседних конусов проходит через пространство между ретинулами. При световой адаптации это пространство заполняется пигментом, омматидии обособляются, и глаз переходит в аппозиционное состояние.

В сетчатке позвоночных к отдельным ганглиозным клеткам подводятся возбуждения целых популяций зрительных рецепторов, которые образуют *рецептивные поля* этих клеток (рис. 133). Благодаря поперечным связям через горизонтальные и амакриновые клетки в сетчатке могут осуществляться *латеральные взаимодействия* (торможение и возбуждение; с. 234; рис. 122, 136).

Пространственная разрешающая способность, а следовательно, и выявление деталей воспринимаемого изображения в значительной степени зависит от плотности расположения рецепторов в сетчатке глаза. Насколько четко может быть передано распределение светлоты в окружающем пространстве, например узор из черных и белых полос одинаковой ширины (рис. 141, *Б*), определяют два параметра: *угол дивергенции* Δφ, образуемый оптическими осями соседних рецепторов и задающий пределы разрешения (у человека – в центральной ямке – 20″, у дрозофилы – 4,6°), и *угол рецептивного поля* сенсорной клетки Δρ,

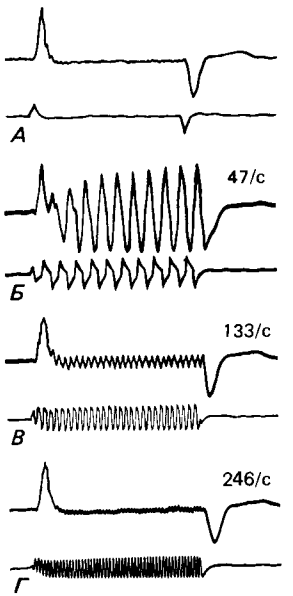


Рис. 142. Временна́я разрешающая способность для оптических раздражителей. Внеклеточные потенциалы, вызываемые освещением (электроретинограмма – ЭРГ) в сложном глазу мухи *Calliphora erythrocephala*. *А* – раздражение постоянным светом; *Б–Г* – раздражение мелькающим с различной частотой светом. Верхние кривые соответствуют отводимым потенциалам; нижние – программе освещения (скачок вверх – начало, вниз – конец освещения) (по Autrum)

который отвечает за качество передачи контраста. В отличие от $\Delta\varphi$ $\Delta\rho$ может быть установлен только физиологически, путем измерения доли света, попадающей на зрительный рецептор из различных точек пространства при перемещении светового источника. Угол $\Delta\rho$ равен половине ширины полученной таким путем кривой чувствительности. Восприятие движущегося рисунка зависит и от **временной разрешающей способности**, т. е. способности оптической системы раздельно воспринимать единичные раздражения. *Частота слияния мельканий*, начиная с которой такое разрешение у человека невозможно, составляет 16–20 раздражений в секунду, а у быстролетающих насекомых (например, двукрылых и перепончатокрылых) – до 200–300 раздражений в секунду (рис. 142).

Цветовое зрение, т. е. способность воспринимать различные длины световых волн, можно выявить у насекомых и позвоночных в ходе опытов с применением дрессировки. Оно основано на существовании *нескольких типов фоторецепторных клеток* с различными зрительными пигментами и, следовательно, неодинаковой спектральной чувствительностью. У *приматов*, в том числе и человека, известно три типа колбочек, максимумы чувствительности (поглощения) которых соответствуют синей (440 нм), зеленой (530 нм) и желтой (570 нм) областям спектра (рис. 143, *А*). Еще в прошлом столетии Гельмгольц в своей *трехкомпонентной теории* цветового зрения предположил наличие трех цветовых рецепторов. В противоположность ему Геринг предложил *теорию оппонентных цветов*, согласно которой существуют три пары антагонистических процессов восприятия желтого и голубого, зеленого и красного, а также светлого и темного. Обнаружение трех типов колбочек, казалось бы, подтвердило представление Гельмгольца. Однако на втором этапе переработки раздражения биполярные клетки способны «вычитать» (рис. 143, *Б*) возбуждения двух типов колбочек (например, «зеленых» и «желтых» рецепторов). При этом они отвечают (как показано для сетчатки рыб) гиперполяризацией на зеленый цвет и деполяризацией – на красный. Таким образом, на уровне биполяров подтвердилась цветовая теория Геринга.

Существование трех цветовых рецепторов с тремя различными зрительными пигментами еще не объясняет субъективных цветовых ощущений человека. Необходимо показать, каким образом на основе возбуждения трех типов колбочек возникает все разнообразие воспринимаемых цветов. Прежде всего следует теоретически интегрировать результаты психофизических опытов, состоящие в том, что мы воспринимаем четыре качественно различных так называемых чистых цвета (синий, зеленый, желтый и красный), являющихся попарно (синий и желтый, зеленый и красный) дополнительными, т. е. дающих при смешении (при определенной интенсивности каждого) белый цвет. Разработаны модели, объясняющие такие результаты.

У *членистоногих* видимая часть спектра сдвинута далеко в область коротких волн (у пчел 300–650 нм). Здесь тоже обнаружены зрительные

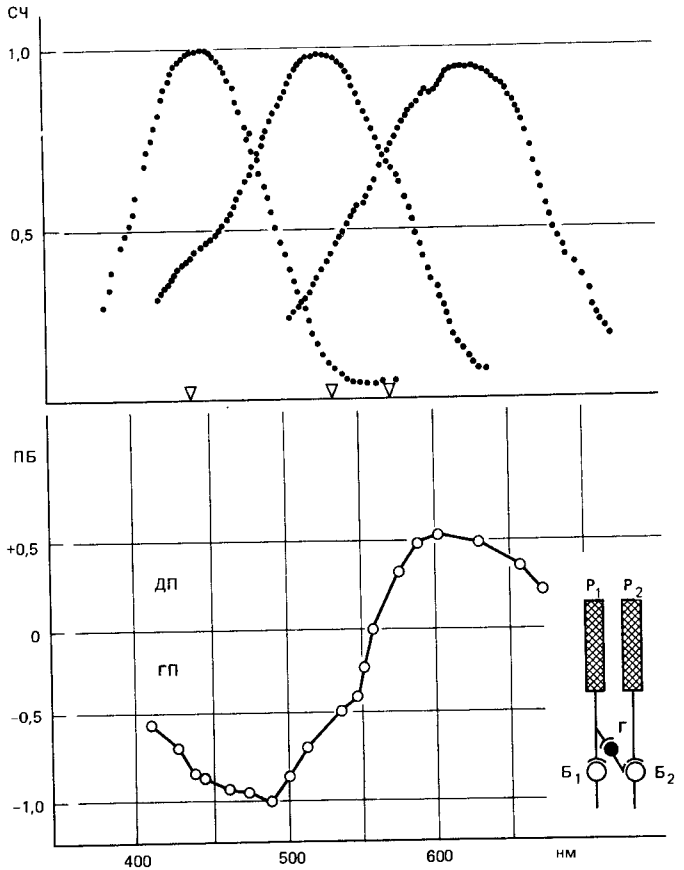


Рис. 143. Экспериментальное доказательство теорий цветового зрения Гельмгольца (вверху) и Геринга (внизу). Объяснение см. в тексте (с. 0281). Вверху – спектральная чувствительность (СЧ) трех типов колбочек золотой рыбки (измерения поглощения – Marks); ∇ – максимумы поглощения типов колбочек человека (по Wald, Brown). Внизу – изменения потенциалов (ПБ) биполярных клеток в сетчатке рыб после облучения светом с разной длиной волны (по Mac Nichol, Svaetichin): ДП – деполяризация; ГП – гиперполяризация. Врезка внизу справа – гипотетическая схема переключения в сетчатке. Возбуждение от рецептора P_1 тормозит через горизонтальную клетку Г биполярную клетку $Б_2$, к которой подходит возбуждение от рецептора P_2. Следовательно, возбуждение $Б_2$ можно было бы рассчитать как разность возбуждений P_2 и P_1. Разность возбуждений «красного» и «зеленого» рецепторов (правая и средняя кривые вверху) соответствует распределению возбуждения одной биполярной клетки (кривая внизу)

рецепторы с различной спектральной чувствительностью: три у пчелы (для ультрафиолета – 350 нм, синего цвета – 450 нм и желтого – 530 нм) и два у мухи *Calliphora*. У мух удается даже локализовать цветовые рецепторы: две центральные клетки воспринимают синюю область спектра, а шесть периферийных – зеленую и одновременно ультрафиолетовую (рис. 139, *А*).

Спектральную чувствительность отдельных фоторецепторных клеток можно определить спектрофотометрическими и электрофизиологическими методами. Однако лишь прямое доказательство различения длин волн животными говорит об истинных возможностях их цветового зрения. Особенно легко можно получить это доказательство у пчел и муравьев, у которых удается выработать реакцию на определенные цвета и сравнить ее с реакцией на белый цвет и другие монохроматические раздражители.

Как в сложном, так и в камерном глазу с линзой за зрение при низкой и высокой освещенности (скотопическое и фотопическое зрение) отвечают различные группы рецепторов (**система слабой освещенности и система сильной освещенности**). У *позвоночных* к первым относятся палочки, а ко вторым – колбочки. В то время как палочки в большей степени способны к адаптации и, следовательно, к функционированию при низкой освещенности, колбочки (именно они обладают различной спектральной чувствительностью) образуют аппарат цветового дневного зрения.

Следовательно, сумеречные животные (летучие мыши, ежи, мыши, ночные птицы, гекконы, глубоководные рыбы) имеют в основном или только палочки, в то время как характернейшие дневные виды (ящерицы, змеи) – исключительно или почти исключительно колбочки.

При переходе от дневного зрения к сумеречному восприятие цветов исчезает. Смена «колбочковой» чувствительности «палочковой» особенно наглядно выражена у рыб. Их фоторецепторные клетки меняют свое положение в сетчатке за счет сокращения и вытягивания (*ретиномоторные реакции*). При ярком дневном свете пигмент в выростах клеток пигментного эпителия смещен в сторону стекловидного тела, т. е. по направлению к падающему свету, колбочки сокращены и тем самым установлены в фокальной плоскости (рис. 144, *А*), а палочки вытянуты и окружены пигментом. В сумерках пигмент перемещается назад, палочки сокращаются, возвращаясь в фокальную плоскость, а колбочки выдвигаются из нее (рис. 144, *Б*). Замещение цветового зрения цветовой слепотой происходит по мере наступления сумерек при смене положения колбочек и палочек. Такие ретиномоторные процессы наблюдаются также и у насекомых.

Способность определять плоскость поляризации (**поляризационное зрение**) известна у членистоногих и головоногих моллюсков. Анализаторами поляризованного света являются рабдомеры фоторецепторных клеток. У каждого из них внутри одного омматидия мембранные системы со зрительными пигментами ориентированы в отличном от

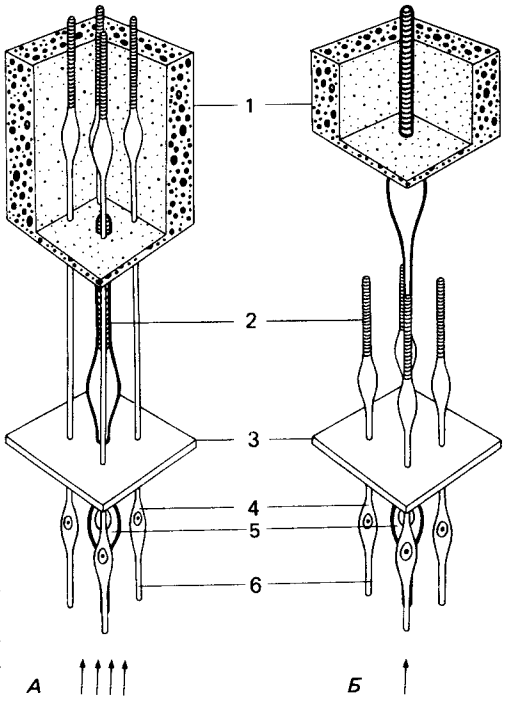


Рис. 144. Ретиномоторные реакции. Положение фоторецепторных клеток в сетчатке костистой рыбы после световой (*А*) и темновой (*Б*) адаптации. Изображена одна колбочка (5) и четыре окружающие ее палочки (4). Представлена только дистальная часть пигментного эпителия, вдвигающегося между зрительными клетками. Стрелки символизируют силу и направление падающего света. 1 – пигментный эпителий; 2 – чувствительные наружные сегменты сенсорных клеток (справа – палочка; слева – колбочка); 3 – наружная пограничная мембрана; 4 – палочки (ядерная область); 5 – колбочки (ядерная область); 6 – аксон

других направлении (рис. 139) и за счет этого максимально чувствительны при различных плоскостях поляризации. Так как рассеянный свет неба характерным образом поляризован в зависимости от высоты солнца над горизонтом, что проявляется и под водой, группы животных с поляризационным зрением способны дополнительно ориентироваться по солнечному компасу.

Терморецепция

Все жизненные процессы, а значит, и работа сенсорных клеток зависят от температуры, однако у членистоногих и позвоночных имеются специальные терморецепторы. Различные группы свободных нервных окончаний в коже млекопитающих (с. 249) отвечают максимальной частотой импульсов на те или иные температуры внешней среды (холодовые и тепловые рецепторы).

Самый чувствительный известный нам терморецепторный орган у животных имеют ямкоголовые змеи (Crotalidae). Он состоит из двух ямок, расположенных по обе стороны головы между ноздрями и глазами и ограниченных изнутри мембраной толщиной 15 мкм. Тепловые лучи нагревают эту роговую богато иннервированную мембрану.

Порог реакции отходящего нерва достигается уже при повышении температуры на 0,005 °С, что соответствует тепловому излучению мыши, находящейся в 15 см от головы змеи.

У *насекомых* в последние годы также обнаружены и электрофизиологически изучены чувствительные к температуре сенсорные клетки: терморецепторы на антеннах пчел, тараканов и у личинок некоторых видов бабочек, а также воспринимающие инфракрасное излучение органы в мезотораксе жуков (Buprestidae).

Хеморецепция

Хеморецепция широко распространена у всех групп животных. Уже простейшие, а также клетки в культуре тканей или лейкоциты проявляют хемотаксис в градиентах химических раздражителей. Так, инфузории скапливаются в областях с определенной кислотностью или изменяют в присутствии моновалентных катионов направление биения своих ресничек на противоположное. Кишечнополостные (*Hydra*) очень чувствительно отвечают реакцией поедания на 10^{-6}-молярные растворы трипептида глутатиона. Однако более точными сведениями о хеморецепторных органах мы располагаем в основном в случае членистоногих и позвоночных, у которых, как и у человека, хеморецепцию классически подразделяют на *обоняние* (*ольфакторное* восприятие) и *вкусовое* восприятие.

Первоначально такую классификацию связывали со способом доставки молекул к сенсорным эпителиям: в газовой фазе при обонянии или в жидкой среде при вкусовом восприятии. Однако это имеет смысл только в отношении самого раздражителя, так как в обоих случаях первичные реакции на сенсорных клетках связаны с молекулами, находящимися в водной фазе. У водных организмов (рыб) различие сглаживается еще и тем, что здесь все действующие на хеморецепторы вещества представлены растворами. Несмотря на это, у позвоночных можно провести четкое анатомическое и функциональное разделение: вкусовые рецепторы иннервируются как вторичные сенсорные клетки лицевым (VII) и языкоглоточным (IX) нервами (с. 240). У пресмыкающихся, птиц и млекопитающих эти рецепторы всегда расположены в ротовой полости, где химически контролируют принимаемую пищу. Обонятельные рецепторы, т. е. первичные сенсорные клетки, аксоны которых образуют обонятельные нервы (I), находятся в носовой области и служат для восприятия удаленных объектов, в частности для дистантного обнаружения пищи или особей своего вида, а также для выполнения иных социальных функций. Поэтому представляется целесообразным определить *вкусовое восприятие* как *контактную хеморецепцию*, а *обоняние* как дистантную *осмохеморецепцию*. У водных форм, например рыб и амфибий, такое подразделение также опирается на анатомо-топографические и функциональные признаки. Вещества, воспринимаемые обонянием высших позвоночных, и у рыб улавливаются только ноздрями, в то время как вещества, возбуждающие у наземных животных рецепторы языка, у рыб также действуют только на вкусовые рецепторы, которые, правда, здесь могут быть рассеяны по поверхности тела, а не только находятся в ротовой полости.

Среди **позвоночных** *обоняние* наиболее подробно исследовано у *рыб* и *млекопитающих*. В опытах по научению удалось показать, что *угри* (*Anguilla anguilla*) воспринимают β-фенилэтиловый спирт (розовое масло) уже в концентрации $2{,}9 \cdot 10^{-1}$, что соответствует разбавлению 1 мл душистого вещества в объеме воды, в 58 раз превышающем объем Боденского озера. По подсчетам уже одной молекулы душистого вещества достаточно для возбуждения обонятельной клетки (такие же величины обнаружены у собаки и тутового шелкопряда; с. 248), в то время как действие двух его молекул соответствует пороговой чувствительности всего обонятельного эпителия. Такие возможности обоняния позволяют *лососям* воспринимать «запах» воды родной реки и на основе накопленной в центральной нервной системе ольфакторной информации отыскивать после многолетней жизни в море, двигаясь против течения, места нереста, свойственные своей популяции. Ольфакторно воспринимаемые *отпугивающие вещества*, попадающие в воду при повреждении покровов некоторых рыб (например, карповых), вызывают реакцию бегства у особей того же вида.

У *собаки* пороговая концентрация для обоняния особенно низка в случае жирных кислот, составляя для *н*-масляной кислоты $9 \cdot 10^3$ молекул в 1 мл воздуха (у человека - $7 \cdot 10^9$). Сильно развитая способность определять интенсивность запаха дает этим животным возможность двигаться вдоль градиента веществ по следу дичи. Так как собаки могут очень точно различать смеси гомологичных жирных кислот, понятна их способность индивидуально опознавать людей.

Тонкость обоняния связана со строением поверхности носовой полости и структурой обонятельного эпителия. У млекопитающих с высокоразвитым ольфакторным восприятием (*макросматики*, например, грызуны, копытные, хищные) в этой полости находятся многочисленные разделенные и закрученные своими краями выступы (носовые раковины). У плохо воспринимающих запахи приматов (*микросматики*) число таких раковин снижается до двух небольших и лишь частично покрытых обонятельным эпителием. У человека, например, только $5 \cdot 10^6$ обонятельных клеток, у овчарок же – $225 \cdot 10^6$.

Органы вкуса позвоночных представлены вкусовыми почками, вторичные сенсорные клетки которых в виде сосочков погружены в поверхность языка. Способность к различению четырех вкусовых качеств – сладкого, кислого, соленого и горького - сформировалась уже у рыб и амфибий, что показано в опытах по научению. Она основана на чувствительности различных рецепторов к тем или иным химическим раздражителям. Морфологически сходные рецепторы по-разному распределены на поверхности языка и могут быть избирательно заторможены фармакологическими препаратами. Среди отдельных отводящих

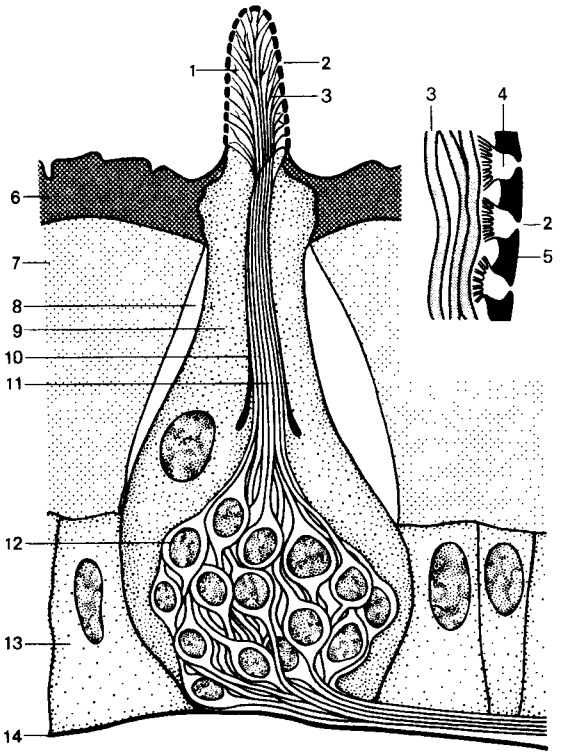


Рис. 145. Обонятельная (базиконическая) сенсилла из антенны кузнечика; врезка – фрагмент стенки обонятельного конуса: 1 – обонятельный конус; 2 – пора; 3 – дендритные разветвления; 4 – поровая камера; 5 – кутикула; 6 – экзокутикула; 7 – эндокутикула; 8 – тормогенная клетка; 9 – трихогенная клетка; 10 – кутикулярная оболочка; 11 – дендриты; 12 – перикарион сенсорной клетки; 13 – эпидермис; 14 – базальная мембрана (по Slifer, Schneider)

волокон иннервирующих язык лицевых нервов кошки (VII) различают ответственные за восприятие воды, соли, хинина и кислоты. Однако реакция вкусовых рецепторов не абсолютно избирательна, а указывает лишь на особо высокую их чувствительность к определенным группам веществ. Самые низкие пороговые концентрации отмечены для горьких веществ, причем у людей существуют наследственные различия в восприятии соединений, содержащих тиокарбамидные группы. Лишь 60–70% европейцев считают вкус фенилтиомочевины горьким; среди индейцев доля таких «чувствительных» людей достигает 97%.

Насекомые по своим обонятельным способностям не уступают рыбам и млекопитающим (см. тутовый шелкопряд, с. 248). *Органами обоняния* у них служат тонкостенные выступающие над кутикулой или погруженные в ямки конусы (например, базиконическая сенсилла;

рис. 145) и пористые пластинки (плакоидная сенсилла), всегда находящиеся на антеннах и сходные по строению с механорецепторными кутикулярными сенсиллами (рис. 146). Они иннервируются многими (до 40) сенсорными клетками, дендриты которых граничат с кутикулярными порами диаметром 0,1–0,2 мкм.

У многих насекомых обонятельные раздражители играют решающую роль не только при поиске пищи или организма-хозяина для откладки яиц. Они выступают также в качестве половых атрактантов, сигналов тревоги и следовых меток. Такие вырабатываемые самой особью и выделяемые ей во внешнюю среду видоспецифично действующие вещества называются *феромонами* (с. 201).Часто имеются специальные рецепторы, избирательно чувствительные к тому или иному феромону, например к бомбиколу, половому атрактанту самки тутового шелкопряда, представляющему собой гексадекадиен(10-транс-12-цис)ол. Большое значение обоняния в жизни насекомых проявляется также в том, что пчелы запоминают запах цветка уже после одного его посещения. Чтобы научиться различать цвета спектра, им необходимо три-четыре, а для узнавания простых геометрических фигур – 30–40 предъявлений объекта.

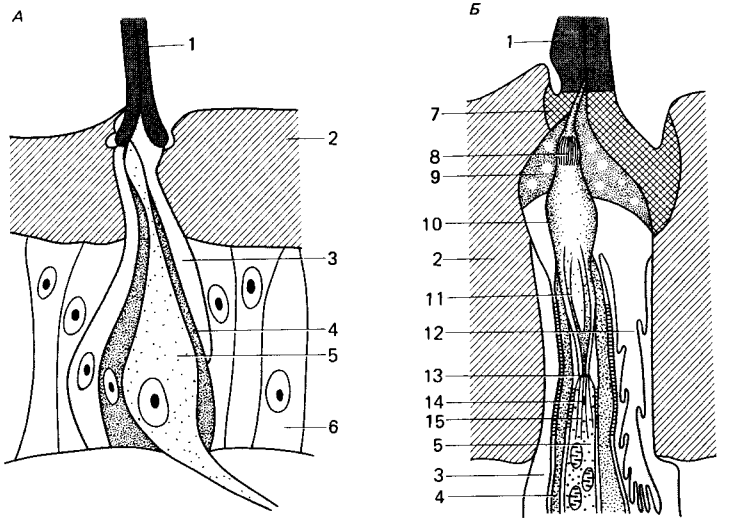


Рис. 146. Тонкая структура трихоидной сенсиллы из щетинконосного поля шейного сустава пчелы (см. рис. 147). По данным оптической (*А*) и электронной (*Б*) микроскопии. Дендритный вырост сенсорной клетки имеет ресничную структуру. 1 – отгибаемая щетинка; 2 – кутикула; 3 – тормогенная клетка; 4 – трихогенная клетка; 5 – сенсорная клетка; 6 – клетка эпидермиса; 7 – сочленовная перепонка; 8 – трубчатое тельце; 9 – упругий колпачок; 10 – кутикулярная оболочка; 11 – микротрубочка; 12 – внеклеточное лимфатическое пространство рецептора; 13 – дистальное базальное тельце; 14 – проксимальное базальное тельце; 15 – корешковые волокна (по Weber, Thurm)

В качестве *контактных хеморецепторов* у насекомых выступают специальные *вкусовые волоски*, представляющие собой трубчатые кутикулярные щетинки на лапах конечностей или на расширенном основании хоботка мухи. Они содержат 3–7 сенсорных клеток, дендриты которых тянутся до отверстия на вершине щетинки. Эти рецепторы у мух (*Phormia*) избирательно раздражаются сахарозой, повареной солью или водой.

Первичные процессы, протекающие в сенсорной клетке при хеморецепции, еще не ясны. Дискутируется представление о том, что решающим параметром раздражителя является пространственная конфигурация молекулы, например положение определенных функциональных групп. Например, одна хеморецепторная клетка в чувствительной к сахару щетинке гусеницы тутового шелкопряда реагирует только на два изомера инозитола, в то время как вся щетинка – на девять изомеров. В любом случае молекулы пахучих веществ должны вступить во взаимодействие с акцепторными молекулами в мембране сенсорной клетки. Возможно, общая структура молекулы-раздражителя обусловливает при этом субстратную специфичность, в то время как ее функциональные группы с характерным распределением электронных плотностей отвечают за возникновение возбуждения (специфичность действия). Межмолекулярные взаимодействия раздражителя и акцепторного участка мембраны хеморецепторной клетки, при которых не возникает ковалентных связей, приводят в конечном итоге к изменению проницаемости этой мембраны. Показано, что увеличение ее проводимости всего на 10^{-1} $Ом^{-1}$ ведет к возникновению импульса. Отсюда можно вычислить, что попадание одной молекулы-раздражителя на акцептор «открывает» один ионный канал в мембране сенсорной клетки.

Механорецепция

Механические раздражители воздействуют на специализированные сенсорные органы в форме давления, растяжения, течения, вибрации, звука и передаются через самые разнообразные вспомогательные аппараты механорецепторным клеткам. Независимо от формы перечисленных раздражений процессы, происходящие в механорецепторах, очень сходны. У различных типов животных во всех группах механорецепторов адекватное «эффективное» раздражение (с. 246) заключается в параллельном поверхности сенсорных клеток смещении (*сдвиговой деформации*) видоизмененной ресничной структуры. При этом *базальное тельце* часто редуцированной реснички (например, в кортиевом органе позвоночных; рис. 154, *В*) или структурно сходное с ним *трубчатое тельце* ее дистального сегмента изменяют свою форму. Подвижные реснички (киноцилии) и длинные реснички жабр двустворчатых моллюсков (рис. 106) также показывают механическую раздражимость, связанную с базальным тельцем. Правда, у некоторых механорецепторов

(тельца Пачини, рис. 150; рецепторы растяжения членистоногих, рис. 130) подобных трубчатых структур не обнаружено.

В противоположность весьма сходным *первичным механизмам раздражения, вспомогательные воспринимающие раздражение структуры* сильно варьируют, что позволяет выделять несколько типов механорецепторных органов. При этом в зависимости от группы животных одни и те же механические раздражения могут восприниматься совершенно различными рецепторами, например, *звук* – кутикулярными сенсиллами (с. 273) или сколопидиями (с. 274) у членистоногих и волосковыми клетками у позвоночных (с. 279); *гравитация* – статоцистами (с. 275) у большинства типов животных, у насекомых – щетинконосными полями на различных суставах тела (с. 273); *давление* – свободными нервными окончаниями или пластинчатыми тельцами (с. 278) у позвоночных и кутикулярными сенсиллами у членистоногих (с. 273); *растяжение* – рецепторами растяжения и хордотональными органами (с. 274) у членистоногих и мышечными веретенами у позвоночных (с. 233). С другой стороны, механорецепторные органы могут служить для восприятия сразу нескольких типов раздражений (например, сколопидии насекомых воспринимают звук и вибрацию, а также контролируют положение тела в пространстве), поэтому представляется целесообразным дать общий обзор различных типов механорецепторов независимо от характера раздражений.

Кутикулярные сенсиллы членистоногих

В то время как у многих беспозвоночных (начиная с кишечнополостных) на механические раздражения реагируют изолированные друг от друга первичные сенсорные клетки в эпидермисе или свободные нервные окончания, на поверхности тела членистоногих образовался специальный тип механорецепторов, называемый кутикулярными сенсиллами. Шарнирно закрепленная в кутикуле щетинка связана у своего основания с дендритом сенсорной клетки (трихоидная сенсилла у насекомых, рис. 146, *трихоботрии* с несколькими сенсорными клетками у пауков). Отгибания щетинки в различных направлениях ведут к разному по силе возбуждению сенсорной клетки (дирекциональная характеристика сенсиллы). На суставах наружного скелета насекомых эти кутикулярные сенсиллы могут формировать *щетинконосные поля* (рис. 147), дающие информацию о взаимном положении частей тела, т. е. выполняющие роль *проприорецепторов* (рецепторов, отвечающих на раздражения, производимые самим животным). Одновременно они служат для восприятия гравитации (статорецепторы), так как голова и брюшко представляют собой своего рода отвесы, перемещение которых в поле тяготения регистрируется этими же сенсорными полями. Особенно длинные кутикулярные щетинки (нитевидные волоски на анальных церках тараканов, рис. 227) могут, как и трихоботрии скорпионов и пауков, воспринимать движения воздуха и в результате служить *звуковы-*

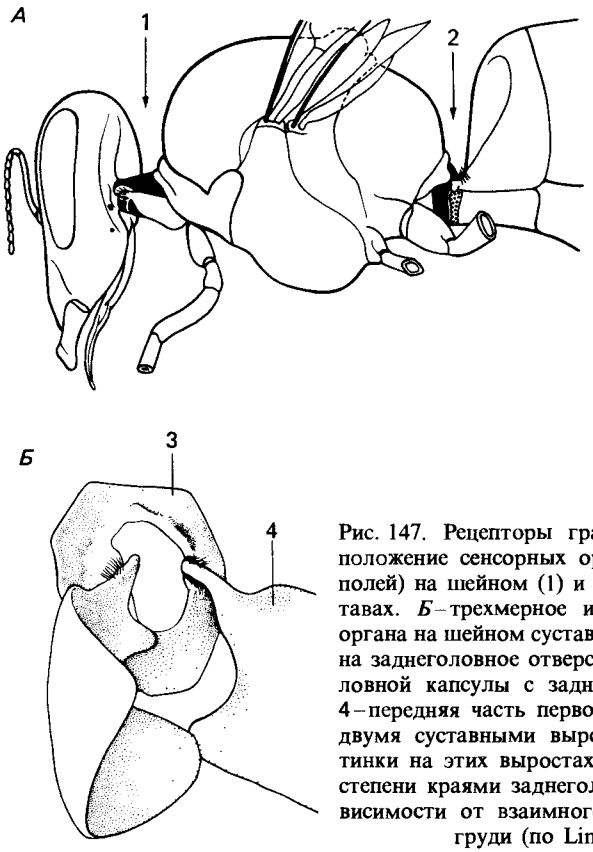


Рис. 147. Рецепторы гравитации у пчелы. *А* – положение сенсорных органов (щетинконосных полей) на шейном (1) и абдоминальном (2) суставах. *Б* – трехмерное изображение сенсорного органа на шейном суставе. Вид со стороны груди на заднеголовное отверстие: 3 – задняя часть головной капсулы с заднеголовным отверстием; 4 – передняя часть первого грудного сегмента с двумя суставными выростами. Сенсорные щетинки на этих выростах отклоняются в разной степени краями заднеголовного отверстия в зависимости от взаимного положения головы и груди (по Lindauer, Nedel)

ми рецепторами. Однако в противоположность органам слуха позвоночных у беспозвоночных такие образования определяют не давление звука, а его скорость, возбуждаясь в результате колебаний частиц окружающей среды.

Сколопидии членистоногих

У членистоногих имеется и второй характерный для них тип механорецепторов – сколопидии. Они погружены под кутикулу, но также состоят из одной или двух сенсорных клеток и двух обкладочных клеток, окружающих их дендриты (рис. 132, *А*). Несколько сколопидиев может быть натянуто между двумя участками кутикулы (*хордотональные органы*), реагируя на их относительное смещение. Они выполняют различные механорецепторные функции. Например, *субгенуальные* (подколенные) *органы* в ногах насекомых являются высокочувствительными

вибрационными рецепторами (с. 248), а *джонстоновы органы* в антеннах – рецепторами движения воздуха. У самцов комаров джонстоновы органы воспринимают высоту тона, испускаемого при полете самкой, частота которого на 300 Гц ниже, чем у самца (500 Гц). Этот тон вызывает в антеннах самца резонансные колебания. У некоторых насекомых (чешуекрылые, прямокрылые, полужесткокрылые) несколько сколопидиев, связанных с тимпанальной мембраной, образуют орган слуха.

Такие *тимпанальные органы* расположены у певчих цикад (Hemiptera) и саранчовых (Acrididae) в первом сегменте брюшка, а у кузнечиков (Tettigoniidae) и сверчков (Gryllidae) – в голени передних конечностей. При этом к тимпанальной мембране всегда примыкает трахейный пузырь, воспринимающий ее колебания и возбуждающий расположенные на нем сколопидии. У кузнечиков две тимпанальные мембраны погружены в карманы голени, которые открываются наружу только узкими щелями (рис. 148, *А*). Внутри пространства, ограниченного этими мембранами, между двумя трахейными ветвями натянута трахейная мембрана, определяющая разницу давления звука, поступающего к обеим тимпанальным мембранам (*градиентный звукоприемник*). Такие органы слуха имеют ярко выраженную дирекциональную характеристику, т. е. они наименее чувствительны к звукам, приходящим со стороны тимпанальных карманов (рис. 148, *Б*).

Верхний частотный предел восприятия тимпанальных органов в

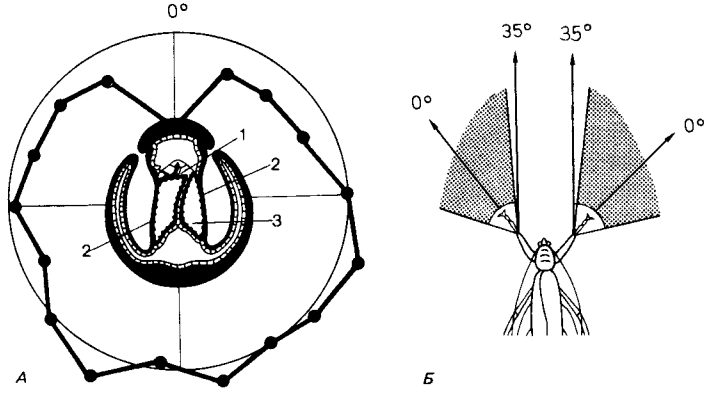


Рис. 148. *А* – поперечный разрез тимпанального органа в голени прямокрылого *Decticus verrucicorus* со схемой, показывающей его чувствительность в зависимости от направления. Расстояние от центра до жирной линии соответствует частоте импульсов тимпанального нерва при поступлении звука постоянной интенсивности и частоты (25 кГц) из различных точек пространства: 0° – передняя сторона голени; 1 – положение сколопидиев с сенсорными клетками; 2 – тимпанальная мембрана; 3 – трахейный пузырь. *Б* – обычное положение передних ног насекомого. Поступающий из заштрихованного сектора звук воспринимается слабо; если звук исходит спереди, то его воспринимаемая сила скачкообразно возрастает (по Autrum, Haskell)

большинстве случаев лежит в *ультразвуковой области*, составляя 90 кГц для кузнечиков и 170 кГц для некоторых ночных бабочек (Noctuidae, Geometridae), которые, являясь основной добычей летучих мышей, воспринимают их эхолокационные ультразвуки (с. 285). Оба тимпанальных органа имеют только по две акустические сенсорные клетки. Если насекомые при оценке звуковых сигналов в первую очередь используют две характеристики раздражения – ритм и скорость усиления громкости – и в меньшей степени частоты колебаний, то по крайней мере саранчовые способны *анализировать* и последний параметр. Например, тимпанальная мембрана пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria*) имеет четыре области с различной резонансной частотой, в каждой из которых закреплено по группе сенсорных клеток. Частоты, к которым по электрофизиологическим данным максимально чувствительны эти клетки, совпадают с резонансными частотами соответствующей области тимпанальной мембраны. Кроме того, в протоцеребруме наряду с «широкодиапазонными нейронами» выявлены и клетки, избирательно реагирующие на низкие (< 10 кГц) или высокие (> 10 кГц) тоны, что дает возможность различать шумы, образованные смешением нескольких частот.

Статоцисты

За исключением наземных насекомых (с. 273), все группы животных используют в качестве органов равновесия, т. е. восприятия силы тяжести, статоцисты. В этих рецепторах на отростках чувствительных клеток лежит *статолит*, который, смещаясь при наклоне тела, вызывает одностороннее раздражение чувствительных волосков. У некоторых водяных клопов роль статолита может выполнять воздушный пузырек, удерживаемый щетинками нижней поверхности тела. При повороте тела вокруг оси этот пузырек под действием выталкивающей силы отклоняет *чувствительные волоски*. В статоцистах ракообразных эти «волоски» представлены изогнутыми крючковатыми щетинками (кутикулярными сенсиллами), а у позвоночных – ресничками вторичных сенсорных клеток (с. 279). Однако в обоих случаях адекватным раздражением служит не давление на сенсорные клетки, а их смещение в горизонтальной плоскости (сдвиг), как и у прочих механорецепторов.

Положение статоцистов *в теле* определяется симметрией организма. В редких случаях, например на верхнем полюсе гребневиков, образуется только один статоцист (рис. 149, *А*). Многочисленные органы равновесия могут быть расположены по определенным радиусам радиально симметричных животных (медуз). В большинстве случаев[1)] статоцисты парные. У некоторых высших раков они расположены в базальном членике первой антенны, у других – во внутренней ветви последних абдоминальных ножек, у моллюсков – в ноге или в голове (у головоногих), а у позвоночных – в лабиринте внутреннего уха, в сферическом и эллиптическом мешочках которого расположено по одной области сенсорных волосков (макуле) с одним статолитом (рис. 153, *А*). От парных статорецепторов лабиринта постоянно направляются спонтанные возбуждения к мозжечку (с. 240), который регулирует вращательные тенденции тела (рис. 149, *Б*; аналогичные процессы наблюдаются у ракообразных). В то время как в норме противоположные вращательные тенденции компенсируют друг друга, при наклоне тела одна из них усиливается, а другая ослабляется, что ведет к возвращению туловища в нормальное положение. Эти тенденции могут быть экспериментально доказаны тем, что при «отключении» статоциста с одной из сторон происходит поворот тела из нормального положения в неоперированную сторону.

Если статорецепторы расположены в подвижных частях тела (например, в голове позвоночных), центральная нервная система должна получать дополнительную информацию о положении этих частей по отношению к остальному телу (например, за счет шейных рецепторов) и может регулировать положение тела в пространстве лишь на основе суммарного анализа отклонений.

[1)] У билатерально симметричных организмов. – *Прим. ред.*

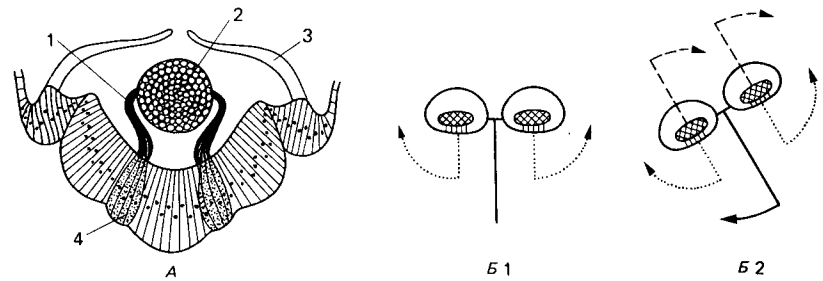


Рис. 149. Органы, содержащие статолиты: *А* – непарный срединный статоцист гребневика (Ctenophora); *Б* – схема действия парных органов со статолитами в ушном лабиринте рыбы: *Б1* – нормальное положение; от каждого чувствительного бугорка исходят устойчивые возбуждения, которые вызывают взаимно противоположные вращательные тенденции (пунктирные стрелки); *Б2* – наклонное положение тела; вследствие одностороннего смещения статолита возникает новая, однонаправленная вращательная тенденция (прерывистые стрелки), усиливающая тенденцию, действующую в состоянии покоя в нижнем органе, и ослабляющая ее в верхнем, что приводит к повороту тела в нормальное положение (сплошная стрелка). 1 – стереоцилии сенсорных клеток; 2 – статолит; 3 – наружная оболочка статоциста; 4 – сенсорные клетки (по Hertwig, Dijkgraaf)

Рецепторы растяжения

Реагирующие на растяжение рецепторы, встречающиеся в мускулатуре беспозвоночных и позвоночных, состоят из видоизмененного волокна (*рецепторной мышцы*) и связанного с ним сенсорного нейрона. Растяже-

ние рецепторной мышцы регистрируется дендритом нервной клетки. Особенно хорошо изучены в этом отношении рецепторы растяжения речного рака, натянутые дорсально между абдоминальными сегментами и дающие информацию об их положении друг относительно друга (рис. 130). Так как дендриты *мультиполярного рецепторного нейрона*, разветвляющиеся в рецепторной мышце, образуют синапсы с ответвлениями *тормозного волокна*, то вызываемое растяжением возбуждение этого нейрона может быть подавлено с участием нервной системы (контроль возбуждения). Кроме того, присутствующие всегда в удвоенном числе рецепторные мышцы, например мышечные веретена позвоночных (рис. 121; с. 233), иннервируются двигательными нервными волокнами.

Пластинчатые тельца позвоночных

Рецепторы давления в коже позвоночных всегда представлены аксоноподобными[1)] окончаниями отростков сенсорных нейронов, перика-

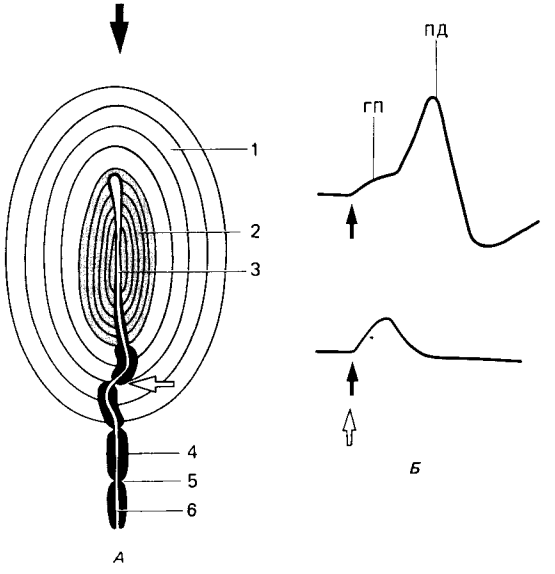


Рис. 150. Возникновение импульса в пластинчатом тельце (тельце Пачини из брыжейки кошки): *А* – гистологическое строение пластинчатого тельца; *Б* – электрическая реакция в аксоне: вверху – после воздействия деформационного раздражения на пластинчатое тельце (черная стрелка); внизу – после дополнительного давления на первый перехват Ранвье (белая стрелка) (ср. рис. 130). 1 и 2 – внешние и внутренние пластинчатые оболочки; 3 – «дендритное» немиелинизированное нервное окончание; 4 – миелиновая оболочка; 5 – перехват Ранвье; 6 – аксон; ПД – потенциал действия (импульс); ГП – генераторный потенциал (по Diamond, Gray, Sato)

[1)] По своим функциям эти окончания являются дендритами. – *Прим. ред.*

рионы которых расположены в спинальных ганглиях или в ганглии пятого черепно-мозгового нерва. Если эти рецепторы не являются свободными проникающими в эпидермис нервными окончаниями, они расположены в дерме и в более глубоких слоях тела в виде пластинчатых, или концевых телец (*тельца Пачини*; рис. 150, *А*). Свободные от шванновских оболочек (с. 227) нервные окончания окружены в этих тельцах цитоплазматическими пластинками нескольких обкладочных клеток и отделены от окружающих тканей соединительнотканной капсулой. Эти «стопки» пластинок настолько чувствительно передают концевым сенсорным структурам механические деформации, что у телец Пачини уже прогиб в 0,5 мкм длительностью в 0,1 мс приводит к возбуждению в «дендритном» окончании аксона. При превышении некоторого критического значения на возникший там генераторный потенциал накладывается распространяющийся потенциал действия. Если блокировать локальным давлением участок первого перехвата Ранвье (с. 227), то потенциал действия не возникает, а генераторный потенциал останется неизменным (рис. 150, *Б*). Таким образом, в тельцах Пачини, как и в рецепторах растяжения ракообразных (с. 249; рис. 130; с. 277), удалось экспериментально определить места образования первичного возбуждения (немиелинизированные «дендритные» окончания аксонов) и импульсов (первый перехват Ранвье миелинизированного аксона).

Рецепторы типа волосковых клеток у позвоночных

Простейшая и филогенетически наиболее древняя форма таких рецепторов, из которой образовались и сенсорные органы лабиринта высших позвоночных, представлена *органами боковой линии* рыб и водных амфибий (рис. 151). Под волосковыми клетками всегда подразумеваются вторичные сенсорные клетки с ресничками (рис. 131, *В*). Они объединены в чувствительные бугорки (*нейромасты*), которые у рыб расположены либо свободно на поверхности тела, либо на дне проходящих под покровами продольных каналов. Эти каналы соединяются с внешней средой порами. Волосковидные выросты (*«стереоцилии»*) нескольких сенсорных клеток оканчиваются в общей студенистой структуре (купуле), легко деформируемой токами жидкости. Сенсорные клетки боковой линии всегда имеют еще одну настоящую неподвижную ресничку (киноцилию), находящуюся у двух соседних сенсорных клеток с противоположных сторон от стереоцилий, т.е. у одной ближе к голове, а у другой – к хвосту животного (рис. 152, *А*). Благодаря такому асимметричному прикреплению киноцилий раздражения воспринимаются по-разному в зависимости от направления (дирекционально), причем две соседних сенсорных клетки максимально чувствительны к противоположно направленным потокам (рис. 152, *Б*). Возбуждения от обоих типов сенсорных клеток отводятся раздельными волокнами. Такая «противоположно направленная» чувствительность рецепторов, обост-

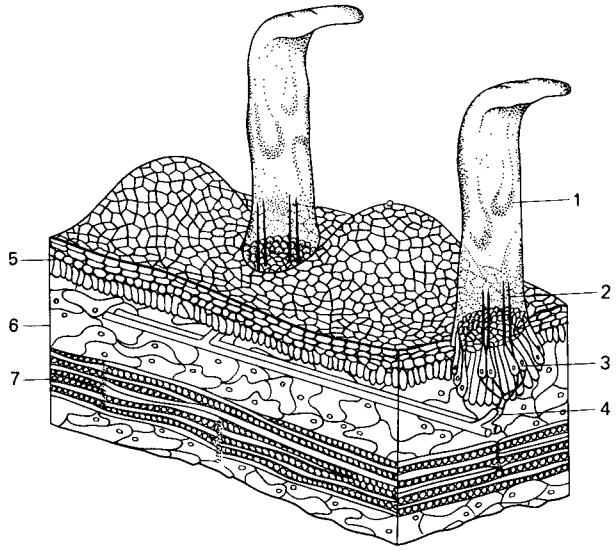


Рис. 151. Свободно расположенные на поверхности тела шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*) органы боковой линии: 1 – купула; 2 – реснички сенсорных клеток; 3 – сенсорная клетка; 4 – нерв; 5 – эпидермис; 6 – дерма; 7 – мускулатура (по Görner)

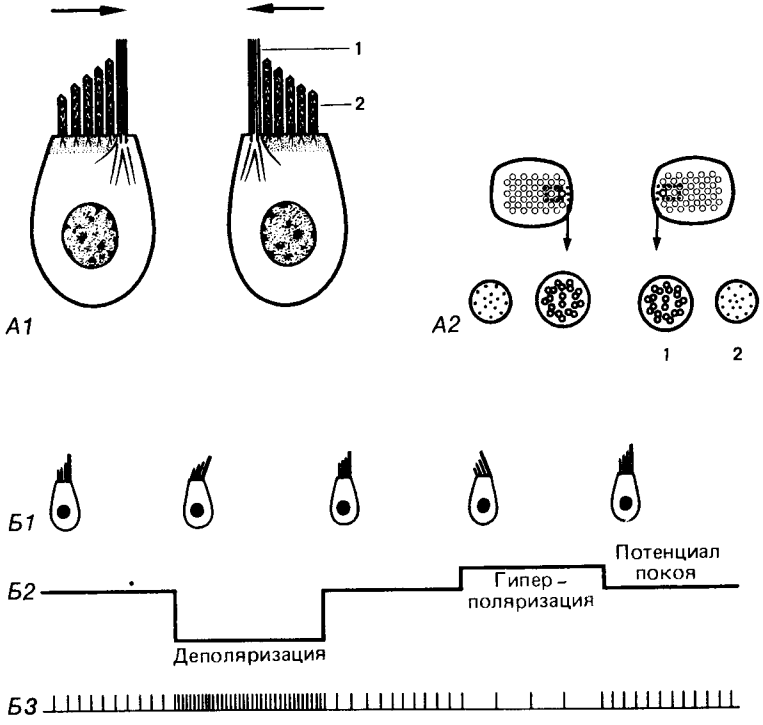


Рис. 152. Работающие в противоположных направлениях сенсорные клетки боковой линии костистой рыбы (*Lota vulgaris*). *А* – схема продольного (*А1*) и поперечного (*А2*) разрезов через сенсорные клетки с кино- и стереоцилиями. Стрелка указывает направление изгиба, на который возникает максимальная реакция. Дирекциональная чувствительность сенсорной клетки: *Б1* – направление изгиба; *Б2* – рецепторный потенциал сенсорной клетки; *Б3* – последовательность импульсов на отводящей нервной клетке. 1 – киноцилия; 2 – стереоцилии (по Flock)

ряющая восприятие раздражений, известна и у других сенсорных органов (фото-, термо-, хеморецепторов).

По этому же принципу работает система *полукружных каналов* в лабиринте уха, филогенетически связанная с погруженными органами боковой линии головной области (рис. 153, *А*). Эта система состоит с каждой стороны тела из трех полукружных каналов, расположенных в трех перпендикулярных друг другу плоскостях таким образом, что горизонтальные полукружные каналы правой и левой сторон лежат в одной плоскости, а передний и задний вертикальные каналы одной стороны – в параллельных плоскостях соответственно с задним и передним вертикальными каналами противоположной стороны тела (рис. 153, *Б*). При повороте головы в определенной плоскости эндолимфа соответствующего полукружного канала вследствие своей большей по сравнению с его стенкой инерционности течет в противоположном направлении и смещает купулы чувствительных бугорков, расположенных в ампуле на конце полукружного канала. Каждому повороту головы соответствуют определенные направление и сила воздействия жидкости в различных парах полукружных каналов, которые, следовательно, являются рецепторами вращения (*ротационные рецепторы*). На основе поступающих от них сигналов могут совершаться компенсаторные движения, восстанавливающие при пассивных поворотах нормальное положение тела.

Органы слуха позвоночных также являются рецепторами типа волосковых клеток, филогенетически выводимыми из органов, содержащих статолиты (с. 276).

У *рыб* широко распространено испускание звуков, в частности путем сжатия и растяжения плавательного пузыря. При этом звуки воспринимаются сенсорными областями (макулами) сферического мешочка и *лагены*. Проводить раздражения могут подвижные друг относительно друга элементы скелета (например, у карповых), расположенные между передней частью плавательного пузыря (первичным рецептором звука) и внутренним ухом (веберов аппарат).

Орган слуха *пресмыкающихся, птиц* и *млекопитающих* расположен только в лагене, преобразованной в рукавообразный придаток сферического мешочка и у млекопитающих свернутой в улитку. Сенсорный эпителий, состоящий из четырех параллельных рядов покрытых текто-

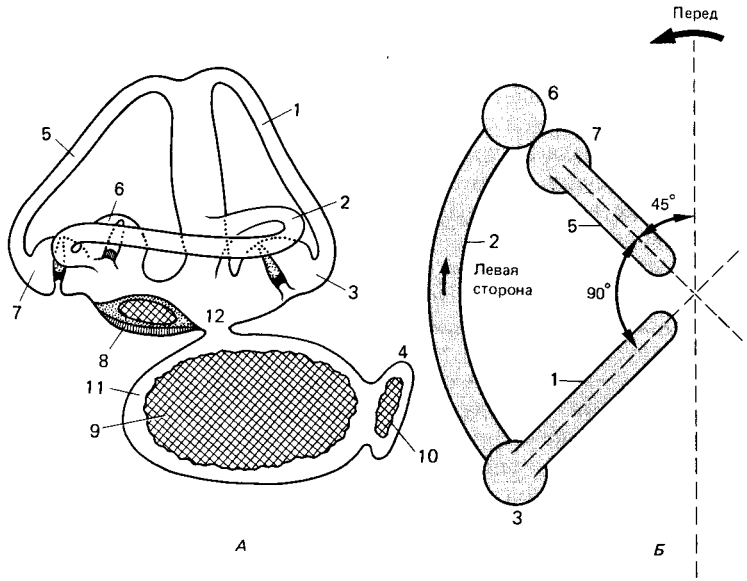
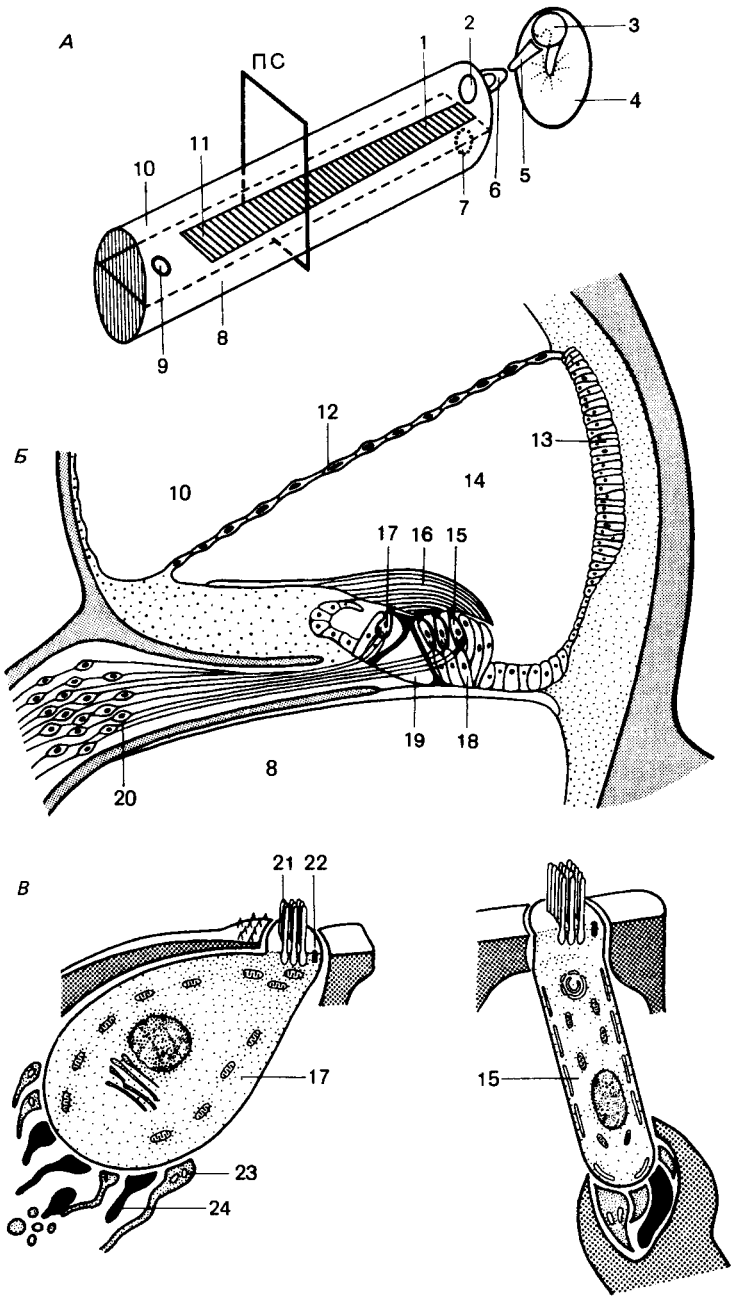


Рис. 153. *А* – ушной лабиринт рыбы. *Б* – схема расположения полукружных каналов в теле (вид сверху). Стрелки указывают поворот тела влево и вызываемый этим встречный ток вправо эндолимфы в горизонтальном полукружном канале. 1 – задний полукружный канал; 2 – горизонтальный полукружный канал; 3 – ампула заднего полукружного канала; 4 – лагена; 5 – передний полукружный канал; 6 – ампула горизонтального (внешнего) полукружного канала; 7 – ампула переднего полукружного канала; 8–10 – статолиты; 11 – сферический мешочек; 12 – эллиптический мешочек

риальной мембраной волосковых клеток с расположенными между ними опорными клетками (кортиев орган), лежит на базилярной мембране, пересекающей в горизонтальной плоскости всю улитку (рис. 154).

Рис. 154. *А* – Схема улитки внутреннего уха млекопитающих. Проводящий звук аппарат среднего уха и улитка (внутреннее ухо) представлены в «развернутом» виде. *Б* – поперечный разрез через улитку. *В* – волосковые сенсорные клетки улитки. 1 – проксимальный (возбуждаемый высокими тонами) и (11) дистальный (возбуждаемый низкими тонами) участки базилярной мембраны; 2 – овальное и (7) круглое окна; 3 – молоточек; 4 – барабанная перепонка; 5 – наковальня; 6 – стремя; 8 – барабанная лестница (перилимфа); 9 – геликотрема; 10 – лестница преддверия (перилимфа); 12 – рейснерова мембрана; 13 – сосудистая полоска; 14 – средняя лестница (эндолимфа); 15 – внешние и (17) внутренние волосковые сенсорные клетки; 16 – покровная мембрана; 18 – базилярная мембрана; 19 – кортиев канал (перилимфа); 20 – спиральный ганглий; 21 – стереоцилии; 22 – базальное тельце редуцированной киноцилии; 23 – афферентные и (24) эфферентные нервные окончания у сенсорных клеток; ПС – плоскость сечения *Б* (по Davis)



Находящийся между базилярной и рейснеровой мембранами кохлеарный проток (средняя лестница) с *кортиевым органом* заполнен, как и полукружные каналы, эндолимфой. Перилимфа обоих внешних по отношению к этому протоку каналов (лестницы преддверия и барабанной лестницы) имеет иной ионный состав и соответствует обычной внеклеточной жидкости. В ней больше ионов Na^+ и много меньше ионов K^+, чем в эндолимфе. Это различие играет решающую роль при образовании рецепторных (микрофонных) потенциалов волосковых клеток.

Попадающие через наружное ухо (наружный слуховой проход) на барабанную перепонку звуковые волны передаются через проводящий раздражение аппарат среднего уха (столбик, или колумелла, у амфибий, пресмыкающихся и птиц; молоточек, наковальня и стремя у млекопитающих; рис. 154. *А*) к овальному окну, а от него – перилимфе. В среднем ухе *давление усиливается* примерно в 20 раз, а *амплитуда колебаний уменьшается*. Слуховые косточки способствуют согласованию колебаний воздуха (барабанной перепонки) и жидкости внутреннего уха, причем за счет их рычажного действия и уменьшения площади движущихся поверхностей (барабанная перепонка – овальное окно) преодолевается высокое акустическое сопротивление на границе между двумя этими средами. Через лестницу преддверия, геликотрему и барабанную лестницу колебания перилимфы распространяются до круглого окна, сообщаясь кортиеву органу. Микроскопические наблюдения с помощью стробоскопического освещения позволяют непосредственно наблюдать синусоидальные колебания основания стремени и волны, проходящие через базилярную мембрану. Так как ее упругость постепенно снижается от узкого основания (около стремени) к широкому концу (около геликотремы), каждая бегущая волна имеет свой зависящий от частоты амплитудный максимум в строго определенном участке этой мембраны, причем ее «низкочастотная область», воспринимающая низкие тона, расположена ближе к геликотреме. Таким образом, происходит еще довольно грубый *периферический частотный анализ*. Классическая теория слуха рассматривала базилярную мембрану как систему поперечно натянутых струн, длина которых увеличивается в сторону геликотремы, в результате чего резонансная частота для высоких тонов достигается у основания мембраны, а для низких – у ее конца. Однако эта теория не подтвердилась. Частотный анализ продолжается в более центральных частях нервной системы за счет известного и для других сенсорных органов латерального торможения (с. 234), так что уже в первичном слуховом центре – нижних бугорках (с. 241) – возможно гораздо более точное различение тонов, чем в кортиевом органе.

Верхняя частотная граница слуха у человека соответствует 20 кГц, а область максимальной звуковой чувствительности – 2000 Гц. У порога слышимости, который определяется минимальной воспринимаемой энергией раздражения, амплитуда колебаний барабанной перепонки составляет всего 10^{-9} см, т. е. меньше, чем диаметр атома водорода. Некоторые, прежде всего ночные, млекопитающие (грызуны, летучие

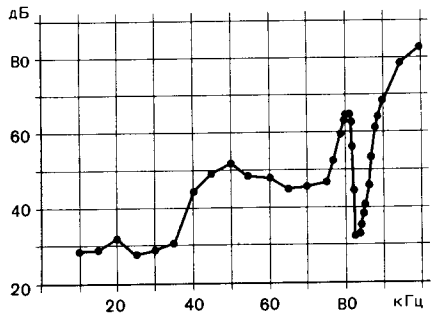


Рис. 155. Порог возбуждения подковоноса *Rhinolophus ferrum-equinum* ультразвуком. По оси абсцисс отложена частота раздражений (кГц); по оси ординат – порог возбуждения, т. е. минимальная интенсивность сигнала (дБ), вызывающая электрические реакции в слуховом центре среднего мозга. Максимальная чувствительность (самый низкий порог возбуждения) в области восприятия этой летучей мыши соответствует 83 кГц (по Neuweiler)

мыши) способны воспринимать *ультразвук* с частотами свыше 100 кГц. Летучие мыши, использующие при ночном ориентировании *эхолокацию*, испускают при этом ртом (кожановые – Vespertilionidae) или имеющим форму параболического зеркала носовым отверстием (подковоносые – Rhinolophidae) сигналы чрезвычайно высокой интенсивности. На расстоянии 5–10 см от головы животного давление ультразвука достигает 60 мбар, т. е. соответствует в слышимой нами частотной области давлению звука, создаваемого отбойным молотком. Эхо своих сигналов летучие мыши способны воспринимать при давлении всего 1/1000 мбар, т. е. в 10 000 раз меньше, чем у испускаемых сигналов. При этом летучие мыши могут обходить при полете препятствия даже в том случае, когда на эхолокационные сигналы накладываются ультразвуковые помехи с давлением 20 мбар. Механизм этой высокой помехоустойчивости еще неизвестен.

При локализации летучими мышами предметов, например вертикально натянутых нитей с диаметром всего 0,05–0,008 мм на расстоянии 20 см (половина размаха крыльев), решающую роль играют сдвиг во времени и разница в интенсивности между испускаемым и отраженным сигналами. Подковоносы могут ориентироваться и с помощью только одного уха (монауральноо), что существенно облегчается крупными непрерывно движущимися ушными раковинами. Они способны компенсировать даже частотный сдвиг между испускаемыми и отраженными сигналами, обусловленный *эффектом Допплера* (при приближении к предмету эхо является более высокочастотным, чем посылаемый сигнал). Понижая во время полета эхолокационную частоту таким образом, чтобы частота отраженного ультразвука оставалась в облсти максимальной чувствительности их «слуховых» центров (рис. 155), они могут определить скорость собственного перемещения. У ночных бабочек из

семейства медведиц развился *генератор ультразвуковых помех*, «сбивающий со следа» летучих мышей, преследующих этих насекомых. Он представляет собой ребристую кутикулярную пластинку на третьей паре ног.

Подводная эхолокация известна и у зубатых китов (*дельфины*). Сигналы у них возникают на пути от лишенной голосовых связок гортани до носового отверстия и позволяют локализовать окружающие объекты и определять их форму.

Электро- и магниторецепция

Наряду с «высоковольтными» рыбами, электрические органы которых, создающие напряжение до 900 В, оглушают добычу (с. 223), известны и «низковольные» (семейства Mormyridae и Gymnotidae) с электрическими органами, дающими напряжение всего 3–7 В, которое едва ли можно использовать при охоте и обороне. Так как эти рыбы имеют в области боковой линии очень чувствительные *электрорецепторы*, реагирующие уже на разность потенциалов 0,01 В/см, они могут регистрировать помехи в электрическом поле, образуемом их собственными разрядами. При плавании без изгибания тела такие рыбы перемещают за собой постоянное электрическое поле. В зависимости от проводимости встретившегося им предмета по сравнению с окружающей водой силовые линии этого поля определенным образом деформируются (рис. 156), плотность тока вокруг рыб изменяется, и эти изменения могут быть восприняты. У акул нет собственных электрических органов, однако в голове у них обнаружены электрорецепторы (ампулы Лоренцини), филогенетически являющиеся производными боковой линии. С их помощью акулы могут воспринимать мышечные потенциалы, возникающие при дыхательных движениях животных, и за счет этого локализовать добычу, например спрятавшуюся в песке камбалу.

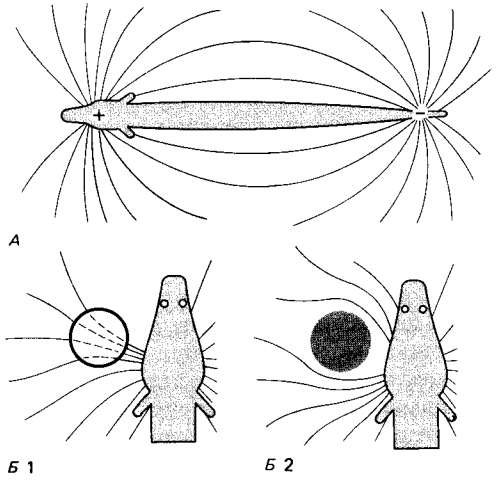


Рис. 156. Электролокация у *Gymnarchus niloticus*. *А* – силовые линии поля в среде с однородной проводимостью. При каждом разряде хвост является отрицательным полюсом по отношению к головной области. *Б* – деформация силовых линий поля предметами с более высокой (*Б1* – металлическая палочка) или более низкой (*Б2* – стеклянная палочка) проводимостью, чем у пресной воды

В последнее время появляется все больше данных о том, что организмы способны воспринимать *магнитное поле Земли*. Ход его силовых линий и напряженность влияют на различные реакции ориентации: например, на указание направления пчелами в улье, предпочтение определенных направлений термитами, мухами и жуками или определение азимута при ночных перелетах зарянкой (*Erithacus rubecula*). Очевидно, на это поле реагируют и почтовые голуби. Однако физиологические механизмы магниторецепции еще неизвестны.

Поведение

Реакции и в целом поведение животных обусловлены взаимодействием органов чувств, нервной системы и исполнительных органов (эффекторов). Изменяя характеристики раздражителя, можно выяснить количественные корреляции между ним и вызываемой реакцией. Вся система органов чувств, нервных клеток и эффекторов формально является при этом «черным ящиком», и анализ возможен только на уровне входных данных. С одной стороны, это позволяет моделировать механизмы «переключений», происходящих в центральной нервной системе (*кибернетика*), а с другой – дает возможность проводить физиологический анализ частных процессов, совокупность которых способна подтверждать или опровергать разработанную модель (*нейрофизиология*). В настоящее время существует множество подходов для выяснения **корреляций между результатами поведенческих и нейрофизиологических экспериментов.**

У *беспозвоночных* хорошо изученным примером являются *оптомоторные реакции* насекомых. Если перемещать «зрительное окружение» мухи, например полосатый узор на внутренней стороне вращающегося цилиндра, она (и многие другие виды) пытается компенсировать смещение узора в поле зрения поворотом длинной оси тела (рис. 157, *А*). Детекторы, регистрирующие такие смещения в окружающей среде, располагаются в оптических ганглиях мухи. Специализированные нейроны этих ганглиев повышают частоту испускаемых импульсов, когда узор перемещается по сетке омматидиев в определенном направлении.

У *позвоночных* также возможно провести корреляции между данными поведенческих и нейрофизиологических исследований (рис. 157, *Б*). Лягушки (*Rana esculenta*, например) прыгают особенно активно в направлении подвижных черных дисков с угловыми размерами в поле зрения 8–10°. Меньшие диски вызывают более слабую пищедобывательную

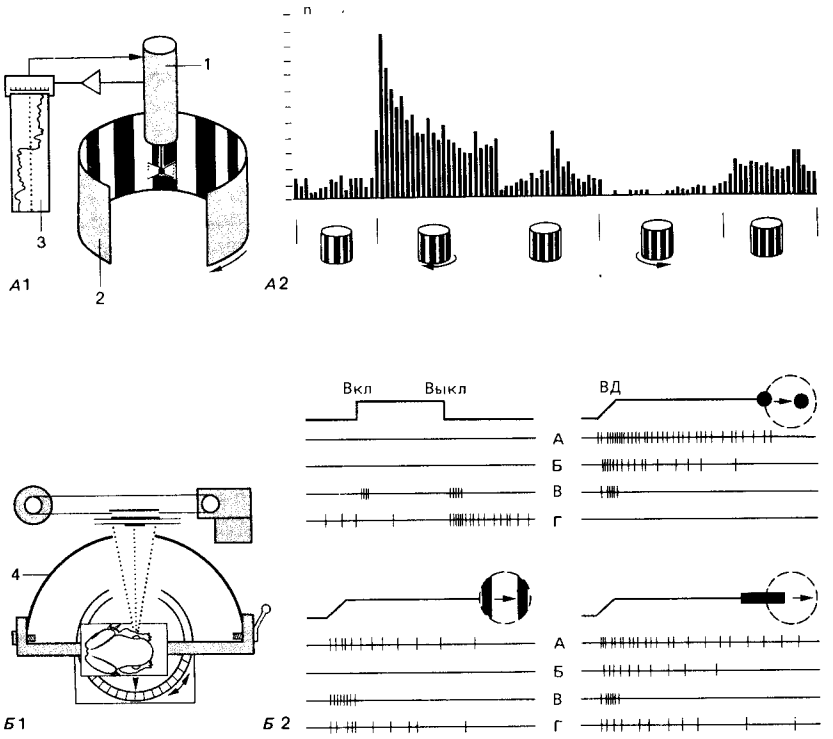


Рис. 157. Переработка информации в зрительной системе членистоногих и позвоночных. *А* – этолого-физиологическое (*А1*) и нейрофизиологическое (*А2*) исследование оптомоторной реакции мух (*Drosophila melanogaster* и *Musca domestica*): *А1* – определение момента вращения мухи при вращении полосатого цилиндра (по Götz); *А2* – электрофизиологическое отведение от оптических ганглиев мухи; исследуемый нейрон реагирует на определенное направление вращения цилиндра повышением, а на противоположное – понижением частоты импульсов (по Bishop, Keehn). *Б* – нейрофизиологическое изучение оптимально-действенного типа зрительного раздражения у лягушки (*Rana esculenta*). *Б1* – аппаратура, при помощи которой вызывается раздражение: за окошком аппарата перемещаются с разной скоростью фигуры различной величины; *Б2* – электрофизиологические отведения от четырех типов ганглиозных клеток (А, Б, В, Г) в сетчатке лягушки; сравнение характера импульсов, возникающих в ответ на четыре типа раздражителей, дает возможность разделить ганглиозные клетки на разные типы (по Grüsser). Вкл и Выкл – начало и конец рассеянного освещения; 1 – прибор, измеряющий момент вращения; 2 – вращающийся полосатый цилиндр; 3 – самописец; 4 – стенка аппарата; ВД – время движения фигуры; в поле зрения животного (пунктирный круг) перемещаются черные диски, вертикальные или горизонтальные полосы; n – число импульсов в единицу времени

реакцию, а бóльшие – реакцию бегства. Волокна зрительного нерва с определенной величиной своих рецептивных полей являются входными каналами для информации, перерабатываемой в зрительной крыше (с. 240), что определяет раздражитель как «добычу» или «врага».

Однако такие анализирующие сенсорное окружение *детекторы* представляют собой лишь часть нейронной системы взаимосвязей, и их наличие не означает неизбежного протекания определенной реакции. При **ориентации в пространстве** решающее значение для животного приобретает информация о том, происходит ли изменение раздражителя (например, смещение изображения на сетчатке) действительно во внешнем мире (экзафферентация) или оно вызывается поведением самого животного, в частности движением его глаз (реафферентация). Только в первом случае переданная нейрофизиологическими детекторами информация служит пусковым механизмом для поведенческих реакций. Этот *принцип реафферентации* можно пояснить на примере сдвига изображения на сетчатке. Поставим следующий вопрос (рис. 158): почему зрительное окружение остается для нас неподвижным при движении наших глаз, т.е. при смещении изображения окружающего мира на их сетчатке? Одновременно с эфферентным возбуждением, управляющим движением глаз, сигнал о нем (копия эфферентации) поступает на «компаратор» центральной нервной системы, получающий также афферентную информацию от сетчатки о происходящем на ней сдвиге изображения. Если копия эфферентации и реафферентация одинаковы по величине, например движение глаз вправо сопровождается таким же сдвигом изображения на сетчатке влево, то «компаратор» делает заключение о неподвижности окружающих предметов. При дополнительных движениях в поле зрения, копия эфферентации и афферентация не уравновешивают друг друга полностью. Тогда информация

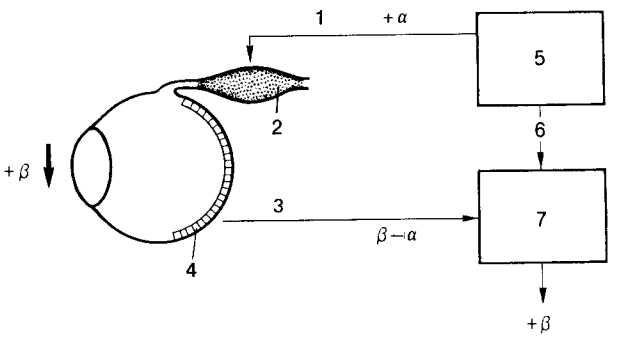


Рис. 158. Принцип реафферентации, позволяющий различать смещения изображения, вызванные движением предмета (экзафферентное возбуждение – β) или наблюдателя (реафферентное возбуждение – α). Первое – заметно, второе – нет. 1 – эфферентный сигнал; 2 – наружная глазная мышца; 3 – афферентный сигнал; 4 – сетчатка; 5 – эффекторный центр; 6 – копия эфферентации; 7 – компаратор

о движениях окружающих предметов передается от «компаратора» к высшим нервным центрам.

Таким образом, животные при ориентации по внешним раздражителям всегда учитывают собственные движения и их участие в изменении воспринимаемых раздражений. Поэтому, рассматривая поведенческие реакции, мы будем говорить лишь об изменении положения внешних раздражителей по отношению к животному (в большинстве случаев – к длинной оси его тела).

Такое изменение раздражителей необходимо учитывать прежде всего при *навигации*. Если животному необходимо переместиться из пункта А в пункт Б на поверхности земли, причем пункт Б находится за пределами возможного восприятия органами чувств, то при движении используются дополнительные источники раздражения, например Солнце. Если пространственные координаты начального и конечного пунктов известны, то задача сводится к выдерживанию определенного угла по отношению к этому ориентиру (*ориентация по направлению*, или *компасная ориентация*). При этом измеряется и пройденный путь, следовательно, правильнее говорить о *векторной ориентации*.

Направления могут определяться по солнцу, характеру поляризации света неба (у членистоногих, с. 266), луне, ярким циркумполярным звездам, магнитному полю Земли. Для птиц может считаться доказанной ориентация по солнечному, звездному и магнитному компасам. Если подвижен сам дополнительный ориентир (например, солнце), правильное направление может выдерживаться только в том случае, если это движение закономерно и учитывается центральной нервной системой, причем угол между азимутами ориентира и направления движения должен постоянно корректироваться (рис. 159, *А*).

Способность к ориентации по солнечному компасу с **компенсацией времени**, предполагающая знание видимого пути солнца по небу (эндогенное чувство времени), была впервые установлена для пчел фон Фришем, а вскоре после этого обнаружена и у птиц. Пчелы, которым в течение всей их жизни позволяли вылетать из улья только во второй половине дня, способны находить закрепленное научением направление (требуемый азимут) и в первой половине дня. Следовательно, они способны воссоздать половину небесного пути солнца по другой известной его половине, т. е. располагают информацией о том, в каком направлении и с какой скоростью (приблизительно 15°/ч) перемещается светило. Эта информация не является врожденной. Если вырастить потомство пчелиной матки из Северного полушария в Южном, то молодые пчелы экстраполируют солнечную траекторию в направлении против часовой стрелки, т. е. как и следует в Южном полушарии, а не в Северном – на родине их родителей.

Пчелы способны не только строго следовать усвоенному в процессе обучения азимуту в разное время дня, но и передавать эти знания другим пчелам своего улья. С этой целью они *преобразуют* визуально регистрируемый азимут полета в угол в поле тяготения, передаваемый с

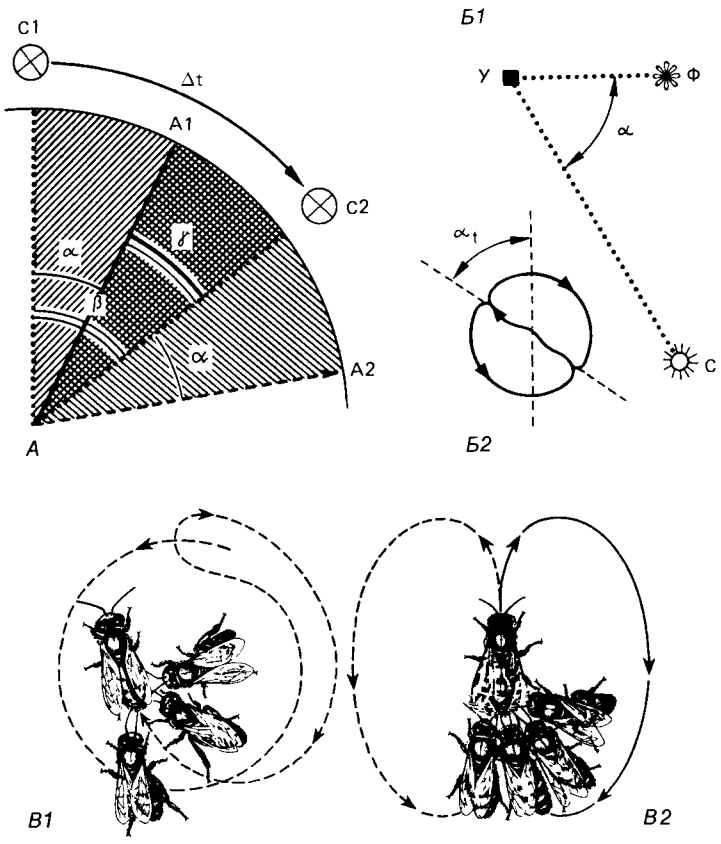


Рис. 159. Ориентация по солнечному компасу. *А* – направления ориентации при меняющемся видимом положении солнца: А1 – ориентация по постоянному азимуту; А2 – ориентация по постоянному углу. α – усвоенный угол между направлением на солнце (С1) и требуемым направлением (А1); β – угол, который проходит солнце за время Δt от С1 до С2. При ориентации по постоянному азимуту выбирается угол $\gamma = \alpha - \beta$ во время азимута солнца С2, а при ориентации по постоянному углу – угол α. *Б* – перевод угла солнечного компаса α (Б1) в угол с направлением силы тяжести α_t (*Б2*), указываемый «виляющим» танцем пчелы на вертикальных сотах. Ф – место фуражировки; С – солнечный азимут; У – улей. *В* – кривые перемещения пчел во время кругового (*В1*) и «виляющего» (*В2*) танцев. При небольшом удалении места фуражировки от улья пчелы совершают только круговой мобилизующий танец без указания направления (*Б* и *В* по Frisch)

помощью характерного «виляющего» танца на расположенных вертикально сотах (рис. 159, *Б, В*). При этом направление вверх (отрицательный геотаксис) соответствует направлению на солнце (положительному фототаксису). Многие другие насекомые также способны к такому преобразованию.

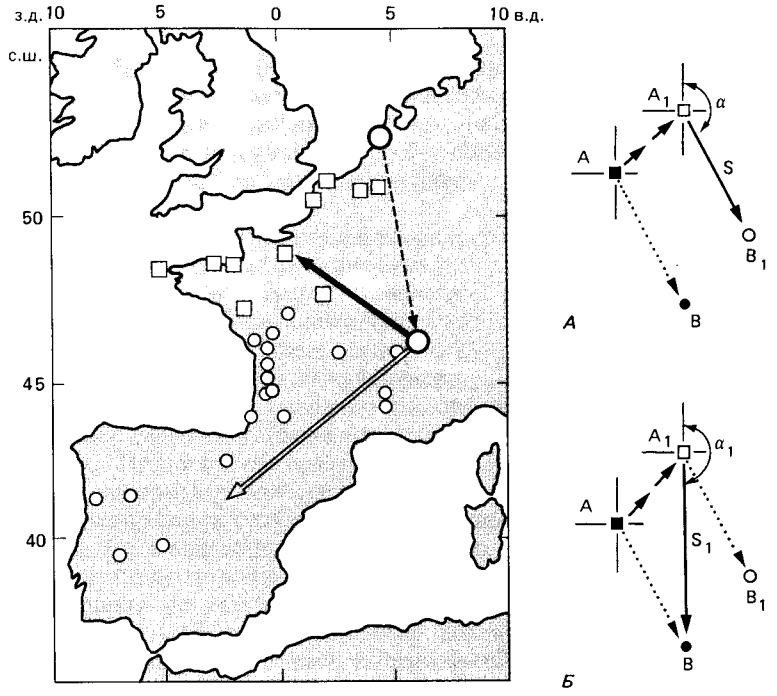


Рис. 160. Слева – ориентация при возвращении на родину скворцов (*Sturnus vulgaris*), перевезенных из Нидерландов в Швейцарию (крупные круги) и выпущенных там на волю. Места повторных отловов птиц и усредненные направления перелетов молодых (мелкие кружки, белая стрелка) и взрослых (квадраты, черная стрелка) птиц. В то время как молодые скворцы не компенсируют перемещения, произведенного перед миграцией, и следуют врожденному направлению на юго-восток (векторная ориентация), взрослые птицы находят видоспецифичные места зимовки и после такого перемещения (целевая ориентация) (по Wallraff, Perdeck). Справа – типы навигации: *А* – векторная ориентация, *Б* – целевая ориентация. Птицу, выбирающую при нормальных условиях отрезок AB с помощью измерения азимута α и длины пути S, перемещают из A в A_1. При векторной ориентации (*А*) птица прокладывает курс, параллельный требуемому; при целевой ориентации (*Б*) необходимо заново определять α и S

Чтобы устойчиво придерживаться избранного направления, животному необходимо компенсировать пассивные отклонения от курса (помехи). Этот процесс компенсации (регулировки) можно описать как *тенденцию к повороту*, которая часто синусоидально зависит от степени отклонения (характеристическая кривая тенденции к повороту) и возвращает животное к заданному направлению, соответствующему «нулевой» тенденции. Эндогенные факторы (мотивация, с. 298) и внешние раздражители могут привести и к смене направления. Так, возвращаясь к улью, пчела изменяет на 180° заданный при вылете азимут полета по отношению к солнцу.

Если животное пытается достичь пункта Б, находясь в ранее неизвестном для него пункте A_1 (*целевая ориентация*, например, у почтовых голубей, возвращающихся на родину из новых для них мест), простой оценки направления уже недостаточно. В первую очередь необходимо определить географические координаты пункта A_1 и сравнить их с координатами пункта назначения (*двухкоординатная навигация*; рис. 160). Только после этого можно включить механизмы векторного ориентирования. Пока еще неизвестно, какие геофизические раздражители используются животными при целевой ориентации.

Оба этих вида пространственной ориентации предполагают наличие «внутренних часов», т. е. **временной ориентации**. В основе чувства времени лежат внутренние ритмические процессы с периодом около 24 ч (*циркадианные ритмы*). Животные с локомоторной активностью, ограниченной при естественной смене дня и ночи (света и темноты) лишь дневными или ночными часами, сохраняют такой же ее ритм и при неизменных условиях освещения; т. е. в постоянной темноте или при непрерывном свете. Однако при этом всегда отмечается некоторое удлинение или сокращение периода активности, так что ее начало или максимум приходится на все более поздние (или соответственно ранние) часы (рис. 161). Этот сдвиг по фазе при постоянных внешних условиях позволяет определить период ритма и установить его эндогенную природу. Именно отклоняющийся от 24 ч период «свободнотекущего» ритма, который к тому же может зависеть от интенсивности постоянного освещения, ясно показывает, что рассматриваемый ритм не определяется какими-либо иными геофизическими времязадателями с 24-часовой

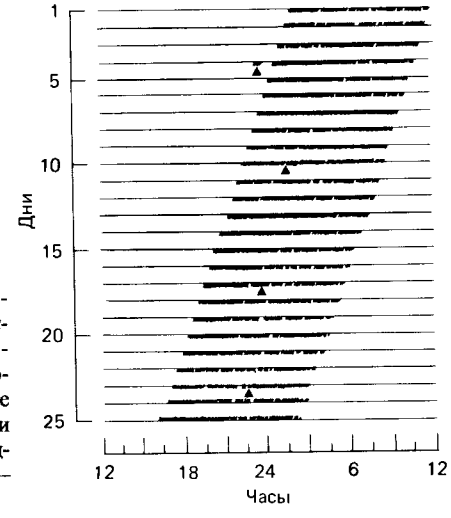


Рис. 161. Эндогенная ритмика локомоторной активности южной летяги (*Glaucomys volans*). Продолжительность активной фазы регистрировалась в условиях постоянной темноты. Ежедневное смещение этой фазы вперед по времени указывает на то, что период «свободнотекущего» ритма меньше 24 ч. ▲ – время кормления (по de Coursey)

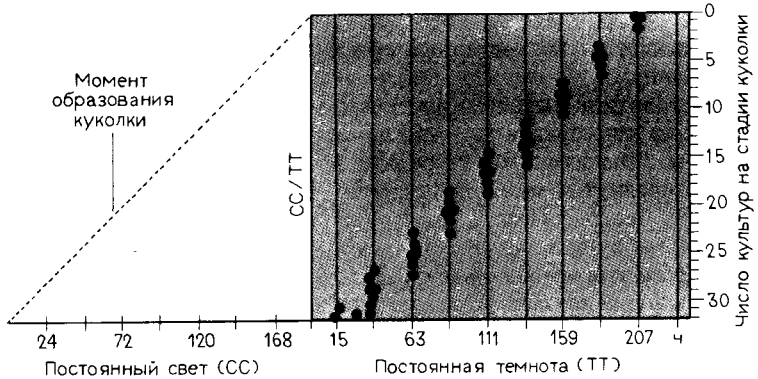


Рис. 162. Периодичность выхода из куколки мух *Drosophila pseudoobscura*. Независимо от длительности световой фазы мухи выводятся после различной продолжительности стадии куколки спустя $15 + n\tau_e$ ч с момента смены постоянного света постоянной темнотой. Период свободнотекущего ритма составляет при этом $\tau_e = 24{,}1$ ч. ● – момент выведения мух в культуре (по Pittendrigh)

периодичностью кроме смены освещенности. В природных условиях все циркадианные ритмы синхронизированы с внешними времязадателями (например, с ежесуточной сменой дня и ночи), имеющими период ровно 24 ч. Перемещение в местообитание на иной географической долготе ведет к устойчивому сдвигу ритма по фазе, т. е. к новой синхронизации внутренних часов.

Во многих случаях циркадианные ритмы наблюдаются только на уровне популяции. Примером служит выход имаго из куколок дрозофилы, для синхронизации которого достаточно световой вспышки длительностью 1/2000 с (а в эксперименте на рис. 162 – смены постоянного освещения постоянной темнотой). Существуют также ритмы с бóльшим или меньшим периодом, чем циркадианные: *приливные* (12,42 ч), которые по своему механизму могут соответствовать циркадианным, *полулунные* (14,7 дней) – у животных приливно-отливной зоны с размножением, приуроченным ко времени сизигийного или квадратурного прилива, *лунные* (29,5 дней) и *годовые* (365 дней). У комара *Clunio marinus* окукливание и выход имаго контролируются лунным ритмом. Так как взрослые насекомые (даже в стабильных лабораторных условиях) выходят из куколок только во время сизигийного отлива, речь идет о взаимодействии двух систем измерения времени – циркадианной и полулунной. Метаморфоз в половозрелое состояние сопровождается у многих морских полихет морфологическим изменением задних сегментов тела и часто приурочен к определенным фазам луны, например в октябре – ноябре у палоло (*Eunice viridis*) в южных морях.

Функции многих органов, например сердечная деятельность, движения, совершаемые при беге, полете или дыхании, подчиняются *коротко-периодным ритмам*, часто программируемым осцилляторами центральной нервной системы без периферического контроля. В грудных ганглиях сверчков существуют два взаимодействующих нейронных ритмовода, генерирующих частоты 3–4 Гц и 30 Гц и определяющих последовательность звуковых импульсов в песнях сверчков и ритм локомоторной активности. Ритмические колебания, регистрируемые электроэнцефалограммой человека, характеризуются частотами 4–10 Гц.

Физиологические механизмы эндогенных ритмов еще недостаточно изучены. По-видимому, скорость процессов синтеза в нейросекреторных клетках протоцеребрума таракана характеризуется циркадианным ритмом, сопряженным с ритмом локомоторной активности. Ферментативная активность и скорость встраивания меченых аминокислот в белки, возможно, также подчиняются циркадианным ритмам. Однако эксперименты с антибиотиками, подавляющими транскрипцию или трансляцию (с. 82), не дали ясного понимания механизма такой регуляции.

Нейронные осцилляторы представляют собой один из наиболее впечатляющих примеров автономной деятельности центральной нервной системы, лишь в ничтожной мере модифицируемой и контролируемой по фазе внешними раздражениями. Даже сложные последовательности движений протекают у животных стереотипно, устойчиво и видоспецифично при соответствующем внутреннем возбужденном состоянии и определенном сочетании внешних раздражителей. Подобные **врожденные реакции** жестко генетически запрограммированы, поэтому их называют *наследственными координациями*. К такому поведению применим в более узком смысле термин «инстинктивные движения». Они усиленно изучаются *этологией* – наукой о поведении животных в естественных условиях. Независимо от того, выражены ли эти реакции в полной мере уже в момент рождения (например, плавательные движения уток, клевание у кур) или развиваются в ходе онтогенеза (например, полет и брачные танцы у птиц), они не связаны с научением. Даже у выращенных в полной изоляции селезней наблюдается вся последовательность движений, связанных с ухаживанием.

То, что наследственные координации действительно жестко генетически запрограммированы, может быть продемонстрировано на примере так называемых *ошибочных действий*, наблюдаемых, в частности, при неожиданном для животного устранении адекватного раздражителя, запускающего сложную поведенческую реакцию. Если у самки *серого гуся*, приготовившейся вкатить на место выпавшее из гнезда яйцо, отнять его, вкатывающее движение будет выполнено до конца в требуемой форме, но, так сказать, впустую. Паук *Cupiennius salei* при постройке кокона сначала сооружает основание, к которому прикрепляет краевую паутину. Если разрушить основание во время прядильных движений паука, он продолжит «стройку», не восстанавливая повреждений, и в конечом счете получится паутина без основания, совершенно непригодная для откладки яиц. Таким образом, общее число движений (около 6400), необходимых для постройки нормального кокона, запрограммировано в пространстве и во времени и выполняется независимо от достигаемого результата даже в том случае, когда после высыха-

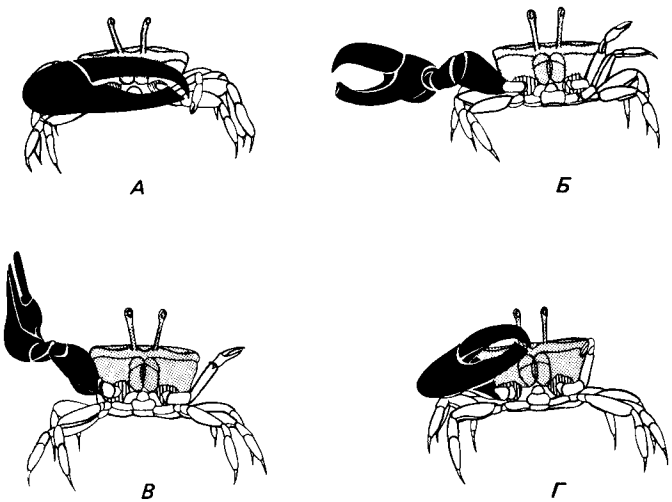


Рис. 163. Ритуализованное манящее движение краба *Uca lactea*. Манящая правая клешня показана черным (по Crane)

ния секрета паутинных желез они уже не могут образовывать нитей.

В силу своей устойчивости наследственные координации, как и морфологические структуры, играют роль видоспецифичных *таксономических признаков* (с. 466) и представляют собой результат *филогенетического развития*, которое удается доказать во многих случаях. Так,

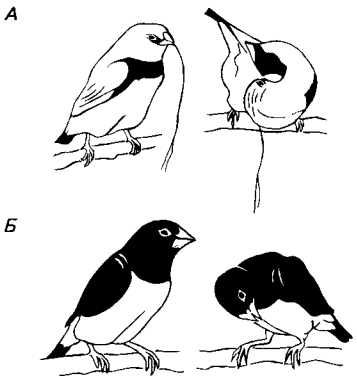


Рис. 164. Ритуализованные инфантильные выпрашивающие движения, используемые взрослыми самцами вьюрковых ткачиков при ухаживании. *А* – исходное движение у *Staganopleura guttata*: вскидывание головы (слева) и прогибание вбок (справа) с травинкой в клюве (по Nicolai). *Б* – сильно ритуализованное поведение у *Spermestes bicolor*: вскидывание головы (слева) и поклоны (справа) без травинки в клюве (по Güttinger)

самцы различных видов уток включают в ритуал ухаживания сходные, выводимые друг из друга, «гомологичные» типы движений. У самцов манящих крабов движения клешней также приобрели в ходе филогенеза видоспецифичные черты, привлекающие только партнеров своего вида (рис. 163). Многие филогенетически древние стереотипы поведения наблюдаются и в тех случаях, когда их исходная функция уже исчезла у современных видов (рис. 164). Например, движения, совершаемые дрозофилой при чистке крыльев, сохраняются в той же форме, что и у дикого типа, у бескрылых мутантов. Птицы, для которых характерен гнездовой паразитизм, могут воспроизвести все движения, связанные с гнездостроением. Часто отдельные формы двигательного поведения меняют в ходе эволюции свои функции, приобретая ритуализованный характер и становясь *социальными сигналами*, вызывающими определенное ответное поведение у других особей этого же вида. Так, многие движения, указывающие на готовность животного побежать или взлететь, преобразуются в позы угрозы, подчинения или приветствия.

Социальное поведение направлено на особей своего вида и вызывается ими. Оно может осуществляться с помощью различных средств коммуникации (зрительных, обонятельных, звуковых) и встречается как в *открытых агрегациях* неизвестных друг другу особей (например, в колониях чаек), так и в *«закрытых сообществах»*, члены которых узнают друг друга по специфическому, часто обонятельному, *групповому признаку* (например, пчелы, мыши) или даже «лично знакомы» (например, куланы, цихловые рыбы, гуси, павианы). Так как все высокоразвитые социальные системы у животных (у термитов – рис. 236, перепончатокрылых, приматов) можно филогенетически вывести из заботы о потомстве внутри семьи, многие формы социального поведения связаны именно с этой функцией.

Формы поведения, изменяя свое функциональное значение в социальном окружении, подвергаются давлению естественного отбора, зависящему от реакции реципиента сигнала. То же относится и к несоциальному, например изолирующему вид, поведению. Так, симпатрические виды птиц (например, рода *Phylloscopus*) или кобылок (например, рода *Chorthippus*) отличаются друг от друга пением гораздо сильнее, чем аллопатрические, т. е. географически разделенные виды (с. 323). Иногда присущие данному виду выработанные для внутривидовой коммуникации сигналы могут перенимать другие виды и использовать их в своих целях (*мимикрия*).

Самки светляков рода *Photurus* привлекают и поедают самцов филогенетически близкого рода *Photinus*, подражая вспышкам их самок. Обитающие в гнездах муравьев (*Formica, Myrmica*) жуки из родов *Atemeles* и *Lomechusa* с такой точностью имитируют поведение и аттрактанты (феромоны, с. 201; рис. 180) их личинок, что муравьи-хозяева кормят жуков как свое собственное потомство. Следовательно, возможно подражание не только морфологическим признакам, но и движениям других видов.

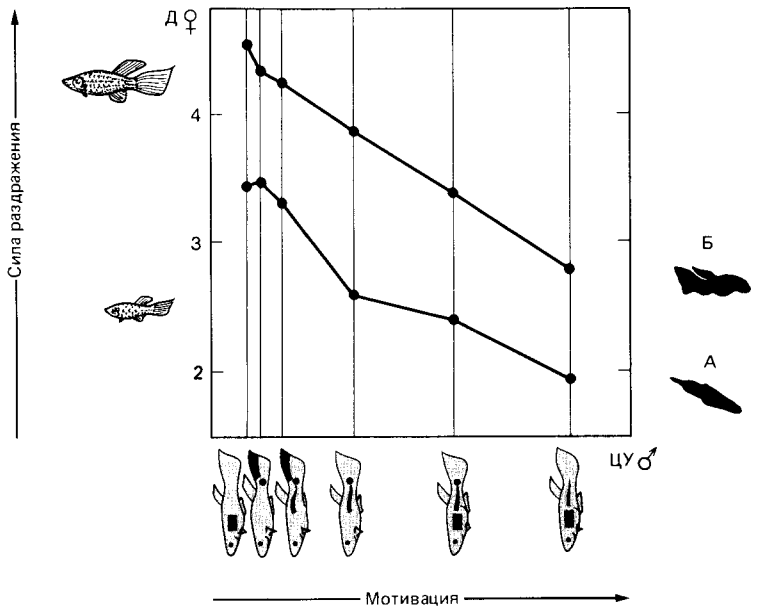


Рис. 165. Пороги запуска двух форм ухаживания (А, Б) у самца карпозубой рыбы *Lebistes reticulatus* в зависимости от мотивации и раздражителя. Цветной узор самца (ЦУ♂) указывает на степень его половой мотивации; величина самки (длина – Д♀, см) соответствует силе внешнего раздражения. А – преследование, Б – S-образное изгибание. При одинаковой величине самки Б требует более сильной мотивации, чем А (по Baerends)

Генетика наследственных координаций (*генетика поведения*) к настоящему времени изучена лишь в немногих случаях. У нематод *Rhabditis inermis* известен подвид А, который, «кивая» приподнятой передней частью тела, легче вступает в контакт с насекомым-хозяином, чем подвид Б, не совершающий таких движений. Скрещивание этих подвидов показывает, что разница в поведении определяется одним геном. Межвидовое скрещивание сверчков доказывает участие в кодировании их песен многих генов (с. 299). Удобный метод анализа генетических основ поведения представляют собой генетические мозаики (с. 95). Так, могут быть получены мухи (дрозофилы), один глаз которых соответствует по электроретинограмме мутанту с нарушенным зрением, а другой – нормальный (рис. 142). Путем выяснения частот совместного проявления у мозаичных особей генов, отвечающих за поведение и за морфологические признаки, можно определить участок в теле животного, от которого зависит тот или иной вид поведения.

Наследственные координации запускаются внешними раздражителями не автоматически, а требуют определенного уровня возбуждения центральной нервной системы (*мотивации*), проявляющегося в специфическом поиске пускового раздражителя (*аппетитивное поведение*). Чем сильнее животное мотивировано на определенное поведение, тем ниже пороговое значение внешнего раздражения, необходимое для запуска координации (рис. 165). В экстремальных ситуациях она может возникать и при отсутствии требуемых пусковых раздражителей и протекать «вхолостую». Так как отдельные наследственные координации имеют в своей основе специфические мотивационные состояния, информация о связанных с ними мотивациях может быть получена с помощью точной регистрации последовательных поведенческих актов (этограммы). Если две различные мотивации присутствуют одновременно приблизительно с равной силой, может возникнуть так называемое *смещенное поведение* («перескок»), не соответствующее ни одной из них. Так, чайки при уравновешивании мотивации к агрессии и бегству на границе гнездового участка ведут себя так, как будто собираются уснуть или заняты поеданием пищи.

Анатомические и физиологические связи таких мотивационных факторов в некоторых случаях выявлены путем точечного электрического раздражения отдельных областей мозга (рис. 166). Даже в случае насекомых с объемом мозга от 0,2 до 0,6 мм^3 таким способом удалось установить его роль в организации сложных поведенческих реакций.

У сверчков стрекотание самцов обеспечивает встречу полов (призывная песня), начало спаривания (прекопуляционная песня) и охрану территории (агрессивная песня). Разные типы песен связаны с ритмическими движениями приподнятых надкрылий и отличаются друг от друга последовательностью звуковых сигналов. Команды к издаванию звуков

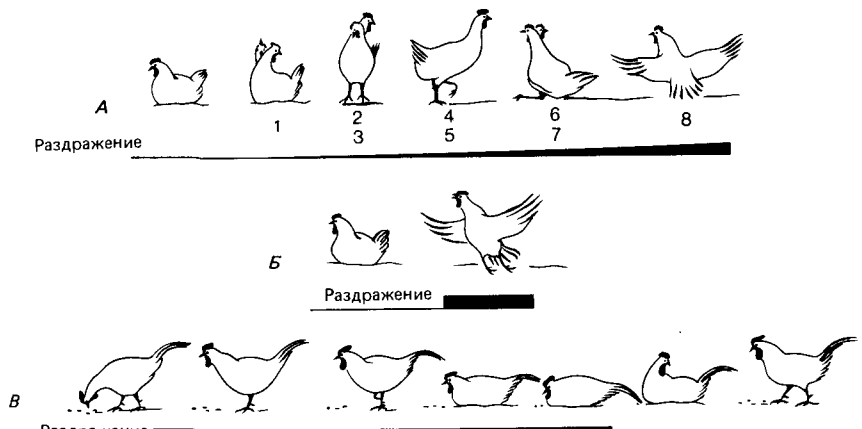


Рис. 166. Последовательные поведенческие акты кур после электрического раздражения ствола головного мозга. *А* – бегство от врага; поведение при постепенно возрастающей интенсивности раздражения. *Б* – реакция бегства при неожиданном сильном раздражении. *В* – поведение при раздражении центра сна (по von Holst, Saint Paul)

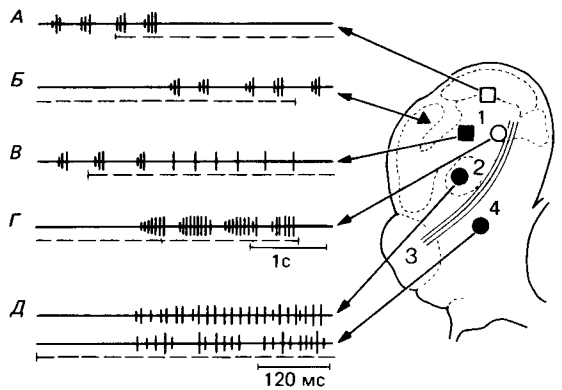


Рис. 167. Некоторые виды звуковых сигналов у полевых сверчков (*Gryllus campestris*), стимулируемые электрическим раздражением их мозга. Справа – сагиттальный разрез мозга с обведенными пунктиром грибовидным телом (1), центральным телом (2), антенными долями (3) и с обозначенным кривыми линиями путем (4) от антенных долей к грибовидному телу. Слева – осциллограммы издаваемых звуков. Для *А* · *Г* приведен временной масштаб 1 с, для *Д* – 120 мс. Раздражение указано прерывистой линией под соответствующей осциллограммой. Действия раздражения: □ – торможение призывной песни (*А*); ▲ – возбуждение призывной песни (*Б*); ■ – переход от призывной песни к прекопуляционной (*В*); ○ · возбуждение агрессивной песни и агрессивного поведения (*Г*); ● – возбуждение атипичных звуков (*Д*) (по Huber)

поступают в нейронное сплетение среднегрудного ганглия, который при определенном уровне возбуждения автономно программирует эти последовательности. Возбуждение этой системы регулируется определенными полями головного мозга (рис. 167), действующими на нее активирующе и тормозяще. Эти поля вместе с сенсорными органами (на антеннах, в передних конечностях, в области полового аппарата) определяют тип песни и ее продолжительность. Кроме того, они отвечают за переход от одной песни к другой (например, от призывной к прекопуляционной) и координацию других движений, производимых одновременно с издаванием звука. При этом особенно важны группы нейронов протоцеребрума (с. 381), называемые грибовидными телами и центральным телом. Точечное электрическое раздражение грибовидных тел может вызывать и подавлять все три типа песен. При раздражении центрального тела наблюдаются атипичные «песни».

Определенная наследственная координация связана не только с характерным для нее внутренним (*мотивационным*) возбуждением, но и со специфическим внешним (*ключевым*) стимулом. При этом *врожденный пусковой механизм* (ВПМ) действует как фильтр раздражений, «выпускающий» при наличии адекватного стимула накопленное в центральной нервной системе возбуждение, что выражается в наследственной координации. В большинстве случаев ключевыми стимулами служат простые

сочетания внешних раздражений, которые можно выявить в опытах с необученными животными. Для реакции клевания у птенцов серебристых чаек таким стимулом является красное пятно на подклювье взрослых птиц, в то время как остальные особенности окраски и очертаний их головы в этом смысле совершенно безразличны.

Нейрофизиологический анализ чисто функционально определяемых ВПМ делает свои первые шаги. У лягушки *Rana esculenta* известны определенные зрительные стимулы, вызывающие либо бегство, либо схватывание добычи. Одновременно можно регистрировать раздражения многих типов нейронов в сетчатке и зрительной крыше (рис. 157, *Б*) и пытаться ответить на вопрос, какие нейронные операции ведают различением «добычи» и «врага». Анализ показывает, что особых нейронов, определяющих, является предъявленный раздражитель добычей или врагом, нет, и окончательное различение происходит на основе общей картины импульсов всех классов нейронов. Следовательно, ВПМ как «детектор» представляет собой не периферический, а центральный фильтрующий механизм.

Однако вероятность определенного поведения зависит не только от реакции жесткой генетической программы на внешние раздражения, но и от предшествующего поведения данной конкретной особи. Речь идет о *процессах научения*, в простейшей форме заключающихся в *привыкании* к определенному сочетанию раздражителей, которое наблюдается уже у филогенетически самых древних типов многоклеточных. Многие гидроидные полипы (Hydrozoa) и актинии отвечают на механическое раздражение изгибанием щупалец в сторону его источника. Однако если такие раздражения повторяются через равные промежутки времени и с постоянной интенсивностью, то эта реакция постепенно затухает и может быть снова вызвана лишь после более продолжительного перерыва или при более сильном раздражении. В ходе экспериментального доказательства привыкания необходимо проверить, не связано ли исчезновение реакции с сенсорной адаптацией участвующих рецепторов или утомлением моторных систем.

На более высоких уровнях научения возникают ассоциации между определенными реакциями и раздражителями, вызывающими их не всегда (т. е. не врожденно), а лишь после специальной фазы обучения. Если, например, как в классических опытах Павлова, собаке одновременно с химическим раздражением слизистой рта, вызывающим рефлекторное слюноотделение (безусловный раздражитель – БР), предъявлять звуковой сигнал (условный раздражитель – УР), то после многократного сочетания этих раздражений для слюноотделения достаточно будет только второго из них (УР). Вырабатывается так называемый *классический условный рефлекс*. В то время как БР и реакция во всех случаях жестко связаны, отдельно предъявляемый УР никогда не вызывает ее без предшествующих сочетаний с БР. В противоположность ограниченному числу специфичных для каждой реакции БР в качестве УР могут выступать разнообразнейшие раздражители и их сочетания. Предпосыл-

кой их действенности является только тесная временна́я связь с БР. Среди экспериментально изученных условных рефлексов можно назвать наряду со слюноотделением другие реакции пищеварительной системы, расширение и сужение зрачков, изменения пульса и частоты дыхания, состояния покровов, сужение и расширение кровеносных сосудов и т. д.

Однако жесткая связь БР с вызываемой им реакцией ни в коей мере не является во всех случаях главным условием научения. Гораздо чаще спонтанная активность животного приводит в действие сильный раздражитель, по отношению к которому возможны разнообразные реакции. Методом «проб и ошибок» устанавливаются оптимальные способы поведения в данной ситуации, образующие с ней ассоциативную связь. При этом поведение служит как бы инструментом для достижения «успешного», т. е. биологически выгодного состояния: вырабатывается *инструментальный условный рефлекс*. Если несколько этапов такого научения следуют друг за другом, то организм на каждом из них получает все более точную информацию о значимости для него отдельных элементов окружающей среды.

Различные типы условных рефлексов были определены чисто описательно, и в настоящее время такая классификация применяется этологами, психологами и нейрофизиологами. Однако она ничего не говорит о механизмах научения. Представление о них можно прежде всего получить при точном изучении *временны́х отношений*, лежащих в основе выработки рефлексов. Многие виды животных использовались в тестах на различение «положительного» (C_1) и «отрицательного» (C_2) условных стимулов (например, разных цветов спектра). При этом с возрастанием числа *«подкреплений»* условного раздражителя безусловным частота выбора C_1 экспоненциально увеличивается. В то время как восходящий участок такой *кривой научения* говорит о скорости выработки рефлекса, высота ее плато указывает на достигнутый уровень научения. Если продолжить тесты без дальнейшего подкрепления, частота выбора C_1 экспоненциально понизится (*кривая забывания*). Психология обучения анализирует аналогичные кривые и у человека. Восходящий участок кривой может изменяться в зависимости от характера C_1, а также при одном и том же C_1, но различных *программах подкрепления*. С помощью специального автомата голубей легко обучить при зажигании определенного цветного сигнала клевать диск, на который после этого подаются зерна (подкрепление). Таким образом, голубь ассоциирует подачу корма с зажиганием света и сам даже регулирует частоту подкреплений числом клеваний подсвеченного диска. Если с помощью самописца (рис. 168, *А*) записать суммарное их количество, углы наклона полученных линий (рис. 168, *Б*) будут отражать частоту ударов клюва. Если голубю давать подкрепление не после каждого клевания, а лишь после определенного их числа, то он будет клевать диск чаще, чтобы получить такое же количество корма. Еще выше частота клеваний, если отношение подкрепленных реакций к неподкрепленным колеблется (1 : 3, 1 : 7 и т. д.), поскольку при этом потенциально каждое клевание может привести к

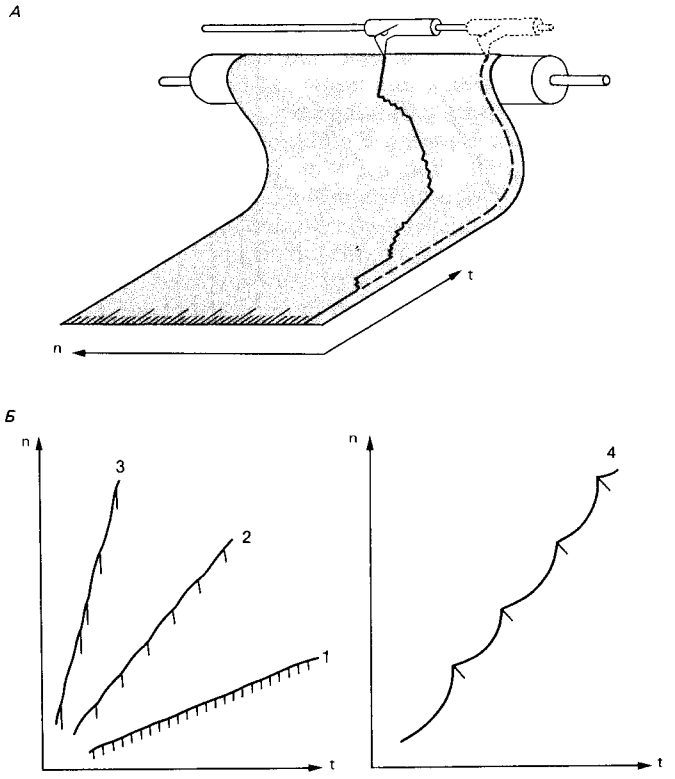


Рис. 168. Суммарная запись реакций клевания у голубей при различных программах подкрепления. *А* – самописец для суммарной записи числа клеваний в ответ на освещение матового диска. После каждого клевания перо перемещается на одно деление влево. *Б* – суммарные кривые при различных программах подкрепления: подкрепление дается после каждого клевания (1); после постоянного (2) и каждый раз меняющегося (3) числа клеваний; через равные интервалы времени (4). Подкрепления показаны направленными вниз штрихами. Крутизна кривой соответствует частоте клевания голубя. n – число клеваний; t – шкала времени (по Skinner, Blough)

подкреплению. Если, напротив, подкрепление давать через постоянные интервалы времени, получится ступенчатая суммарная кривая: частота клевательных движений возрастает в этом случае лишь незадолго до момента подкрепления. Используя различные программы подкрепления, можно изменять частоту реакции животного. Эти данные имеют большое значение и для физиологии труда человека.

Однако ассоциация стимула с подкреплением происходит не на протяжении всей продолжительности последнего, а ограничена его *началом*. Пчелы, например, обучаются различать цвета только тогда, когда они предъявляются в период от 2 до 1 с после начала питания.

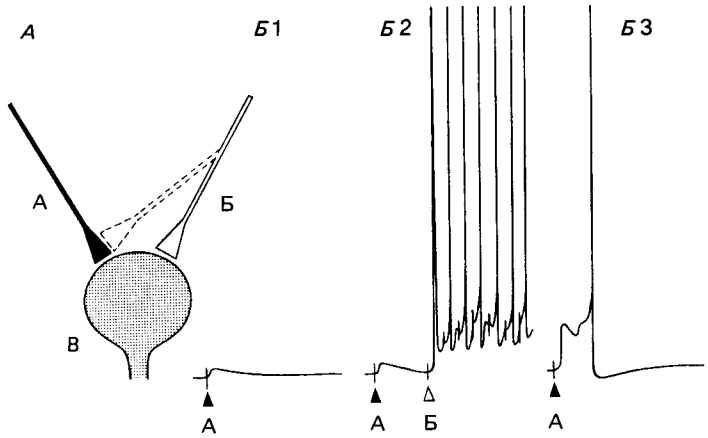


Рис. 169. Нейронная модель условного рефлекса: гетеросинаптическое облегчение в абдоминальном ганглии морского моллюска *Aplysia californica*. *А* – нейрон В, от которого внутриклеточно отводятся электрические потенциалы (*Б*), с двумя по-отдельности возбуждаемыми пресинаптическими волокнами (А, Б). Возможно, облегчение происходит за счет того, что Б действует на синапс АВ через коллатеральное волокно (показано пунктиром) пресинаптически. *Б* – электрические реакции нейрона В на искусственное раздражение А (▲) и Б (△). Раздражение А ведет к потенциалу действия у В лишь тогда (ср. *Б3* и *Б1*), когда за несколько секунд до этого раздражалось Б (*Б2*) (по Kandel)

Какой цвет будет предъявлен в течение следующих 2 мин (обычная продолжительность приема пищи), не влияет на научение.

В качестве *нейрофизиологических механизмов* научения в настоящее время обсуждаются по существу две возможности: существование постоянного потока возбуждений в образующих кольцевые сети популяциях нейронов (по принципу электрического *колебательного контура*) или долговременное *биохимическое запасание* информации за счет специфических изменений в наборе нуклеиновых кислот и (или) белков нервных клеток. Не исключено, что используются оба этих механизма. У человека, как и у многих позвоночных (и у головоногих моллюсков), информация в течение 10–30 мин после ее накопления может быть «стерта» электрошоком или переохлаждением (*ретроградная амнезия*). Подобные воздействия, полностью подавляющие электрическую активность мозга, не оказывают влияния на эту информацию, если производятся позднее. Следовательно, приобретеннная в ходе научения информация успевает переместиться из кратковременного хранилища, где находится в виде электрических потенциалов (у позвоночных его связывают с гиппокампом, или архипаллиумом, рис. 127, *Д*), в *долговременное*, в котором накапливается в биохимической форме.

Перспективным методом в физиологии научения оказались *нейрофизиологические исследования отдельных нейронов*. У морского моллюска *Aplysia* можно записать электрические реакции нервной клетки и одно-

временно локализовать оканчивающиеся на ней пресинаптические волокна (рис. 169). При раздражении одного из этих волокон (А) нейрон (В) дает слабый локальный ответ (постсинаптический потенциал, с. 227). Раздражение второго волокна (Б), напротив, вызывает залп потенциалов действия у нейрона В. В течение следующих 10 с и при раздражении, исходящем от А, у этого нейрона возникает потенциал действия, которого не было бы без предшествующего «обучающего» влияния со стороны Б. Этот феномен, называемый *гетеросинаптическим облегчением*, позволяет построить нейронную модель условного рефлекса (с. 301), причем возбуждение, исходящее от Б, можно сравнить с безусловным раздражителем, а исходящее от А – с условным.

Возможность использования при исследовании различных форм поведения, в том числе и у человека, нейронных моделей открывает дорогу к развитию психологии, физиологии поведения и нейрофизиологии в единую нейробиологию.

Сейчас исследования поведения животных развиваются в двух основных направлениях. Во-первых, они используются *нейробиологами* для изучения передачи возбуждения в целых сенсорно-нейромоторных системах, являясь необходимым дополнением нейрофизиологических исследований. Так как во время отдельного поведенческого акта технически невозможно сделать электрические отведения от всех участвующих в нем нейронов, нейрофизиология при интерпретации своих данных опирается на модели, разработанные физиологией поведения. Например, определение пороговой концентрации полового феромона самки для самца шелкопряда помимо электрофизиологических отведений от обонятельных рецепторов (рис. 145) и применения радиоактивно меченного аттрактанта (с. 248) потребовало тщательного анализа поведенческой реакции насекомого.

Во-вторых, исследования *экологии* и *эволюции животных* связаны с анализом их поведения, так как в большинстве случаев именно его особенности дают виду возможность занять новую экологическую нишу и подвергнуться новому давлению отбора. В этой связи меньшего внимания заслуживают жестко запрограммированные формы поведения, ведущие к изоляции вида и служащие для опознания партнера. Важнее анализировать пищевые и биотопные предпочтения, которые могут варьировать внутри популяции и связаны с индивидуальным опытом особей. Приспособленность организма к конкретному биотопу, вероятно, не строго детерминирована генетически, а является результатом адаптации, что предотвращает узкую специализацию. Как и морфологические признаки, формы поведения наследуются в ходе эволюции лишь тогда, когда имеют адаптивную ценность. Понять ту или иную из этих форм биологически – значит определить ее приспособительное значение. Можно, например, с уверенностью говорить, что многие таксоны высокого ранга (например, отряды млекопитающих) эволюционировали из отдельных популяций древних видов благодаря их пищевой специализации или другим особенностям поведения, на основе которых, вероят-

но, только вторично сформировались морфологические признаки. Биологический «тип» в действительности является функционально-морфологическим следствием обитания в определенных экологических условиях (с. 321). Кроме специальных экологических приспособлений для эволюционной биологии важен весь поведенческий репертуар вида. Адаптивная ценность отдельной формы поведения всегда проявляется через ее влияние на весь этот репертуар, так как естественный отбор идет по целостному фенотипу, а не по отдельным поведенческим актам (с. 480 и далее).

6. Экология

Каждый вид животных приспособлен к определенной среде, с которой связан тесными взаимоотношениями, определяющими его численность. Задача экологии – исследование таких взаимодействий. Однако, поскольку все обитающие в одном месте виды приспособлены друг к другу и эта взаимоприспособленность должна заново устанавливаться при изменении условий среды (т. е. приспособление представляет собой непрерывный процесс), *экология* неразрывно связана с эволюцией. Например, в ходе непрекращающихся адаптивных взаимодействий с начала третичного периода у копытных постоянно усиливались эмалевые зубные гребни (рис. 282), а в травах, служащих им пищей, увеличивалось содержание силикатов. Смысл таких отношений нельзя толковать однозначно: с одной стороны, растения вырабатывают механизмы защиты от стравливания, с другой – выпас выгоден для них, так как предотвращает облесение степей. Круг проблем окажется еще шире, если учесть, что у видов животных давление отбора в определенной экологической ситуации часто в первую очередь сказывается на поведении. Это проявляется, например, в *выборе пищи и местообитания* (*местообитание* – жизненное пространство одного вида; *биотоп* – жизненное пространство сообщества). Только когда некоторые пресноводные рыбы в бедных кислородом тропических болотах девонского периода приобрели способность получать этот необходимый для дыхания газ из воздуха, отбор стал способствовать разрастанию стенки пищевода, что привело в конце концов к развитию легких. Особенно сильно влияет давление отбора на выбор биотопа там, где два вида обнаруживают одинаковые или сходные требования к среде, что приводит к межвидовой *конкуренции*. У границы области распространения вида, где такая конкуренция обострена, адаптивные изменения часто облегчаются генетически. Так, показано, что у периферийных популяций североамериканских дрозофил частота генетических рекомбинаций выше, чем у центральных (с. 483).

Поскольку эволюционные процессы всегда направлены в сторону максимальной *экологической приспособленности* к существующим условиям среды, а приспособление часто начинается с адаптивных изменений поведения, то естественным образом экологические исследования должны быть связаны с эволюционными и сравнительно-этологическими. В отдельной главе экология рассматривается нами только по методическим соображениям.

Часто по тем же соображениям при экологических исследованиях один вид вычленяется из многовидового сообщества (*биоценоза*) определенного биотопа, и действие на этот вид отдельных факторов среды (в первую очередь физических и химических) изучается без учета его взаимодействий с другими организмами биоценоза (*аутэкология*). Для этого применяются физиологические методы (ср. с. 164). Различают *стенойкные* и *эвриойкные* виды. Первые выдерживают лишь слабые колебания действующих на них факторов среды, например влажности, температуры, освещенности, солености и т. д., а вторые жизнеспособны в широком диапазоне таких колебаний (ср. рис. 84). Экологические проблемы более высокого уровня затрагиваются при исследованиях целых экосистем с учетом взаимодействий входящих в них видов (*синэкология*). В качестве основных объектов изучения здесь часто выступают не отдельные особи, а целые популяции (*популяционная биология*).

Особенно наглядно действие физических и химических факторов среды на формирование экосистем можно продемонстрировать на примере *вертикальной зональности в озерах или морях* (рис. 170). Поверхностные (фотические) слои, куда проникает свет (*эпилимнион* в пресных озерах, *эпипелагиаль* в море), образуют трофогенные зоны, служащие источником продуктов ассимиляции автотрофного фитопланктона. В эвтрофном (т. е. богатом питательными веществами) пресном водоеме, представленном на рис. 170,*А*, первичная продукция достигает максимума (более 1 г/м^3 ассимилированного углерода в день) на глубине 3 м. Органические соединения, а также ионы (например, NO_3^-, PO_4^{3-}, и SO_4^{2-}) опускаются вниз, концентрируясь в *гиполимнионе* и (в связи с резким уменьшением содержания O_2 в слое скачка – *металимнионе*) восстанавливаясь до NH_4^+, S^{2-} и т. п. Такое разделение на слои (стратификация) устанавливается всегда, когда турбулентное движение поверхности незначительно и приводит к непрерывному перемешиванию только в эпилимнионе, а ветер не отгоняет воду от берега. Стратификация характерна для летних месяцев (*летняя стагнация*) и прежде всего для озер с небольшим отношением площади поверхности к глубине (рис. 170,*А1*). Во время такой стагнации отдельные виды также обнаруживаются только в пределах определенных горизонтов, часто не более нескольких метров толщиной. Например, максимальное развитие пурпурных бактерий (*Chromatium*) происходит там, где освещенность еще достаточна для фотосинтеза, но уже имеются сульфид-ионы, служащие донорами электронов в бактериальном фотосинтезе (рис. 170,*А2*).

Поскольку резкое падение концентрации O_2 наблюдается именно в металимнической зоне, здесь наряду с сульфат-ионами в небольшом количестве могут присутствовать и сульфид-ионы. В мелководных, протяженных по площади озерах стагнационного расслоения из-за постоянного перемешивания не происходит.

В **морских экосистемах** только приливно-отливная полоса, *литораль*, представляет собой четко ограниченную зону с характерной экологией, определяемой ритмичным прибыванием и спадом воды (рис. 170,*Б1*).

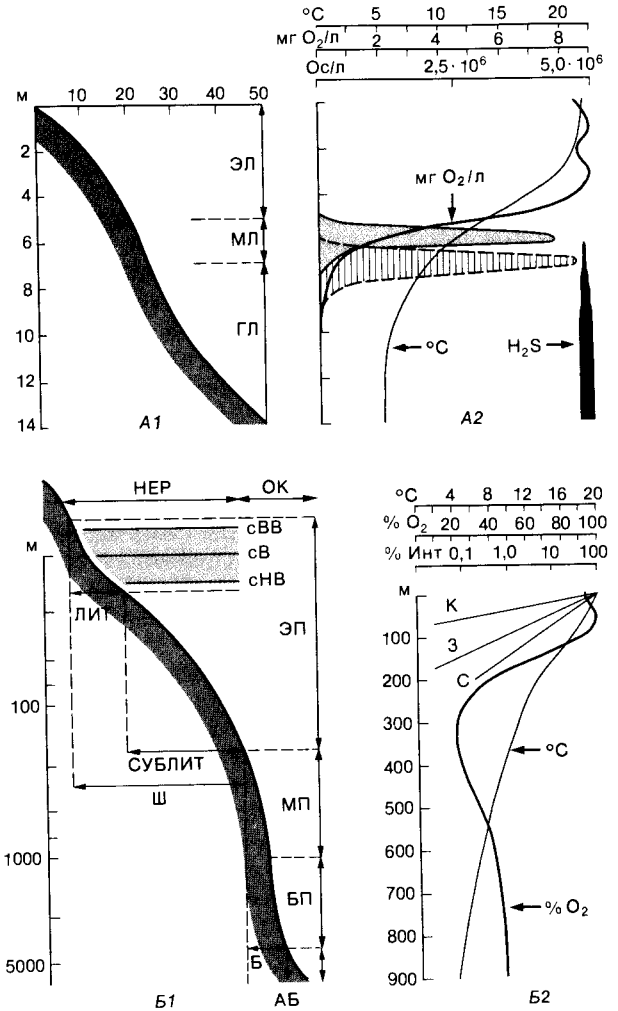


Рис. 170. *А1, Б1* – вертикальная зональность (ось ординат – глубина воды; ось абсцисс – удаленность от берега) и (*А2, Б2*) действие экологических факторов в озерной (*А*) и морской (*Б*) экосистемах. Для внутреннего эвтрофного водоема (*А*) приведены данные, характерные для летней стагнации: абсолютное содержание кислорода (мг O_2/л), температура (°С), относительное распределение H_2S, а также горизонты массового развития (Ос/л) сине-зеленых водорослей (*Pseudanabaena*; пунктир) и пурпурных бактерий (*Chromatium*; заштриховано) (по Menzel). На рис. *Б2* показан ход температуры (°С) и относительное содержание кислорода (% O_2) по данным научно-исследовательского судна «Метеор» для Южной Атлантики, а также относительная интенсивность (% Инт) красного (К), зеленого (З) и синего (С) света (*Б1* – по Hedgpeth, *Б2* по – Defant). АБ – абиссаль, Б – батиаль, БП – батипелагиаль, ЭЛ – эпилимнион, ЭП – эпипелагиаль, ГЛ – гиполимнион, ЛИТ – литораль, cВВ – средний уровень высокой воды, МЛ – металимнион (слой скачка), cНВ – средний уровень низкой воды, МП – мезопелагиаль, НЕР – неритическая (шельфовая) область, cВ – средний (нулевой) уровень воды, ОК – океаническая область, Ш – шельф, СУБЛИТ – сублитораль

Для нее типичны биоценозы ваттов[1)], прибрежных скал или тропических мангровых зарослей. Этот земноводный биотоп способствовал выработке множества специальных адаптаций, например к сидячему и роющему образу жизни (рис. 204, 205). Действие отбора в условиях периодического существования на воздухе и при пониженной солености морской воды привело в прибрежной зоне в ходе филогенеза к развитию наземных и пресноводных форм. Крабы (*Brachyura*) среди ракообразных, а также илистые прыгуны (Periophthalmidae) среди рыб представляют собой примеры по крайней мере частично сухопутного образа жизни первоначально чисто морских животных. Существует даже теория, согласно которой позвоночные в виде форм, близких к оболочникам (с. 417), появились в солоноватоводных зонах у впадения в море крупных рек, откуда через стадию круглоротых (с. 424) завоевали пресные воды.

Никогда не обнажающаяся из-под воды часть шельфа до материкового склона образует *сублиторааль*. Свет доходит только до самых верхних ее зон. Из автотрофных организмов здесь могут жить только бурые и красные водоросли. С помощью вспомогательных пигментов (каротиноидов, например, фукоксантина) они улавливают единственно проникающий сюда коротковолновый свет (рис. 170,*Б2*) и передают его энергию хлорофиллу. Как и пурпурные бактерии в пресных водоемах (рис. 170,*А2*), эти водоросли способны к фотосинтезу даже на таких глубинах. В открытом море (*океаническая область*) прибрежным литорали и сублиторали соответствует *эупелагиаль*. В то время как для литорали характерно большое количество сидячих, ползающих и роющих форм (*бентос*), в эупелагиали преобладают активно плавающие (*нектон*) и свободно парящие в толще воды, т. е. пассивно дрейфующие виды (*планктон*). В соответствии с периодическими суточными колебаниями освещенности и первичной продукции, создаваемой растениями, многие планктонные ракообразные и их личинки совершают циркадианные вертикальные миграции. При этом ночью зоопланктон поднимается вверх, а днем опускается вниз, за пределы зоны фитопланктона.

Каждый биотоп включает определенные *экологические ниши*, т. е. специфическую систему заполняемых организмами экологическх «ячеек», которые часто возникают лишь при участии других организмов и в зависимости от видового состава и генетического богатства биотопа могут выглядеть совсем по-разному. *Рифообразующие кораллы* (с. 357) встречаются только на освещенных прибрежных мелководьях тропических морей, и их распространение ограничено изотермой 18 °C. Поскольку обычно они содержат симбиотических зооксантелл (безжгутиковые стадии динофлагеллят; с. 333), то приурочены к фотическим слоям воды и не обнаруживаются на глубинах более 50 м. По мере развития коралловых рифов в этой морской области образуется

[1)] Низменные прибрежные территории, затопляемые во время приливов в Нидерландах, ФРГ и ГДР. – *Прим. ред.*

огромное множество новых экологических ниш, заполняющихся другими организмами. Здесь представлены коралловые рыбы с разнообразнейшими типами питания: одни питаются планктоном, другие разгрызают раковины моллюсков, третьи откусывают головы сидячих полихет, поселяющихся здесь же и выставляющих из домиков венчики щупалец, другие живут как пищевые паразиты кораллов и могут поедать даже сами полипы, измельчая их скелет крепкими клещевидными челюстями, чистят других рыб или вырывают у них куски кожи, маскируясь под чистильщиков (мимикрия, с. 297). Все эти организмы связаны занимаемыми нишами и дальнейшим эволюционным развитием с зонами, ограниченными определенными лимитирующими факторами (температурой, освещенностью и т. д.), которые первоначально не обязательно должны быть для них критическими. На прибрежной периодически выходящей из-под воды полосе (*литорали*) абиотические факторы (температура, влажность, соленость, действие прибоя) образуют четкие градиенты, и экололгические ниши здесь уже из-за суточной периодичности действия факторов среды требуют от организмов широкого диапазона физиологической устойчивости (толерантности). В связи с этим животные береговой зоны, как правило, более эвритермные, более эвригалинные и т. д., чем обитатели других морских биотопов. Обычно

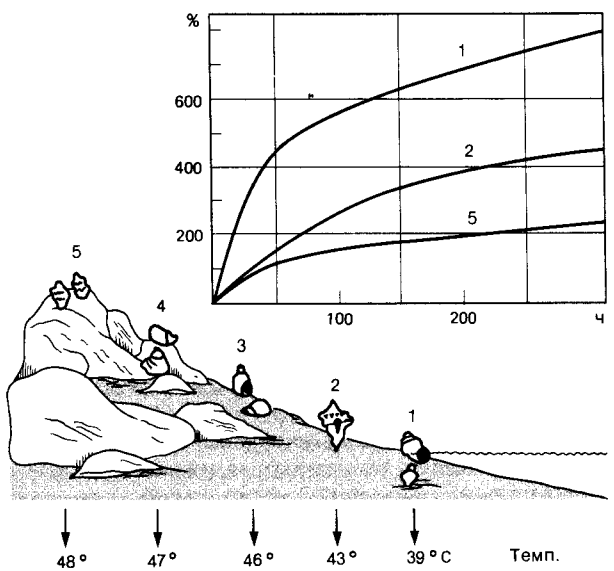


Рис. 171. Зональность морских брюхоногих моллюсков на литорали. 1 – Trochidae; 2 – *Thais*; 3 – Neritidae; 4 – *Peasiella*; 5 – *Nodilittorina*. Темп. – температура грунта (по Fraenkel). Врезка – экспериментальное определение потери воды (ось ординат – % сухого веса) при высушивании над $CaCl_2$ при 19 °C (ось абсцисс – время, ч). Цифры (1, 2, 5) соответствуют перечисленным моллюскам (по Brown)

межвидовая конкуренция при перекрывании областей распространения ведет здесь к установлению различных верхних и нижних границ толерантности соответствующих видов (рис. 171).

Помимо образования широкого спектра экологических ниш способы использования одного биотопа могут также обусловливать множество *эволюционных тенденций*. Свободноживущие *пелагические личинки* способны существовать почти исключительно в море, но не в пресных водоемах, где планктонные формы, как правило, выносятся течением из зоны их экологического оптимума. В результате личиночные стадии почти полностью отсутствуют у пресноводных животных, произошедших от морских форм с непрямым (т. е. включающим личинку) развитием. *Планулы* и *актинулы* морских кишечнополостных (с. 354), *трохофоры* морских аннелид и моллюсков (с. 375, рис. 68), *цифонауты* морских мшанок (с. 372) – все эти стадии онтогенеза отсутствуют у родственных пресноводных видов. Только пресноводные ракообразные развиваются через свободноживущую личинку – *науплиус* (с. 392, рис. 219), однако это касается лишь мелких форм, которые и во взрослом состоянии встречаются исключительно в местах, где течение отсутствует. К тому же науплиусы с их тремя парами конечностей в противоположность ресничным личинкам других беспозвоночных способны прочно прикрепляться к субстрату. С другой стороны, планктон, богатый пелагическими личинками, позволяет существовать в море сидячим формам с ресничными поясками и венчиками щупалец (кишечнополостные, мшанки, полихеты, усоногие ракообразные, морские лилии, асцидии), которые питаются взвешенными частицами («подгонятели») и почти полностью отсутствуют в пресных водах[1]. В результате действия отбора, направленного на освоение определенных экологических ниш, развились сходные *жизненные формы*, независимые от систематического положения видов. Эти формы (биоморфы) придают биотопу характерные биологические свойства.

Структура и динамика экосистем

В пределах биосферы можно различать отдельные функциональные единицы (*экосистемы*), где в отношениях между отдельными видами, а также между организмами и неживой (косной) средой наблюдается динамическое равновесие или по меньшей мере тенденция к его установлению. Травяные пастбища, пресные озёра или коралловые рифы представляют собой примеры наземной, пресноводной и морской экосистем. Все входящие в них виды животных как гетеротрофы живут за счет органического вещества, образуемого автотрофными растениями. С функциональной точки зрения в каждой экосистеме присутствуют четыре главных компонента: *абиотические вещества*, *продуценты* (автотрофы), *консументы* (гетеротрофы) и *деструкторы* (организмы, потребляющие детрит, а также редуценты – минерализующие органику бактерии и грибы). Как бы ни были различны наборы видов и жизненных форм в отдельных экосистемах, всегда в принципе можно проследить одинаковую функциональную взаимосвязь четырех этих компонентов: энергия всегда переходит от более высокого уровня питания – так называемого трофического уровня (например, автотрофного) – к более низкому (например, гетеротрофному). Если выражать общую *биомассу* каждого трофического уровня в килокалориях на квадратный метр (тепло, высвобождающееся при сжигании всех составляющих данный уровень организмов), то при переходе от одного уровня к другому **поток энергии** будет измеряться в килокалориях на квадратный метр за единицу времени. Определив потоки энергии в данной экосистеме, можно видеть, что при переходе от одного трофического уровня к следующему эти потоки всегда уменьшаются (рис. 172).

[1] Отсутствие многих из перечисленных форм в пресных водах и редукция пелагических личинок объясняются также неблагоприятными осмотическими условиями. – *Прим. ред.*

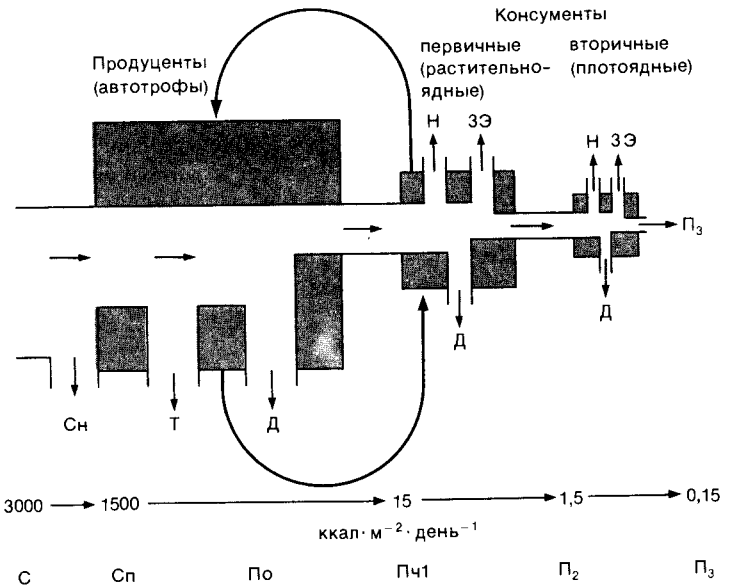


Рис. 172. Схема потока энергии в экосистеме. Поток энергии уменьшается примерно на два порядка на первом трофическом уровне и примерно на порядок на следующих уровнях. Указано направление переноса вещества между продуцентами и первичными консументами (биогеохимические циклы, ср. рис. 174). Д – энергозатраты на дыхание, Сп – поглощенная световая энергия, С – падающая световая энергия, Сн – непоглощенная световая энергия, Н – неиспользованная энергия, По – общая продукция, Пч1 – чистая первичная продукция (нетто), $П_{2,3}$ – продукция уровней консументов, ЗЭ – запасенная энергия, Т – потери энергии с теплом (по Odum)

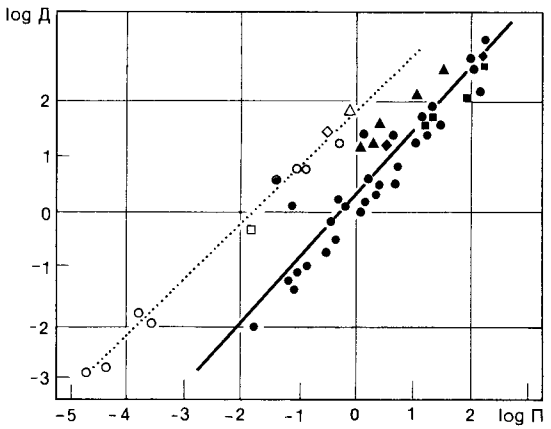


Рис. 173. Годовая чистая продукция (П) и затраты на дыхание (Д) в морских, пресноводных и наземных популяциях животных. Значения Д и П получены путем измерений на отдельных особях с последующим пересчетом на приблизительную плотность их популяций (биомассу) (ккал·м$^{-2}$·год$^{-1}$). Сплошная прямая регрессии (черные значки) – пойкилотермные животные: ◆ – аннелиды, ■ – моллюски, ● – членистоногие, ▲ – рыбы; пунктирная прямая регрессии (белые значки) – гомойотермные животные: ⊙ – птицы, ○ – грызуны, □ – хищные, △ – копытные, ◇ – хоботные (по McNeill, Lawton)

Так, 95–99% энергии солнечной радиации, поступающей в атмосферу, непосредственно переходит в тепло. Только половина оставшейся лучистой энергии поглощается растениями и в результате может быть превращена в химическую энергию. От этой общей первичной продукции автотрофов после вычитания части энергии, расходуемой самими растениями прежде всего на дыхание, остается *чистая первичная продукция*, которая в качестве запасенного органического вещества потенциально может быть использована гетеротрофными первичными консументами (*растительноядными организмами*). В лучшем случае она составляет 90% общей первичной продукции. Далее по пищевой цепи, продолжающейся от первичных к вторичным консументам (плотоядные организмы, или *хищники*), а иногда к третичным, четвертичным консументам и т. д., в качестве чистой продукции передается примерно 40–60% общей продукции предыдущего уровня. *Экологический коэффициент полезного действия* намного ниже, чем при мышечной работе или функционировании технических систем (с. 169). Он определялся как при оценке продуктивности в естественной экосистеме, так и в лабораторных модельных исследованиях; например в культуре, включающей водоросли *Chlamydomonas* (продуценты) и мелких ракообразных *Daphnia* (первичные консументы). Экспериментатор выступал в роли вторичного консумента, удаляя определенное количество дафний в единицу времени. Таким способом имитируется простая экосистема и строится соответствующая ей диаграмма потока энергии типа представленной на рис.

172. Поскольку отношение чистой продукции к потерям на дыхание у пойкилотермных и гомойотермных видов независимо от их систематического положения подчиняется определенным закономерностям (рис. 173), для приблизительной оценки потока энергии через популяции часто достаточно определить только одну из этих величин.

В противоположность энергии, передающейся в экосистеме от одного трофического уровня к другому в одном направлении[1)], вещество циркулирует между этими уровнями по **биогеохимическим циклам.** При этом либо осадки (например, в случае серы), либо воздух (например, в случае азота, рис. 174), представляют собой огромный резервуар, с которым связаны протекающие в экосистемах циклы. Из этих циклов отдельные

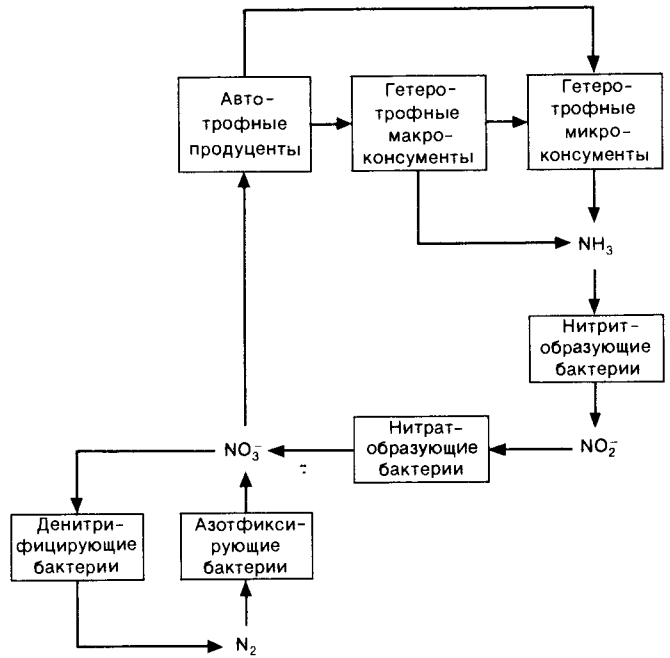


Рис. 174. Цикл азота (N_2) в экосистемах с пищевыми цепями макро- и микроконсументов (по Boughey). Аммиак (NH_3), образующийся при окислительном дезаминировании аминокислот у продуцентов и консументов, у растений обезвреживается прежде всего путем образования амидов (например, аспарагина), а у животных в ходе синтеза особых продуктов экскреции (мочевины, мочевой кислоты; с. 196). При бактериальном разложении снова возникает NH_3, в конечном итоге окисляемый нитрифицирующими бактериями до иитрата и используемый в такой форме растениями. Атмосферный азот (N_2) представляет собой балансовый резервуар этого элемента.

[1)] Это не всегда верно в отношении гетеротрофов. – *Прим. ред.*

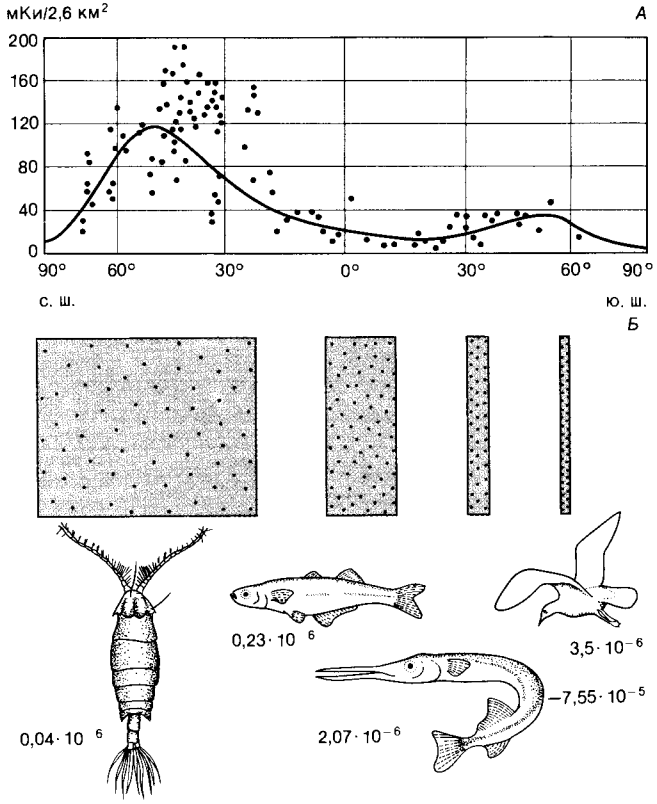


Рис. 175. *А* – Накопление выпадающего с осадками стронция-90 в северной зоне Западных ветров. Ось абсцисс – географическая широта; ось ординат – милликюри (мКи) на 2,6 км² (по List). *Б* – возрастание концентрации ДДТ в четырех звеньях пищевой цепи. Относительной биомассе звеньев соответствует площадь прямоугольников, концентрации ДДТ (в пересчете на живую биомассу) – густота черных точек (по Woodwell)

организмы, занимающие различное положение в биоценозах, могут извлекать необходимые количества веществ для своего метаболизма. Конечно, иногда и вещества движутся через экосистемы в одном направлении. Например, ископаемые носители энергии не способны к естественной «рециклизации», а известковые и силикатные остатки водорослей, удаляясь из экосистем за счет силы тяжести, образуют данные осадки и снова могут включиться в круговорот только в ходе горообразовательных процессов.

Как правило биомасса при переходе от одного трофического уровня к следующему уменьшается. Поэтому в цепи «первичные, вторичные и т. д. консументы» постепенно происходит концентрирование веществ, не удаляемых из организма ни экскрецией, ни дыханием. Примером служат

хлорорганические соединения (ДДТ и др.), применявшиеся в качестве контактных инсектицидов и попавшие в разные органы плотоядных позвоночных (рис. 175,*Б*). Опасность аккумуляции патогенных веществ усиливается еще и тем, что разные организмы избирательно поглощают и запасают отдельные элементы или соединения. У некоторых одноклеточных радиолярий (Acantharia, с. 338) содержание в иглах скелета стронция намного выше, чем в морской воде[1]. Продукт ядерного распада стронций-90, все больше накапливающийся в атмосфере (рис. 175,*А*) и выпадающий на землю с *атмосферными осадками*, легко поглощается листьями и корнями растений и в конце пищевой цепи вместе с кальцием откладывается в костях позвоночных. Из-за своего большого (28 лет) периода полураспада этот опасный радионуклид долго сохраняется в биохимических циклах.

Существенным аспектом при **функциональной типизации** экосистем является отношение в них микро- и макроконсументов. Организмы, питающиеся живыми растениями, образуют первое звено *пищевой цепи макроконсументов*, в то время как остатки чистой растительной продукции в виде мертвого органического вещества используются в *пищевой цепи деструкторов* (с. 313). Потоки энергии по этим двум каналам в пределах одной экосистемы могут быть весьма различными. В море рыбы и донные животные в качестве макроконсументов используют около 70% первичной продукции, в то время как в ваттовых зонах или в лесах более 90% первичной продукции проходит через деструкторную (детритную) цепь. В стабилизированных экосистемах регулирующие механизмы препятствуют, с одной стороны, слишком интенсивному использованию первичной продукции макроконсументами (например, *избыточному выпасу*), а с другой – чрезмерному накоплению детрита, связывающего минеральные вещества, участвующие в биохимических циклах.

Независимо от видового богатства большинство экосистем имеет типичную *видовую структуру* с немногими формами, представленными относительно большим числом особей и соответственно значительной биомассой (экологические доминанты), в то время как на большинство остальных часто приходится лишь несколько процентов общей массы биоценоза. Например, в хвойной подстилке соснового леса к одному из более 60 видов клещей относится 41% всех особей этой группы. На культурных пастбищах обычно основную фитомассу дает также очень небольшое число доминирующих видов. Остальные виды, численность которых весьма незначительна, выполняют регуляторную функцию, обеспечивая преадаптацию экосистемы к изменениям окружающей среды. Поэтому их участие в стабилизированных («зрелых») экосистемах всегда более выражено, чем в молодых или испытывающих сильное антропогенное воздействие сообществах. В общем случае число видов (A) и число особей (I) в экосистеме связаны логарифмической зависи-

[1] Скелет у Acantharia построен из сернокислого стронция. – *Прим. ред.*

мостью. Наклон прямых регрессии $A = \log I$ зависит при этом от условий среды (например, пониженной или повышенной солености на морских побережьях, с. 165).

Экосистема не является статичным образованием. Поскольку условия среды на протяжении длительного времени непостоянны и изменяются также самим биоценозом, в одном и том же месте происходит смена различных, физиономически часто совершенно не похожих друг на друга сообществ – так называемая **сукцессия.** Во многих случаях (например, при зарастании озер или морских бухт, облесении раскорчеванных площадей и т. д.) можно проследить тенденцию к образованию в ходе сукцессии некоего конечного состояния (*климакса*), которое, впрочем, из-за долговременных климатических изменений и особенно антропогенного влияния также не остается неизменным.

Однонаправленность сукцессионного ряда особенно четко проявляется в изменении интенсивности продуцирования и потребления веществ. В то время как на ранних стадиях сукцессии видовой спектр обычно узок и первичная продукция намного превосходит ее потребление (автотрофная фаза), зрелые экосистемы в связи с повышением расходов на дыхание отличаются уравновешиванием общей продукции потреблением, а также низкой чистой продукцией. Видовое разнообразие при этом многократно возрастает. Поскольку в связи с этим усиливаются регуляторные механизмы внутри экосистемы, буферные свойства экосистемы по отношению к физическим факторам среды на поздних стадиях сукцессии выражены гораздо лучше, чем на ранних. В лабораторных культурах, начинающихся преимущественно автотрофными фитопланктонными стадиями и постепенно обогащающихся гетеротрофным зоопланктоном, эти отношения можно проследить количественно.

Поскольку ранние стадии сукцессии (например, бедные видами посевы) отличаются сильным перепроизводством органического вещества, а поздние (например, лес) – лучше отрегулированным экологическим равновесием, стабильные условия наблюдаются там, где обе эти стадии мозаично сочетаются. При организации ландшафта следует учитывать такие закономерности.

В местностях с сильно развитой промышленностью становится все труднее сохранять стабильные саморегулирующиеся экосистемы. Поскольку человек берет из этих экосистем необходимую ему энергию и отдает взамен отходы, образующиеся при добыче и использовании этой энергии, среда в условиях антропогенного влияния испытывает все больший стресс, достигающий при известных обстоятельствах такой силы, что равновесие потока энергии и круговорота веществ нарушается. Снижение численности или вымирание видов животных и обеднение биотопов – очевидное свидетельство таких экологических нагрузок. Перед **охраной природы** стоит неотложная задача изучения антропогенной угрозы экосистемам во всем комплексе ее причинно-следственных связей и предотвращения катастрофического, необратимого для природы и для общества нарушения экологического равновесия. Это означает, что экология становится основой «науки о выживании», которая возникла в связи с совершенно новыми острыми проблемами, обусловленными взрывообразным увеличением населения планеты (с. 320). Естественно, решение этих проблем требует не только биологических, но также технических, экономических и общественно-политических знаний и мероприятий.

Межпопуляционные взаимодействия

Какой вид животных и каким числом особей представлен в определенном биотопе, зависит прежде всего от основных факторов, определяющих всю экосистему, т. е. от потока энергии и вещества, а также от стадии сукцессии, на которой находится экосистема. Однако часто решающим образом на численность вида влияют межпопуляционные взаимодействия в экосистеме. Под **популяцией** понимается совокупность особей вида в определенном биотопе. От групповых свойств таких популяций, т. е. закономерностей, определяющих их рост и межвидовую конкуренцию, в значительной мере зависят дальнейшее существование и эволюционные возможности вида.

Численность популяции определяется ее **скоростью роста,** складывающейся из чистого прироста (разности между *рождаемостью* и *смертностью*) и перемещения особей (*иммиграции* и *эмиграции*). Представим себе теоретически, что при оптимальных экологических условиях на популяцию не действуют никакие ограничивающие факторы. Тогда ее численность (число особей N) будет возрастать во времени экспоненциально. Значит, у вида бактерий, делящихся каждые 20 мин, из одной клетки через 1,5 сут возникла бы популяция, покрывающая всю Землю слоем толщиной 30 см. Однако в действительности размер популяции регулируется целым комплексом ограничивающих факторов и поддерживается на неком оптимальном уровне K, соответствующем емкости экосистемы для данной популяции. Эта зависимость описывается S-образной *логистической кривой* (рис. 176). Однако в большинстве случаев численность популяции не достигает асимптотически оптимального значения, а лишь колеблется вокруг него. Если она слишком быстро возрастает, превышая значение K, это часто приводит к полному распаду популяции. Причинами такого катастрофического кризиса могут быть исчерпание пищевых резервов или социальный стресс, обусловленный перенаселенностью.

В начале нынешнего столетия на один из островков Чесапикского залива (США) площадью всего 0,6 км^2 была переселена пара восточноазиатских пятнистых оленей (*Pseudaxis nippon*). Их потомство взрывообразно размножилось, достигнув плотности 250 особей на 1 км^2. Затем, несмотря на обилие пищи, в течение одного года за счет массового падежа вымерло 60% всех животных.

Выраженные ритмические колебания популяционной плотности наблюдаются в популяциях мелких млекопитающих. У полевок (например,

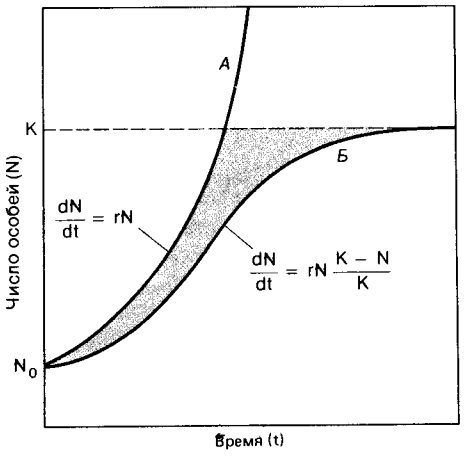


Рис. 176. Модель популяционного роста. *А* – экспоненциальный рост по уравнению $N = N_0e^{rt}$ при отсутствии ограничивающих факторов. *Б* – логистическая кривая, описывающая рост популяции, ограниченный емкостью экосистемы K. Она соответствует функции $N = K/\left(1 + \frac{K - N_0}{N_0}e^{-rt}\right)$, если считать, что N прямо пропорционально скорости роста (dN/dt) и обратно пропорционально емкости экосистемы (K – N). Название кривой не связано ни с «логарифмом», ни с «логикой». N_0 – число особей в исходный момент времени (t = 0); r – коэффициент скорости популяционного роста

обыкновенной полевки *Microtus arvalis*) в отдельные годы она может достигать трех особей на 1 м^2, после чего, несмотря на богатые пищевые ресурсы, молниеносно падает – рождаемость быстро снижается, а многие животные, прежде всего молодые, погибают. Таким образом, увеличение численности тормозится факторами, зависящими от плотности популяции. Физиологические эксперименты показали, что при таких условиях социального стресса гипофиз усиливает выделение АКТГ (с. 203), и животные гибнут от гипогликемического шока. При социальном стрессе у тупайи (*Tupaia,* с. 432) происходят патологические изменения тонкой структуры почек, вследствие чего содержание азота в крови повышается до уровня, наблюдаемого у животных с почечной недостаточностью. Таким образом, зависящий от плотности социальный стресс может поддерживать численность популяции на каком-то среднем уровне.

В то время как *экспоненциальный рост* отличается постоянной скоростью (dN/dt · N), в ряду поколений скорость роста популяции может увеличиваться. Такой еще более быстрый рост можно назвать *гиперэкспоненциальным*. Примером его является увеличение *населения земного шара* (рис. 177). Если в ранние исторические времена прирост за поколение (20 лет) составлял 1,2%, в XVII в. он повысился до 7,2%, а к 1930 г. достиг уже 36,0%, причем сейчас нет никаких признаков того, что кривая роста населения планеты приближается к какому-то уровню насыщения, т. е. постепенно переходит в логистическую (рис. 176). Поскольку параллельно с увеличением числа людей промышленное производство, потребление продуктов питания, использование естественных источников сырья и загрязнение среды возрастают также экспоненциально или гиперэкспоненциально, т. е. изменения регулируются по принципу положительной обратной связи, то рост населения Земли, очевидно, ограничен только размерами планеты. Следует приложить все усилия, чтобы достижение этих границ не означало гибели человечества в целом, т. е. постараться перевести нынешний рост в фазу равновесия. Возможность ослабить положительную обратную связь, т.е. ограничить рост населения, является сегодня для человечества единственным шансом выжить.

Разработка таких стратегий равновесия должна исходить из того, что численность населения, снабжение продуктами питания, капиталовложения, а также количество сырья и отходов – взаимозависимые величины. Соответственно нужно выработать подход, учитывающий их взаимные количественные влияния и определяющий, в каком соотношении они должны сочетаться для сохранения равновесного состояния. В значительной степени это зависит от шкалы ценностей общества. Твердо можно сказать только, что мероприятия по ограничению дальнейшего экспоненциального роста больше нельзя откладывать, поскольку в системах с положительной обратной связью реакция на стабилизирующее воздействие происходит с запозданием. Даже если на всей планете к 2000 г. будет два ребенка на семью, то численность населения, которая составит в это время 5,8 млрд., к моменту выхода кривой роста на плато достигнет 8,2 млрд. человек.

К экологическим факторам, ограничивающим экспоненциальный рост популяции извне, относятся прежде всего популяции конкурирующих видов, предъявляющих сходные требования к биотопу. **Межвидовая конкуренция** приводит к тому, что эти популяции занимают определенные *экологические ниши,* т. е. вырабатывают специфические требования к местообитанию (с. 307), отличающиеся от требований других видов. Таким образом, понятие «экологическая ниша» означает не только определенную площадь, занятую популяцией, но и роль, или функциональный статус вида с его особыми экологическими запросами в экосистеме.

В качестве примера можно привести два вида кенгуровых крыс

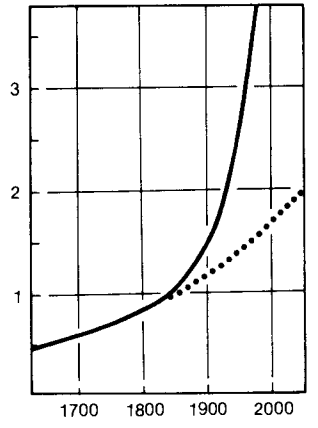


Рис. 177. Гиперэкспоненциальный рост населения Земли (сплошная кривая) и кривая экспоненциального роста, построенная по данным 1650–1880 гг. (пунктир). Ось абсцисс – время; ось ординат – население Земли, млрд. человек (по Batschelet)

(*Dipodomys*) с запада Северной Америки. Области их обитания перекрываются, но ниши совершенно различны по пищевым предпочтениям. *D. merriami*, как и многие другие виды рода, поедает семена зерновых, тогда как *D. microps* специализируется на богатых электролитами листьях многолетников-галофитов. Правда, связанное с таким питанием преимущество перед конкурентами (подходящая пища в течение всего года) последний вид должен искупать специальными осморегуляторными механизмами.

Если два вида живут в разных предпочтительных биотопах, то один из них часто проникает в биотоп другого, когда последний в нем случайно отсутствует или экпериментально удален. Если разводить два вида мучных хрущаков (*Tribolium castaneum* и *T. confusum*) вместе на пшеничных отрубях, причем температуру и относительную влажность воздуха можно менять независимо друг от друга (в диапазоне 24–34 °C и 30–70%), то через некоторое время во влажно-теплых условиях остается только *T. castaneum*, а в прохладно-сухих – *T. confusum*. Таким образом, при совместном обитании обоих видов в определенной области каждый из них занимает свою экологическую нишу, где полностью доминирует над конкурентом. В промежуточных условиях температуры и влажности, оптимальных для обоих видов, выживает – с равной вероятностью – лишь один из конкурентов. Животное не обязательно занимает одну экологическую нишу в течение всего цикла развития. Так, у морских усоногих ракообразных (Cirripedia), например у морских желудей, в зоне средней литорали конкуренция происходит только между сидячими взрослыми особями, тогда как планктонные личинки спокойно сосуществуют.

В конечном итоге многообразие жизненных стратегий организмов основано на необходимости *занятия определенных экологических ниш*, т. е. различного использования биотопа. В ходе эволюции *принцип конкурентного исключения* благоприятствует любой дифференциации видов, уменьшающей конкуренцию с другими видами. В результате *симпатрические* (обитающие в одной географической области) виды обычно занимают разные экологические ниши, а географически удаленные (*аллопатрические*) – не обязательно (например, ниши южноамериканских колибри в Африке занимают нектарницы: экологическая эквивалентность). Каждый биотоп располагает характерным для него спектром экологических ниш, которые в ходе приспособления к ним часто различных исходных групп животных приводят к конвергентным *жизненным формам* (например, планктонным или сидячим животным в море, с. 312; интерстициальной фауне, населяющей капиллярные пространства между песчинками на литорали, рис. 170).

Фауна интерстициальных биоценозов морского песка может рассматриваться как пример видовой дифференциации за счет конкурентного исключения. Многочисленные мелкие близкородственные виды турбеллярий, нематод, гастротрих, тихоходок, полихет и веслоногих рачков живут здесь в тесном соседстве друг с другом. Поскольку разделение

ниш в этом биотопе определяется очень слабыми различиями в климатических и гидрографических условиях и выражается в мелкомасштабном неодинаковом вертикальном и горизонтальном распределении в пределах песчаного пляжа, а также в чередовании периодов размножения, то уже сравнительно небольшие изменения в экологических требованиях могут приводить здесь к образованию новых видов. Таким образом, интерстициаль морского песка является одним из *эволюционных центров*. Даже один самостоятельный, очевидно распространенный по всему миру тип животных – Gnathostomulida[1)], охватывающий ныне 50 видов паренхиматозных червей длиной обычно менее 0,5 мм, возник из форм песчаной интерстициали.

Может ли разделение экологических ниш в пределах одного географического ареала вести к расо- и видообразованию, вопрос спорный. Если определять вид как совокупность скрещивающихся между собой, т. е. имеющих общий генный пул, особей, репродуктивно изолированных от особей прочих видов (с. 466), то *симпатрическое видообразование* в животном мире вряд ли возможно, поскольку разделение ниш еще не гарантирует предотвращения обмена генами. Как правило, выработка механизмов изоляции, препятствующих такому обмену, предполагает предшествующее пространственное разделение соответствующих популяций (с. 482, *аллопатрическое видообразование*). Некоторые симпатрические внешне очень похожие виды птиц (виды-двойники; например, летний и зимний корольки) возникли за счет изоляции в ледниковый период и уже в послеледниковое время образовали перекрывающиеся ареалы, где живут не скрещиваясь.

Виды могут состоять из нескольких *географически разделенных рас* (подвидов), т. е. популяций, генетически отличающихся от других популяций того же вида (с. 466). В зонах перекрывания их ареалов происходит гибридизация, следовательно, в одной области не могут существовать несколько «экологических рас». То, что для расо- и видообразования, как правило, недостаточно разделения экологических ниш внутри биотопа, а необходима *географическая изоляция*, наглядно демонстрирует видовое разнообразие островных фаун (с. 483). Только на Гавайских островах живет 500 видов мух *дрозофилид* – четверть их числа во всем мире. Представители одного вида в большинстве случаев занимают здесь одну и ту же экологическую нишу, и внутривидовая конкуренция может вести только к географическому разделению особей, приступающих к размножению (*территориальное поведение*). И напротив, при межвидовой конкуренции, когда уже нет опасности обмена генами, в полной мере появляется возможность занятия различных экологических ниш.

Виды могут не только конкурировать за одни и те же факторы биотопа, но и вступать в отношения типа хищник – жертва, хозяин –

[1)] Многие биологи рассматривают этих животных не как самостоятельный тип, а как отряд ресничных червей (Turbellaria). – *Прим. ред.*

паразит или извлекать обоюдную пользу из совместного существования (симбиоз). Поскольку **паразитизм** часто развивается из хищничества (*эпизитизма*), то в пограничных случаях эти два явления не всегда четко различимы. В общем *хищник* убивает свою *жертву*, тогда как *паразит* только использует *хозяина* как источник питания и для этого временно или постоянно живет на поверхности или внутри его тела. Однако известно множество переходных форм. Так, личинки ежемух Tachinidae паразитируют сначала в жировом теле гусениц бабочек, причиняя хозяину относительно мало вреда, однако к концу личиночной стадии проникают в жизненно важные органы гусеницы, что приводит к ее гибели. Таким образом, сначала они ведут себя как паразиты, а незадолго до своего окукливания – как хищники. Такие формы называются *паразитоидами*. Девиз хорошо сбалансированного паразитизма: живи и давай жить другим. Ему следуют близкие родственники ежемух оводы (Oestridae), личинки которых развиваются в коже млекопитающих, не создавая смертельной опасности для хозяев.

Типичные *паразиты* отличаются от хищников рядом существенных *популяционных признаков*. Хозяин служит паразиту не только источником энергии, но и биотопом. Поэтому между ними образуются намного более тесные функциональные связи, чем между хищником и жертвой. У паразитов это часто приводит к коренному *преобразованию плана строения*. Так, целые таксономичесие группы, перешедшие к паразитическому образу жизни, например, споровики среди простейших (с. 339) или сосальщики и ленточные черви среди плоских червей (с. 359), характеризуются специфическими отклонениями от общего плана строения своего типа. Многие паразиты морфологически настолько сильно специализированы, что их таксономическое положение можно установить только по ранним стадиям развития. Ракообразное *Sacculina carcini* (с. 392), эндопаразит прибрежных крабов, представляет собой систему ветвящихся отростков, оплетающих все внутренние органы хозяина (рис. 178). Однако науплиус – свободноплавающая личинка этого вида – имеет типичное для ракообразных строение (с. 392). Кроме того, паразиты отличаются от хищников более высокой *популяционной плотностью*. В то время как по численности хищники сильно уступают своим жертвам, число особей паразитов обычно больше, чем у их хозяев.

Самка аскариды (*Ascaris lumbricoides*, с. 369) ежедневно откладывает до 2×10^5 яиц, тогда как бычий цепень (*Taenia saginata*, с. 360) отделяет в день 12–15 зрелых сегментов, содержащих в общей сложности 10^6 яиц. За счет особых *стадий размножения* в промежуточном хозяине плодовитость паразитов может быть еще более повышена. Размножение возбудителя малярии из рода *Plasmodium* (с. 339) происходит как в клетках печени и крови человека (шизогония), так и в комаре (спорогония). У печеночной двуустки *Fasciola hepatica* (рис. 198) *церкарии* и *редии* в промежуточном хозяине являются стадиями партеногенетического размножения, в результате чего одна исходная личинка, мирацидий, может дать 40 000 церкарий. У эхинококка *Echinococcus granulosus* финна

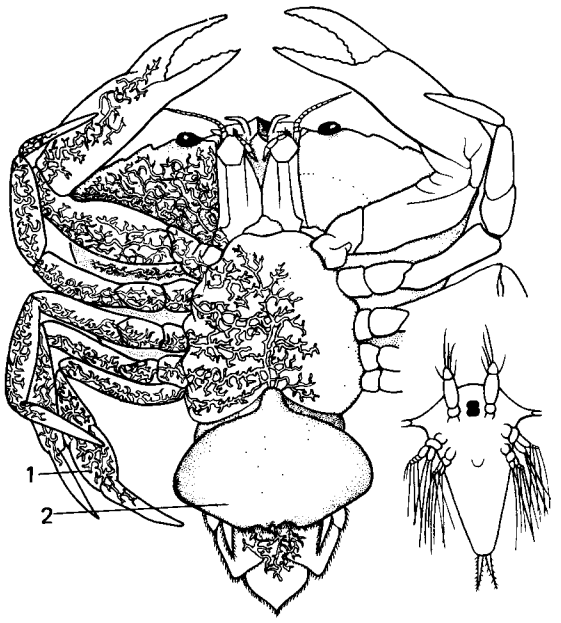


Рис. 178. Корнеголовый рак *Sacculina carcini*, эндопаразит, представленный сплетением ветвящихся тяжей (*Sacculina interna* – 1) в прибрежном крабе *Carcinus maenas*. Хозяин изображен с вентральной стороны. 2 – пузыревидное тело паразита (*Sacculina externa*), содержащее яичники и семенники. В цикле развития присутствует свободноживущая личинка науплиус (по Kaestner)

является стадией бесполого размножения. Таким образом, у этого червя происходит чередование поколений, отсутствующее у других ленточных червей (рис. 200).

Паразиты отличаются от хищников и выраженной *специфичностью в выборе хозяина*, т. е. крайне узкими экологическими нишами. Эктопаразиты, как правило, поражают только определенные виды животных, причем иногда встречаются лишь на особых участках их тела. Примером может служить распределение пухоедов в перьевом покрове птиц (рис. 179), человеческих вшей (роды *Pediculus* и *Phthirius*, с. 403) или личинок *Drosophila carcinophila* (развиваются только в углублениях третьей пары ногочелюстей сухопутного краба *Geocarcinus ruricolus*, встречающегося на нескольких островах Карибского моря). То же относится и к эндопаразитам: живут ли они внутриклеточно (*Plasmodium*, с. 339; *Leishmania*, с. 336), внеклеточно в просвете кишки (ленточные черви, с. 366; *Ascaris*, *Enterobius*, *Ancylostoma*, с. 369), в плазме крови (*Trypanosoma*, с. 336; *Schistosoma*, с. 359; личиночные стадии многих нематод, с. 168) или в интерстициальной соединительной ткани (трихины, с. 369; финны ленточных червей, с. 366), всегда наблюдается

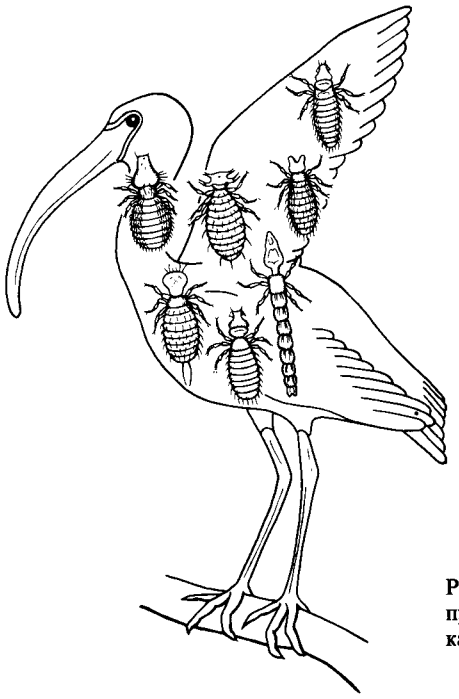


Рис. 179. Различные виды пухоедов, приуроченные к определенным участкам оперения хозяина (ибиса) (по Dubinin)

приуроченность к совершенно определенным тканям или органам. Экологические ниши паразитов выражены тем более четко, что отдельные стадии развития одного вида могут быть связаны у них с весьма удаленными таксономически хозяевами (смена хозяев). Например, у сосальщика *Dicrocoelium dendriticum* (рис. 197) размножающиеся половым путем формы живут в млекопитающем (окончательный хозяин), спороцисты и церкарии в улитке (первый промежуточный хозяин), а метацеркарии в муравье (второй промежуточный хозяин). *Смена хозяев* может сочетаться с *чередованием поколений* (с. 354), когда в каждом хозяине представлена особая стадия размножения. Например, у возбудителя малярии (*Plasmodium*, с. 339) спорогония происходит в комаре, а шизогония в человеке.

Часто, чтобы использовать хозяина, паразит должен иметь специфически «настроенный» на него *поведенческий репертуар*. В гнездах муравьев родов *Formica* и *Myrmica* паразитируют личинки жуков (например, *Atemeles pubicollis*), поедающие личинок своих хозяев. Однако муравьи терпят их, поскольку специальные железы паразитов, открывающиеся наружу по обеим сторонам тела, синтезируют вещество, возможно, имитирующее своим запахом муравьиный феромон (с. 201). Во всяком случае аттрактивное действие продукта настолько сильно, что личинки этих жуков даже приносятся муравьями в гнезда и выкармливаются как собственные личинки. С помощью особого «настроенного» на хозяев выпрашивающего поведения (механическая стимуляция определенных частей головы муравья) личинки жука запускают у них реакцию кормления (рис. 180). Таким образом, только приспособленность к химической и механической коммуникационным системам хозяина обеспечивает выживание этого паразита.

Однако с *филогенетической точки зрения* связь паразитов с такими чрезвычайно узкими экологическими нишами чревата тяжелыми для них последствиями. Приспособленность всего их образа жизни к определенным хозяевам и вытекающая отсюда крайняя специализация практически исключают возможность смены направления эволюционного развития. Паразитических групп, от которых в ходе филогенеза снова произошли свободноживущие виды, неизвестно. Кроме того, поскольку среда обитания паразита (хозяин) изменяется гораздо медленнее, чем внешние факторы, действующие на хозяина, скорость эволюции паразита всегда ниже. Так, многие виды вшей из семейства Echinophthiriidae, ныне обитающие на ластоногих, вряд ли сильно изменились за то время, как их хозяева, первоначально – наземные хищники, перешли от сухопутной к водной жизни (с. 431). Киты, которые в противоположность ластоногим не возвращаются на сушу даже на время размножения и уже утратили волосяной покров, перейдя к полностью водной жизни, лишились всех эктопаразитов своих наземных предков. Освободившаяся, таким образом, экологическая ниша была занята мелкими ракообразными – бокоплавами из семейства Cyamidae, по своей функциональной анатомии и по особенностям развития (единственные паразитические ракообразные без свободноплавающей личинки) полностью соответствующими жизненной форме вшей.

Поскольку паразиты в ходе своего филогенеза даже при значитель-

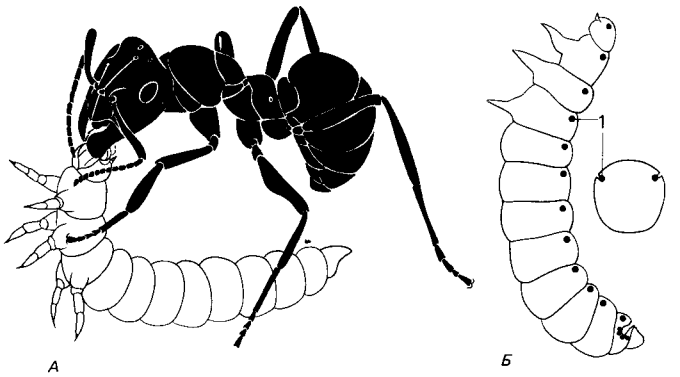


Рис. 180. *А* – кормление муравьем-рабочим рода *Formica* личинки жука *Atemeles pubicollis*, паразитирующей в муравьином гнезде. *Б* – личинка *Atemeles* с железами (1), в которых синтезируется аттрактант, привлекающий муравьев-хозяев (по Hölldobler)

ной адаптивной радиации хозяев способны только к незначительным эволюционным изменениям, по ним можно судить о степени родства хозяев. У фламинго все пухоеды (Mallophaga) такие же, как у утиных, а пухоеды цапель полностью отсутствуют, хотя последних часто систематически сближали с фламинго. Паразиты указывают на общее происхождение даже верблюда-дромедара и ламы, ныне живущих на разных континентах.

Филогенетически паразиты не обязательно происходят от свободноживущих форм через стадию хищник – жертва. Их предками могли быть также *сапрозойные виды* (например, среди нематод; ср. с. 168), часто «преадаптированные» к паразитизму, или комменсалы («сотрапезники»), не причиняющие ущерба виду-партнеру. *Комменсализм* иногда становится основой и *положительных взаимодействий,* приводящих в конечном итоге к такой сильной взаимозависимости, как **симбиоз.** В классическом примере симбиоза рака-отшельника с актинией можно различить несколько этапов усиления связи партнеров друг с другом. Во всех случаях рак находится под защитой стрекательных клеток актинии, в то время как возможности актинии добывать пищу увеличиваются за счет подвижности рака. Актиния *Calliactis parasitica* у английского побережья взбирается на раковину брюхоногого моллюска без помощи сидящего в ней рака-отшельника *Eupagurus bernhardus*; тот же вид актинии в Средиземном море влезает на раковину только с помощью отшельника *Pagurus arrosor.* В обоих примерах сожительство отшельника и актинии факультативно, но в других случаях оба половозрелых партнера уже не встречаются изолированно друг от друга: симбиоз превращается в облигатное сосуществование двух видов.

Такие тесные межвидовые взаимодействия существуют прежде всего при симбиозе, включающем обмен партнеров *незаменимыми питательными веществами.* Например, у многих видов простейших, губок, кишечнополостных и турбеллярий внутриклеточно живущие автотрофные водоросли получают от гетеротрофного симбионта CO_2 и азотистые соединения. При симбиозе животных и бактерий последние (например, у насекомых, питающихся древесиной) расщепляют целлюлозу, а в клетках хозяев целлюлаза отсутствует (с. 172, рис. 85). Вообще облигатный симбиоз характерен для всех форм с крайней специализацией питания, прежде всего для насекомых, сосущих сок растений и кровь или поедающих кератин. При этом живущие в их особых органах (*мицетомах*) бактерии и грибы синтезируют витамины, которые соответствующие насекомые не могут получить другим способом. Утрата симбионтов при стерильном разведении, тепловой обработке, действии антибиотиков или удалении мицетом может быть компенсирована только добавкой в пищу витаминов группы В (рибофлавина, тиамина, пантотеновой, фолиевой, никотиновой кислот). У некоторых рыб и головоногих моллюсков симбиотические бактерии служат для свечения – при этом они излучают метаболическую энергию в виде фотонов (*биолюминесценция*). Эти симбионты помещаются в специальных органах, иногда

с особым отражающим эпителием и даже светопреломляющими линзами. С помощью одноклеточных симбиотических водорослей фораминифера *Heterostegina* (Nummulitidae, с. 339) размером в несколько миллиметров полностью покрывает свои энергетические потребности. За счет симбионтов это простейшее питается автотрофно, как растение, и, не нуждаясь в органических веществах, достигает в своем биотопе (бентосе тропических мелководий) гораздо большей популяционной плотности, чем прочие фораминиферы.

Часто симбиоз, как и паразитизм, возможен только при выработке обоими партнерами специфических *форм поведения.* Характерный прежде всего для многих видов рыб коралловых рифов симбиоз с другими рыбами-чистильщиками связан со специальными приглашающими позами (опрокидывание головой вниз, поднятие жаберных крышек или даже изменение окраски). Здесь также некоторые компоненты поведения способствуют отбору в направлении выработки межвидовой взаимозависимости и тем самым освоению новых экологических ниш.

7. Планы строения и сравнительная морфология

Кювье (1769–1832) первым признал, что почти необозримое множество видов может быть подразделено в соответствии со сравнительно небольшим количеством планов строения. Это *учение о типах,* к которому присоединялся и Гете, прежде всего подчеркивает самостоятельность **плана строения,** лежащего в основе каждого типа животных. В наше время первоочередное значение приобретает вопрос о *филогенетических отношениях* отдельных типов. Однако именно при таком подходе можно убедиться в том, что ныне живущие виды в ходе эволюции не равномерно удалялись друг от друга, а разделились на небольшое число крупных групп (типов), внутри которых животные весьма сходны по строению и функциональным особенностям (ср. с. 468). Различные типы на основании сравнительно-анатомических и сравнительно-эмбриологических критериев, по-видимому, можно объединить в более крупные категории (табл. 5), однако эти гипотетические родственные связи не подтверждены палеонтологическими находками (с. 485), и для изучения основных разветвлений филогенетического дерева животных используются морфологические, эмбриологические, физиологические и даже молекулярнобиологические данные по современным формам (рис. 279, 280).

Чрезвычайно важным для сравнительного подхода в этих дисциплинах является понятие **гомологии,** основанное на исследованиях как общей организации животного, так и структуры и развития отдельных его органов. *Гомологичными органами* называются образования, сходные друг с другом по общему плану строения, положению в теле и возникновению в процессе онтогенеза. Гомология связана с наличием у разных видов одинаково действующих наследственных факторов («гомологичных» генов), поэтому свидетельствует об их общем происхождении (с. 468). Самые надежные доказательства гомологии тех или иных структур могут быть получены при *изучении онтогенеза.* Гомологичные органы у разных видов часто выполняют совершенно различные функции, например гипобранхиальная борозда ланцетника (с. 421) и щитовидная железа позвоночных.

Можно выделить следующие категории гомологий.

а) *Общая гомология*: структуры, распределенные по всему телу, например клетки всех эукариот, волосы позвоночных, чешуи рыбы.

б) *Сериальная гомология,* или *гомономия.* Соответствующие друг

Таблица 5. Типы животных с указанием числа известных современных видов

Богатые видами типы					
Простейшие (Protozoa)					20 000
Многоклеточные (Metazoa)	Parazoa			Губки (Porifera)	5000
	Радиально симметричные (Radiata)			Кишечнополостные (Coelenterata)	9000
	Двусторонне симметричные	Первичноротые (Prostomia)	Плоские черви (Plathelminthes)		12 000
			Круглые черви (Nemathelminthes)		12 000[1]
			Моллюски (Mollusca)		128 000
			Кольчатые черви (Annelida)		9000
			Членистоногие (Arthropoda)		800 000
			Щупальцевые (Tentaculata)		5000
	(Bilateria)	Вторичноротые (Deuterostomia)	Иглокожие (Echinodermata)		6000
			Хордовые (Chordata)		60 000
Остальные типы					
Mesozoa (паразиты)					50
Камптозои (Kamptozoa)	Первичноротые			Вторичноротые	
	(в основном морские, сидячие формы) 60			Полухордовые (Branchiotremata)	80
Немертины (Nemertini)	800			Погонофоры (Pogonophora)	50
Приапулиды (Priapulida)	(морские черви) 4			Щетинкочелюстные (Chaetognatha)	50
Сипункулиды (Sipunculida)	(морские черви) 250				
Эхиуриды (Echiurida)	(например, *Bonellia*) 150				
Онихофоры (Onychophora)	70				
Тихоходки (Tardigrada)	180				
Пятиустки (Pentastomida)	60				

[1] По современным данным до 20 тыс. видов.– *Прим. пер.*

другу структуры встречаются в различных участках тела (сегментах) у одних и тех же или различных особей, например шейные и поясничные позвонки, спинальные ганглии, конечности членистоногих, рука и нога у приматов.

в) *Прямая гомология* (гомология в узком смысле слова): органы на строго соответствующих друг другу участках тела у животных, ведущих различный образ жизни, например грудные плавники рыб и крылья птиц, первичная почка лягушки и эпидидимис млекопитающих.

Гомологии отмечаются не только в морфологическом строении, но часто и в формах *поведения*.

Гомологии противопоставляется **аналогия**. Аналогичные структуры – это образования с одинаковыми функциями, но с различным планом строения, онтогенезом и филогенетическим происхождением (например, крылья птиц и бабочек, копательные конечности крота и медведки, почки млекопитающих и мальпигиевы сосуды насекомых). Выполнение аналогичными органами одинаковых функций может приводить к их большому морфологическому сходству, как, например, между глазами позвоночных и кальмаров (рис. 137). Такая **конвергенция** может рассматриваться как результат эволюции, направляемой в одну сторону одинаковыми условиями отбора (с. 322). С другой стороны, форма и функция гомологичных органов в разных условиях среды могут развиваться **дивергентно.** Такая *адаптивная радиация* наблюдается прежде всего после заселения нового биотопа, в котором свободны различные экологические ниши (с. 322, 431; пример – дарвиновы вьюрки на островах Галапагос).

Protozoa (простейшие)

Одноклеточные простейшие являются древнейшими эукариотическими организмами и, следовательно, «отправной точкой» эволюции всех многоклеточных животных и растений. Они имеют настоящее клеточное ядро, отделенное от цитоплазмы ядерной оболочкой (с. 19), митохондрии, хлоропласты, аппарат Гольджи (диктиосомы), базальные тельца и реснички. Все это четко отличает их от прокариотических клеток бактерий и сине-зеленых водорослей (Cyanophyceae). Исходная группа простейших, жгутиконосцы, включает наряду с чисто растительными (автотрофными) и чисто животными (гетеротрофными) представителями и большое число факультативно автотрофных или факультативно гетеротрофных видов. Таким образом, возникновение в процессе эволюции животных от одноклеточных растений связано только с *физиологической перестройкой питания*. В пределах Protozoa это происходило неоднократно (конвергентно).

Хотя клетка простейших по своей основной организации гомологична клетке многоклеточных, она должна выполнять более разнообразные функции. Это проявляется в появлении большого количества специальных дифференцировок цитоплазмы (органелл), ядерного диморфизма и

многоядерности (полиэнергидные клетки; *энергида* включает в себя ядро и окружающую его часть цитоплазмы). Имеются также многочисленные зачатки многоклеточной организации с разделением на генеративные и соматические клетки: так, миксамёбы (Acrasina, например, *Dictyostelium discoideum*) могут сливаться, образуя псевдоплазмодий, дающий начало «спороносцу». У многих жгутиконосцев и инфузорий возникающие в результате деления дочерние клетки остаются соединенными в колонии. В колониях инфузории *Zoothamnium* образуются даже разные типы клеток (микро- и макрозооиды), причем отделяться, давая начало новым колониям, могут только макрозооиды. Однако часто дифференцировка ограничивается лишь ядрами полиэнергидных клеток. У таких *гетерокариотических* форм наряду с генеративными ядрами (*микронуклеусами*) имеются и «соматические» (*макронуклеусы*), исчезающие в ходе полового процесса и восстанавливающиеся затем за счет генеративных.

Простейшие размножаются *делением надвое* и поэтому потенциально бессмертны (с. 104). Независимо от того, является ли их вегетативная стадия гаплонтом (например, у растительных жгутиконосцев и споровиков) или, как у большинства многоклеточных, диплонтом (например, у солнечников и инфузорий), во всех группах простейших в настоящее время известен *половой процесс*[1]. При этом могут сливаться либо гаметы разных особей (*гаметогамия*), либо, как при *конъюгации* инфузорий (рис. 57, *А–З*), – сами особи (*гамонтогамия*). *Автогамия*, т. е. слияние образованных одной и той же особью гамет, или половых ядер, встречается у некоторых солнечников (*Actinosphaerium, Actinophrys*) и иногда у инфузорий (с. 107, рис. 57, *И–О*).

Flagellata (жгутиковые, жгутиконосцы)

Protomonadina: *Trypanosoma* (рис. 182, *В*), *Leishmania*. **Diplomonadina** с двумя ядрами и сдвоенным жгутиковым аппаратом: *Lamblia* – самый частый жгутиконосец из кишечника человека. **Polymastigina** с несколькими жгутиковыми аппаратами и одним или несколькими ядрами: *Trichomonas* (рис. 182, *А*), симбионт термитов *Spirotrichonympha* (рис. 182, *Б*). **Euglenoidina** (рис. 181) и **Dinoflagellata** относят к растениям.

Органеллы движения этих животных – жгутики (с. 209), которых может быть один или более, прикрепленных к переднему или заднему концу клетки или, как у полимастигин, покрывающих большую часть поверхности клетки (рис. 182, *А, Б*). У автотрофных динофлагеллят поперечный жгутик винтообразно движется в опоясывающей клетку кольцевой бороздке, в то время как продольный совершает направленные назад колебательные движения. У трипаносом, живущих в плазме крови позвоночных, жгутик, отходящий от заднего конца, загнут вперед и связан с клеткой *ундулирующей мембраной*. Место его отхождения

[1] Половой процесс неизвестен для большинства голых и раковинных амёб, многих групп жгутиконосцев, микроспоридий, многих радиолярий. – *Прим. ред.*

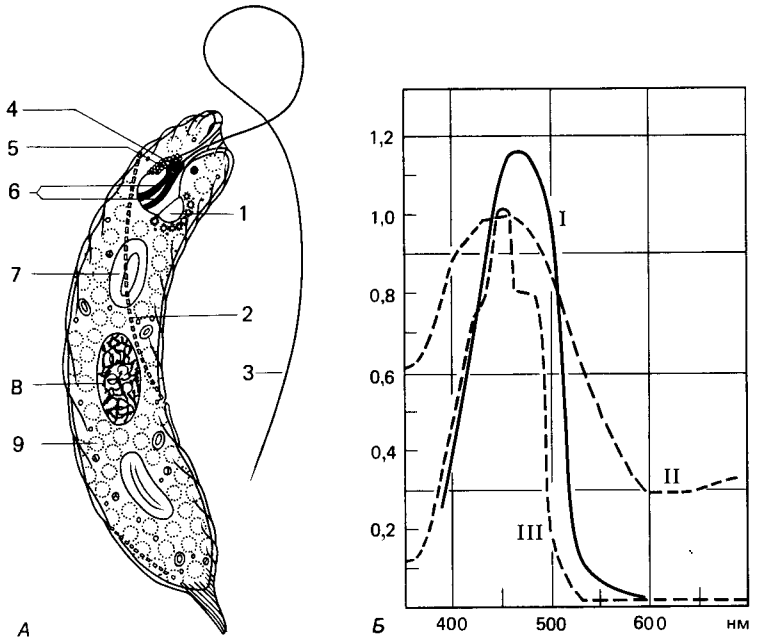


Рис. 181. *А – Euglena spirogyra*: 1 – вакуоль; 2 – спиральная исчерченность пелликулы (показана только одна линия); 3 – длинный жгутик; 4 – стигма; 5 – вздутие в области слияния короткого и длинного жгутиков (обсуждается возможное значение этой области в фоторецепции); 6 – основания длинного и короткого жгутиков в апикальном жгутиковом кармане; 7 – включения парамила (крахмалоподобный углевод); 8 – ядро; 9 – хлоропласт (по Leedale, Meeuse, Pringsheim). *Б* – спектральная чувствительность положительного фототаксиса у *Euglena gracilis* (I, непрерывная кривая), спектры поглощения суспензии (II) и циклогексанового экстракта (III) гранул стигмы (прерывистые кривые). Ось абсцисс – длина волны, ось ординат – спектральная чувствительность в относительных единицах. Одинаковое положение вершин всех трех кривых позволяет предположить, что эта чувствительность связана с экранирующим эффектом содержащей каротиноиды стигмы (по Diehn, Tollin)

может смещаться к средней части клетки (у *критидиальной*, или эпимастиготной, формы) или к ее переднему концу (у *лептомонадной*, или промастиготной, формы). У паразитирующих внутри клеток *лейшманиальных* (амастиготных) форм жгутик полностью редуцирован (рис. 182, *В*). За базальным тельцем жгутика у большинства трипаносомовых лежит ДНК-содержащий *блефаропласт* (кинетопласт), представляющий собой производное митохондрии с кристами (с. 16).

У живущего в пресной воде растительного жгутиконосца *Euglena* (рис. 181, *А*) в кармане на переднем конце клетки берут начало два жгутика, один из которых не выходит наружу и своим свободным

концом примыкает к основанию второго, длинного, жгутика. Видимое здесь в электронный микроскоп вздутие считается *светочувствительной зоной*, экранированной с одной стороны лежащей на границе жгутикового кармана *стигмой* с каротиноидами. Таким образом, уже одноклеточная эвглена имеет фоторецептор направленного действия (фототаксис – см. рис. 181, *Б*).

Зеленые виды *Euglena* обычно питаются автотрофно. У бесцветной гетеротрофной *Astasia* имеются пузырьки, которые считаются генетически дефектными по хлорофиллу пропластидами, что позволяет предполагать филогенетическую связь этого жгутиконосца с зелеными эвгленами. *Euglena gracilis* в темноте или в результате облучения ультрафиолетом утрачивает способность к синтезу хлорофилла и после этого может культивироваться как гетеротрофный организм. При этом 10 ее хлоропластов распадаются примерно на 30 пропластид, утративших хлорофилл и типичную ламеллярную структуру. *Гетеротрофные жгутиконосцы* захватывают органические вещества в растворе или в твердом состоянии с помощью *пиноцитоза* или *фагоцитоза* (с. 174 и далее), когда часть плазмалеммы окружает внеклеточные растворы или частицы и отшнуровывается вместе с этим содержимым внутрь клетки.

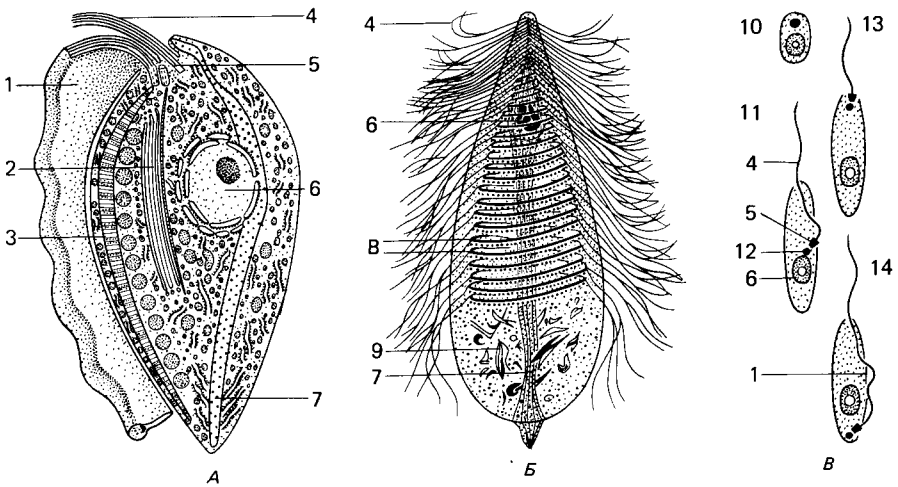


Рис. 182. Жгутиковые *А – Trichomonas muris*; *Б – Spirotrichonympha bispira*; *В* – разные жизненные формы трипаносомовых. 1 – ундулирующая мембрана; 2 – парабазальное тело (аппарат Гольджи); 3 – коста (опорная органелла); 4 – жгутик; 5 – базальное тельце; 6 – ядро; 7 – аксостиль (центральный опорный элемент, состоящий из расположенных в ряд, а часто и в несколько рядов микротрубочек); 8 – проходящие спирально полосы жгутиков; 9 – пищеварительные вакуоли (у живущей эндосимбиотически в кишечнике термитов *Spirotrichonympha* – с целлюлозными включениями); 10 – лейшманиальная форма; 11 – критидиальная форма; 12 – кинетопласт; 13 – лептомонадная форма; 14 – трипаносомная, или трипомастиготная форма (по Anderson; Cleveland, Grell)

У воротничковых жгутиконосцев (Choanoflagellata) вокруг основания жгутика находится цитоплазматический воротничок, задерживающий пищевые частицы, подгоняемые движением жгутика и цитоплазмы. Затем частицы перемещаются к основанию воротничка, где и проникают внутрь клетки.

Многочисленные группы жгутиконосцев перешли к *паразитическому* образу жизни и при этом часто развиваются со сменой хозяев – позвоночного и несекомого.

Африканские виды *Trypanosoma, T. gambiense* и *T. rhodesiense* – возбудители сонной болезни; возбудитель наганы скота – *T. brucei* (переносчик – муха цеце, рис. 237, *Б*); возбудитель болезни Чагаса в Центральной и Южной Америке – *T. cruzi* (переносчик – хищный клоп *Triatoma*). Паразитирующие у человека виды *Leishmania* переносятся москитами (*Phlebotomus*); *L. donovani* – возбудитель распространенного в Южной Азии, Южной Африке и Средиземноморье висцерального лейшманиоза (кала-азар); возбудитель кожного лейшманиоза (восточной язвы) – *L. tropica.*

Rhizopoda (корненожки)

Amoebina (голые амебы): *Amoeba proteus* (рис. 104, *А*); паразитическая *Entamoeba histolytica,* возбудитель амебной дизентерии (у нее следует различать тканевую форму, поражающую клетки стенки кишечника, и непатогенную просветную форму, которая образует цисты, выходящие вместе с фекалиями наружу). **Testacea** (раковинные амебы): *Arcella, Difflugia.* **Foraminifera** (фораминиферы) – очень богатая видами морская группа с пронизанными порами раковинками (рис. 183, *А*); имеются однокамерные (Monothalamia) и многокамерные (Polythalamia) формы. **Heliozoa** (солнечники), в большинстве случаев пелагические[1)], – радиально симметричные пресноводные формы с лучевидными аксоподиями: *Actinophrys* (одноядерный, рис. 183, *В*), *Actinosphaerium* (многоядерный), *Acanthocystis.* **Radiolaria** (радиолярии) – шаровидные или шлемовидные пелагические формы с окруженной органическим материалом центральной капсулой и одним или несколькими концентрическими, в большинстве случаев кремнеземовыми, решетчатыми скелетными шарами (рис. 183, *Б*); особенно часты в планктоне теплых морей; проникают до глубины 5000 м.

Корненожки, считавшиеся ранее древнейшими простейшими, по многим признакам выводятся из жгутиконосцев. Многие их представители имеют жгутиковые расселительные стадии, а у некоторых жгутиконосцев образуются цитоплазматические выросты непостоянной формы. Эти *псевдоподии* (с. 207), служащие для передвижения и захвата пищи, могут быть специфичными для разных групп. У лопастных *лобоподий* амёб, как и в остальной части цитоплазмы, гелеобразная гиалиновая эктоплазма окружает зернистую находящуюся в состоянии золя эндоплазму. Лучевидные *аксоподии* солнечников (рис. 183, *В*) и радиолярий (рис. 183, *Б*), обеспечивающие у пелагических форм парение в воде, имеют центральную ось (аксонему) из продольно расположенных микротрубочек (рис. 184), по которой скользит тонкий слой цитоплазмы, доставляющий, подобно ленточному транспортеру, пищевые частицы к клеточному телу. Тонкие плазматические нити (*филоподии*), иногда

[1)] Часто прикрепленные ножкой к субстрату. – *Прим. ред.*

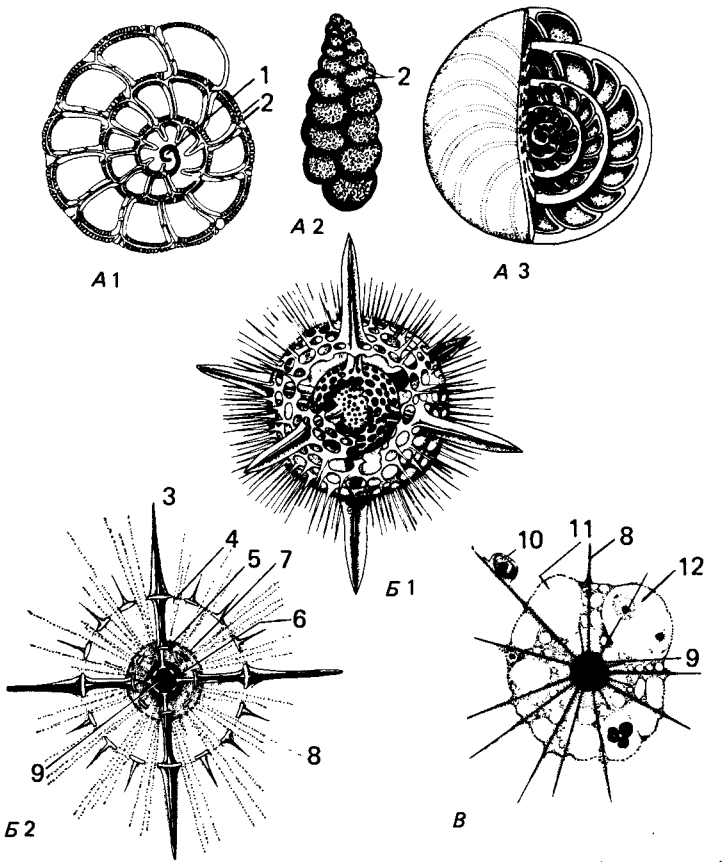


Рис. 183. Корненожки. *А* – фораминиферы: *А1* – *Rotalia beccarii* (продольный разрез); *А2* – *Textularia agglutinans* (вид сверху); *А3* – *Nummulites cummingii* (половина раковинки – в продольном разрезе). *Б* – радиолярия *Hexacontium asteracanthion*: *Б1* – объемное изображение скелета (оба наружных скелетных шара вскрыты); *Б2* – продольный разрез. *В* – солнечник *Actinophrys sol* в продольном разрезе. 1 – зародышевая камера; 2 – поры; 3 – радиальные иглы скелета; 4–6 – решетчатые скелетные шары (4 – наружный; 6 – самый внутренний); 7 – центральная капсула (окружающая внутренние скелетные шары); 8 – аксоподии; 9 – ядро; 10 – пищевая частица, скользящая в цитоплазматической пленке аксоподии; 11 – сократительная вакуоль; 12 – пищеварительная вакуоль (по Kuhn; Rhumbler; Brady; Haeckel)

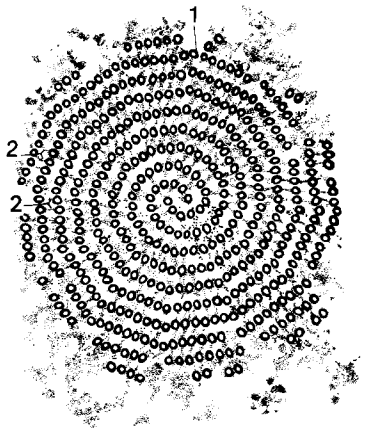


Рис. 184. Электронно-микроскопический срез через аксонему аксоподии солнечника *Actinosphaerium nucleophilum*. Между микротрубочками (1), образующими спирально расположенные ряды, проходят преимущественно в радиальном направлении соединительные структуры (белковые мостики, 2). (по Roth, Pihlaja, Shigenaka)

ветвящиеся и образующие сети (*ретикулоподии*), выходят у фораминифер из пор в стенке раковинок. Видимые в световой микроскоп как единый тяж филоподии представляют собой в электронном микроскопе пучки цитоплазматических нитей, каждая из которых окружена собственной плазмалеммой.

В зернистой эндоплазме морских радиоляций (рис. 183, *Б*) вокруг ядра находится пронизанная парами *центральная капсула,* отсутствующая у внешне похожих на радиолярий пресноводных солнечников (рис. 183, *В*). Внутри этой капсулы и вне ее цитоплазма содержит капли жира, кристаллы и зооксантеллы (симбиотические динофлагелляты). Кроме того, клетки радиолярий имеют скелет в виде шаров, названных Геккелем, составившим крупный атлас этих форм (1899), «природными произведениями искусства». В противоположность этим кремнеземовым скелетам (только группа Acantharia использует для их построения сульфат стронция) фораминиферы образуют известковые раковинки[1]. Разнообразие форм и расположения отдельных *камер,* которые последовательно образуются при росте их клетки (политаламические – многокамерные – формы отличают от филогенетически более древних моноталамических, т. е. однокамерных), приводит к огромному многообразию фораминифер. У многих их представителей в отличие от прочих простейших происходит *гетерофазное чередование поколений* (с. 45) со сменой диплоидных бесполых особей (*агамонты*) гаплоидными, размножающимися половым путем (*гамонты*). Поколения могут различаться строением камер, причем по размерам зародышевой камеры (рис. 183, *А1*) можно распознать *макросферических* гамонтов и *микросферических* агамонтов.

Бóльшая часть фораминифер ползает по морскому дну и только

[1] Имеются фораминиферы с чисто органической раковинкой, органической раковинкой и встроенными минеральными частицами и с кремневой раковинкой. Известны и голые, безраковинные, фораминиферы. – *Прим. перев.*

некоторые (Globigerinidae) парят в толще воды. Эти пелагические виды играли и играют существенную роль в образовании донных осадков в океанах (фораминиферовые известняки). Примерно половину из более 40 000 описанных к настоящему времени видов простейших составляют ископаемые фораминиферы, повсеместно используемые геологами как *руководящие ископаемые.* В третичных отложениях Египта обнаружены виды *Nummulites* (рис. 183, *А3*) размером до 11 см[1]. С другой стороны, третичные мергели острова Барбадос в Карибском море отличаются обилием ископаемых скелетов радиолярий.

В то время как образование сложного скелета радиолярий еще слабо изучено, у остальных раковинных корненожек выявлены некоторые *физические принципы образования домиков.* Так, у раковинных амёб типа *Difflugia* перед делением происходит фагоцитоз панцирей диатомовых водорослей и мелких песчинок. Затем часть цитоплазмы вместе с одним из дочерних ядер выходит в виде капли из материнской раковинки, а фагоцитированные инородные частицы располагаются в еще голой эктоплазме дочерней клетки. *Поверхностное натяжение* обеспечивает размещение этих частиц сплошным слоем. По такому же принципу у других раковинных амёб (например, *Euglypha*) раковинки строятся из шестиугольных кремнеземных пластинок, образуемых цитоплазмой. У многокамерных фораминифер действует закон *постоянства угла наклона.* Выходящая из самой первой камеры капля цитоплазмы всегда принимает форму, определяемую поверхностным натяжением на границе соприкосновения разных сред (материнской раковинки, цитоплазмы, воды). Однородная цитоплазма будет образовывать шар (рис. 183; *А2*). Нарушение этой однородности обусловливает появление камер с разными углами наклона (рис. 183, *А1, А3*). В уплотняющемся органическом веществе клеточной поверхности откладывается $CaCO_3$.

Sporozoa (споровики)

Gregarinida (грегарины) – преимущественно внеклеточные паразиты кольчатых червей и членистоногих: *Monocystis* в семенных пузырьках дождевого червя; *Gregarina* в кишечнике мучного червя (личинки мучного хрущака). **Coccidia** (кокцидии) – в большинстве случаев внутриклеточные паразиты: *Eimeria stiedae,* возбудитель кокцидиоза кроликов. **Haemosporidia** (гемоспоридии) – паразиты крови со сменой позвоночного и беспозвоночного (кровососущего двукрылого насекомого) хозяев: *Plasmodium* (плазмодий), возбудитель малярии, передается комарами *Anopheles* (*P. vivax* – трехдневная малярия; *P. malariae* – четырехдневная малярия; *P. falciparum* – тропическая малярия, рис. 185).

Споровики – исключительно паразитические формы, развивающиеся с *чередованием поколений,* которое может сочетаться со *сменой хозяев.* В противоположность фораминиферам все вегетативные стадии спорови-

[1] Знаменитые египетские пирамиды в основном построены из известняка, образованного этими фораминиферами – нуммулитами. – *Прим. перев.*

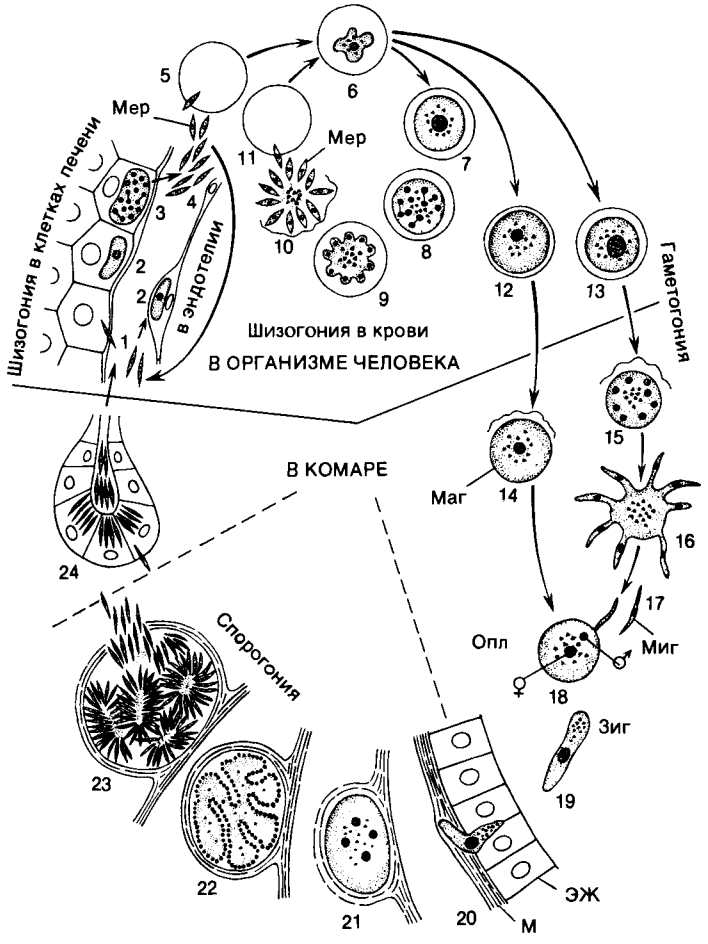


Рис. 185. Цикл развития малярийного плазмодия. Попадающие в кровь при укусе комара *Anopheles* спорозоиты внедряются в клетки печени или эндотелия сосудов (1), вырастают (2) и проходят множественное деление (*шизогония*, эндогистоцитарная стадия, 3). Высвобождающиеся мерозоиты (Мер) могут либо, как спорозоиты, заражать эндотелиальные клетки, либо проникать в эритроциты (5), там вырастать в амебоидную стадию (6–9) и в результате очередного множественного деления (10, шизогония, эндоэритроцитарная стадия) образовывать 10–20 мерозоитов. В разрушающемся эритроците сохраняется остаточное тело, состоящее из продуктов распада гемоглобина. Если все паразиты попали в организм одновременно, их циклы шизогонии протекают синхронно. Попадание в кровь хозяина продуктов распада зараженных клеток приводит к приступу лихорадки каждые три или четыре (трехдневная и четырехдневная малярия) дня. В то время как большая часть мерозоитов начинает новый цикл шизогонии (11),

ков представлены гаплофазой, так как мейоз происходит непосредственно после образования диплоидной зиготы (с. 333). Наряду с чередованием полового и бесполого множественного деления (*гамогонии* и *спорогонии*) у плазмодия и некоторых других споровиков происходит дополнительное обеспечивающее распространение деление, *шизогония*. Зигота, единственая диплоидная стадия споровиков, образующаяся после гамогонии, у многих видов превращается в цисту и в виде «споры» передается следующему хозяину. В таких спорах, которые не следует путать с гаплоидными в большинстве случаев спорами растений, происходит мейоз и образование спорозоитов в результате многочисленных следующих друг за другом делений. У гемоспоридий споры не образуются, и спорозоиты непосредственно попадают в кровяное русло позвоночного от насекомого-переносчика (рис. 185).

Ciliata (инфузории)

У **Holotricha** тело покрыто ресничками полностью: *Paramecium* (туфелька, рис. 186,*А*), *Didinium*. **Spirotricha** отличаются околоротовой зоной мембранелл, на вентральной стороне часто несут цирры: *Stentor* (трубач), *Spirostomum, Euplotes, Stylonychia* (рис. 186,*Б*). Имеющие прочную кутикулу и причудливые выросты на заднем конце **Entodiniomorpha** (*Entodinium, Ophryoscolex*) живут как симбионты в рубце жвачных (с. 172, рис. 85,*Б*). **Peritricha** – в большинстве случаев прикрепленные формы с расширенным в дисковидный перистом передним концом: *Vorticella* (сувойка, рис. 186,*В*), *Carchesium* (рис. 186,*Г*), *Zoothamnium*. **Suctoria** (сосущие инфузории) – сидячие формы, захватывающие пищу не с помощью цитостома, а специальными сосательными щупальцами; реснички присутствуют здесь только у расселительных стадий (бродяжек): *Ephelota*.

Инфузории считаются самыми высокоразвитыми и обладающими самым большим количеством цитоплазматических дифференцировок простейшими. Несмотря на оба характерных признака – наличие *ресничек* (с. 209) и *ядерный диморфизм* (с. 105, рис. 56), – они не занимают

некоторые из них образуют половые формы (*гаметогония*), дифференцирующиеся в женском (12, макрогаметоцит) или мужском (13, микрогаметоцит) направлении. После попадания в желудок комара эти формы развиваются соответственно в одну макрогамету (14, Маг) или восемь микрогамет (15, 16, Миг). Возникающая в результате оплодотворения (18, Опл) зигота (19, Зиг) вытягивается и, превратившись в «ookинету», проходит через эпителий желудка (20, ЭЖ) в окружающий пищеварительный тракт слой мускулатуры (М). Инцистирование, мейоз и множественные деления ядра (21, 22) приводят к образованию многоядерной (1000–10 000 ядер) плазматической массы, от которой отпочковываются спорозоиты (23, *спорогония*). Спорозоиты, являющиеся инфекционной стадией, через гемолимфу комара попадают в слюнные железы (24). ———— разграничение стадий, протекающих у разных хозяев; - - - - разграничение стадий в теле комара: в просвете желудка (14–19), в стенке желудка (20–23), в слюнных железах (24)

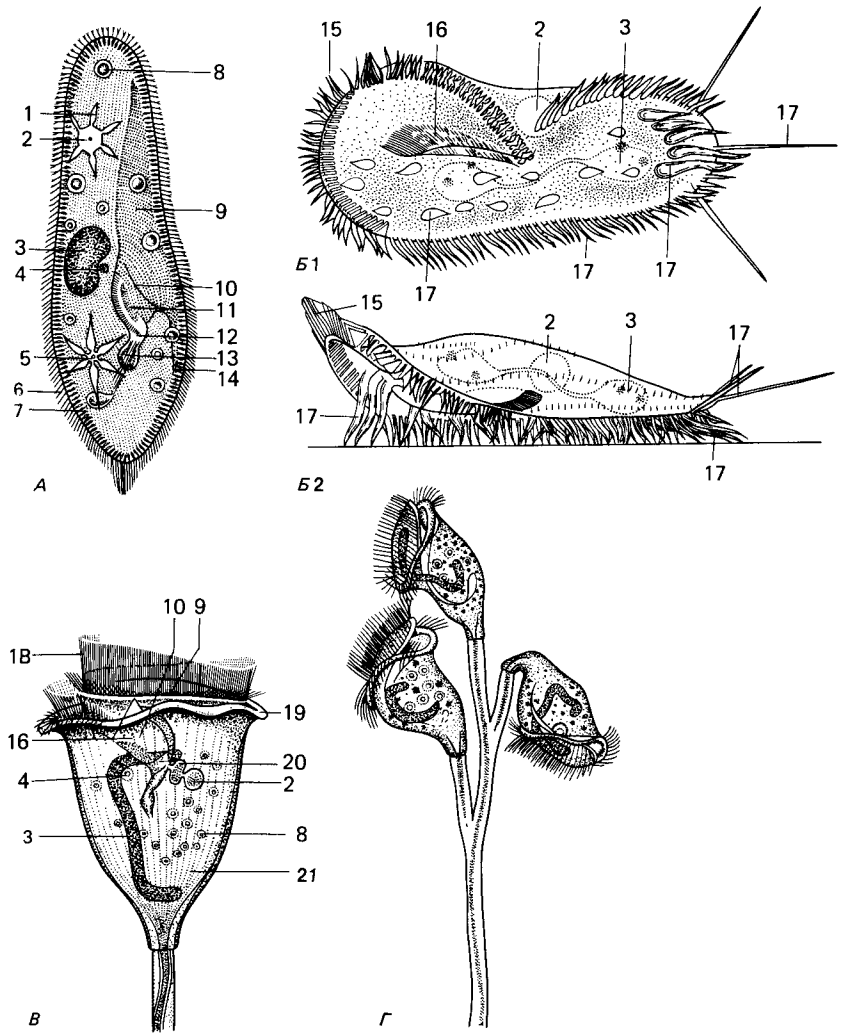


Рис. 186. Инфузории: *А – Paramecium caudatum*; *Б – Stylonychia mytilus*, вид с вентральной стороны (*Б1*) и сбоку (*Б2*); *В – Vorticella nebulifera*; *Г – Carchesium polypinum*. 1 – приводящие каналы (собирательные каналы эндоплазматической дренажной системы, опорожняющиеся в сократительную вакуоль); 2 – сократительная вакуоль; 3 – макронуклеус; 4 – микронуклеус; 5 – экскреторная пора; 6 – реснички; 7 – трихоцисты; 8 – пищеварительная вакуоль; 9 – перистом (околоротовое поле); 10 – вестибулюм (ротовая воронка); 11 – цитостом (клеточный рот); 12 – цитофаринкс; 13 – пищеварительная вакуоль, отделяющаяся от внутреннего конца цитофаринкса («захватывающая вакуоль»); 14 – цитопиг (клеточный анус); 15 – адоральная (околоротовая) зона мембранелл; 16 – ундулирующая мембрана; 17 – цирры; 18 – адоральная ресничная спираль; 19 – губа перистома; 20 – выводной проток (резервуар) сократительной вакуоли, впадающий в вестибулюм; 21 – мионемы (по Renner; Machemer; Bütschli; Stein)

изолированного положения среди простейших. Во-первых, реснички выводятся из жгутиков в результате укорочения и упрощения характера биения. Покрытых равномерным ресничным покровом паразитических Opalinida, которых из-за отсутствия ядерного диморфизма раньше выделяли в исходную для инфузорий группу Protociliata, сейчас, например, относят к жгутиконосцам. Во-вторых, ядерный полиморфизм встречается и у так называемых гетерокариотных фораминифер. Поэтому характерным для инфузорий признаком можно считать скорее *конъюгацию* (рис. 57, *А–З*). Из-за ядерного диморфизма инфузорий лишь условно относят к «одноклеточным», так как высокополиплоидный макронуклеус[1)] можно рассматривать как результат соматической дифференцировки (с. 333). Кроме того, известны виды с несколькими микронуклеусами (рис. 57), а у трубача (*Stentor*) умножены и макронуклеусы, причем отдельные ядра четковидно соединены друг с другом. У инфузорий фенотип особи определяется генами макронуклеуса, т. е. ядерный дуализм отчасти аналогичен дифференцировке на половые клетки и соматическую часть у многоклеточных.

Для захвата пищи у инфузорий служит *цитостом* – специальное отверстие в упругом наружном слое эктоплазмы (*пелликуле*). Непереваренные остатки выводятся через клеточный анус (*цитопиг*), а избыточная вода – с помощью *сократительных вакуолей*, осморегуляторных органелл (с. 164), встречающихся прежде всего у пресноводных форм. Эндоплазматическая сеть вблизи сократительной вакуоли преобразована в специальную дренажную систему (спонгиом), по которой жидкость поступает в приводящие каналы, а оттуда в саму вакуоль. При ритмичном чередовании наполнения и опорожнения вакуоли между спонгиомом и приводящими каналами быстро устанавливаются и рвутся мембранные контакты. Пища подгоняется к цитостому ресничками или специализированными *мембранеллами* (*Stylonychia*, рис. 186,*Б*), в каждой из которых два-три ряда ресничек соединены как своими базальными тельцами, так и наружными частями[2)]. *Цирры* (пучковидные ресничные комплексы) служат дополнительными локомоторными органеллами (координация работы ресничек – см. с. 211). У кругоресничных инфузорий (Peritricha) в стебельках имеются сократимые пучки

[1)] Строение макронуклеуса инфузорий сложнее. После конъюгации новый макронуклеус развивается из диплоидного зачатка, причем бóльшая часть хромосом элиминируется, а от оставшихся сохраняются только небольшие фрагменты ДНК длиной 0,5–2,2 мкм, представляющие собой, по всей вероятности, отдельные гены. Эти фрагменты повторяются много тысяч раз, так что общее количество ДНК в макронуклеусе в десятки и сотни раз больше, чем в микроиуклеусе, но качественно макронуклеус беднее: в нем сохраняется всего 1,6% генома микроиуклеуса. Таким образом, макронуклеус – это «мешок, набитый отдельными генами». – *Прим. ред.*

[2)] По последним данным, реснички в составе мембранелл не соединены между собой, а лишь тесно сближены. – *Прим. ред.*

фибрилл – *мионемы* (см. рис. 186,*В*). Особый способ захвата пищи в виде специализированного фагоцитоза возник у сосущих инфузорий. Своими *сосательными щупальцами* они прикрепляются к добыче и как бы высасывают ее цитоплазму через канал, образуемый внутри щупальца микротрубочками. Органеллами прикрепления и защиты у многих инфузорий служат палочковидные *трихоцисты* (см. рис. 186,*А*), располагающиеся напосредственно под пелликулой и выбрасывающиеся при химическом или механическом раздражении. При этом трихоциста, на конце которой располагается стилетовидный наконечник, удлиняется в 10 раз, достигая 20–30 мкм. Образование новых трихоцист вместо выстреливших происходит в цитоплазматических пузырьках.

Некоторые инфузории (например, виды *Paramecium* и *Stentor*) живут в *симбиозе* с водорослями (зоохлореллами). Это повышает их экологическую валентность, так как они получают от автотрофных симбионтов продукты ассимиляции и кислород. В противоположность «незеленым» видам эти формы обладают положительным фототаксисом.

В экосистемах морей и пресных вод инфузории играют существенную роль, поедая бактерий, водоросли, жгутиконосцев и детрит. Разлагая органические соединения, образующие их пищу, инфузории способствуют *минерализации* воды. С другой стороны, мальки рыб часто держатся в местах скоплений инфузорий.

Metazoa (многоклеточные)

Возникновение многоклеточных организмов из одноклеточных так же трудно подтвердить нахождением ископаемых остатков, как и связь между отдельными их типами (с. 474). Хотя уже у простейших часто наблюдаются предпосылки к многоклеточности (с. 333), у них еще нет разделения на разные типы соматических клеток. Дифференцировка *соматических клеток* с образованием тканей (*гистогенез*) может, таким образом, считаться основным признаком многоклеточных. Их онтогенез включает дробление, гаструляцию (с. 115) и образование зародышевых листков (с. 118). При всем разнообразии типов гаструляции и возникающих при этом гаструл после образования двух- или трехслойного зародыша у всех групп многоклеточных прослеживаются сопоставимые тенденции развития (установление определенного типа симметрии и проспективного значения зародышевых листков).

Архитектуру тела многоклеточных легче всего понять, если рассмотреть связь *зародышевых листков* и их производных с полостями тела (рис. 187). После дробления (с. 111) при многих типах развития формируется *бластоцель*. После образования гастральной полости (первичной кишки, или *архентерона*) бластоцель, представляющий собой *первичную полость тела*, сильно редуцируется и у взрослых животных может в конце концов вообще не выявляться. У примитивных многоклеточных (кишечнополостных, плоских червей, рис. 187,*А*) мезенхиматозная ткань полностью заполняет пространство между производными

эктодермы и энтодермы. В результате у этих форм пищеварительный тракт, развивающийся в онтогенезе из гастральной полости, является единственной полостью тела, сообщающейся с внешней средой единственным отверстием. У более высокоразвитых многоклеточных отверстие гастральной полости (первичный рот, или *бластопор*) развивается либо в дефинитивный рот (у первичноротых), либо в анус (у вторичноротых). Второе отверстие сквозного пищеварительного тракта возникает позже (с. 118, рис. 63).

Если мезодермальные группы клеток не до конца заполняют пространство между эктодермальными и энтодермальными образованиями, первичная полость тела сохраняется и у взрослых животных и может даже определять форму тела (круглые черви[1], рис. 187,*Б*). У всех высших многоклеточных первичная полость тела почти целиком или полностью вытесняется в результате развития выстланной мезодермальным эпителием вторичной полости тела, *целома* (рис. 187,*В*). Независимо от способа его образования (с. 125) целом у высших многоклеточных становится полостью, имеющей решающее функционально-морфологическое значение. Во всяком случае нельзя понять развития всего двигательного аппарата первичноротых и вторичноротых, не учитывая роли целома в образовании *гидроскелета* (с. 221).

Попытка реконструировать *эволюцию* отдельных типов многоклеточных на основе особенностей их эмбриогенеза и архитектоники сталкивается со значительными трудностями. Если строго следовать *биогенетическому закону* (с. 470), онтогенез является рекапитуляцией филогенеза, и предком всех многоклеточных следует считать гаструлоподобную форму. Исходя из подобной гипотетической «гастреи», построил свои филогенетические рассуждения Геккель (1834–1919). В результате прикрепления пелагической гастреи анимальным (аборальным) полюсом к субстрату возникает тип кишечнополостных, который всеми современными сторонниками *теории гастреи* помещается в основание системы многоклеточных. Как и у многих современных типов (с. 125), целом в филогенезе, по-видимому, возникает из боковых выпячиваний гастральной полости кишечнополостных.

Трудности, с которыми сталкивается эта красивая теория, ярко демонстрируют, какая дилемма встает перед эволюционистами, опирающимися только на сравнительно-эмбриологические и анатомические данные. У современных кишечнополостных отсутствует инвагинационная гаструла[2], а широко распространенная у них соединительная ткань[3] не выводится онтогенетически из эпителия первичной кишки, происходя

---

[1] Полость тела круглых червей возникает вторично за счет расхождения слоев, плотно прилежащих друг к другу у эмбриона, и, таким образом, не связана с бластоцелем. – *Прим. ред.*

[2] Инвагинационная гаструла имеется у коралловых полипов. – *Прим. ред.*

[3] По-видимому, речь идет о мезоглее, т. е. студенистом веществе между экто- и энтодермой, заселенном редкими клетками. – *Прим. ред.*

скорее из эмбриональной эктодермы. К тому же теория гастреи должна постулировать, что не имеющие целома первичноротые (плоские и круглые черви) утратили его вторично.

В последнее время активно развиваются другие представления, согласно которым развитие многоклеточных идет от многоядерных инфузорий через бесцеломных «паренхиматозных» турбеллярий (плоские черви). Кишечнополостные в этом случае должны рассматриваться как производные, перешедшие к сидячему образу жизни, формы. Один из вариантов этой теории считает предком многоклеточных животное, напоминающее двухслойную ресничную *планулу*, личинку кишечнополостных, которая связывает инфузорий с плоскими червями[1].

При таких умозрительных построениях важно иметь в виду два момента: *во-первых*, все современные, даже предположительно очень примитивные, формы могут рассматриваться лишь как модели, а не как истинные представители промежуточных филогенетических стадий; *во-вторых*, на процессы онтогенеза также действует давление отбора, и они приобретают адаптивные особенности, не являющиеся рекапитуляцией филогенеза (с. 470). Поэтому главное внимание следует уделять признакам, связанным с основными особенностями архитектоники многоклеточных и мало подтвержденным адаптивным изменениям. К этим признакам относятся оси, симметрия тела и способы образования целома. Так как у кишечнополостных первичная эмбриональная ось, проходящая от вегетативного полюса (бластопора, или рта и ануса) к анимальному, становится осью тела, именно они ближе всего к исходной группе многоклеточных. У всех остальных двусторонне симметричных (Bilateria) форм ось тела (переднезадняя ось) отклоняется от закладывающейся в яйцеклетке анимально-вегетативной оси.

В основание системы многоклеточных в большинстве случаев ставят Mesozoa (с. 331). Однако эта насчитывающая всего 50 видов чисто паразитическая группа с ее двухслойными ресничными (но не похожими на планулу) формами до сих пор является скорее загадкой для систематиков, чем самостоятельным типом животных. Выделяемые в особую группу Parazoa губки (Porifera) отличаются от остальных многоклеточных (Eumetazoa) тем, что ни зародышевые листки, ни полости тела взрослых животных не гомологичны у них соответствующим образованиям всех прочих Metazoa (с. 349). Кроме того, у губок еще отсутствуют важнейшие системы органов (например, нервная система)[2].

[1] Одной из наиболее вероятных гипотез происхождения многоклеточных является теория фагоцителлы И. И. Мечникова, согласно которой многоклеточные возникли из колониальных жгутиконосцев, способных к фагоцитозу, причем первичная дифференцировка клеток колонии состояла в разделении на наружные двигательные (кинобласт) и внутренние амебоидные, занимающиеся фагоцитозом (фагоцитобласт). – *Прим. ред.*

[2] Особую группу составляют и Placozoa, к которым принадлежит *Trichoplax* – существо в виде тонкой пластинки из двух слоев жгутиковых клеток, между которыми залегают отростчатые клетки. Рот, кишечник, нервная система и мускулатура отсутствуют. – *Прим. ред.*

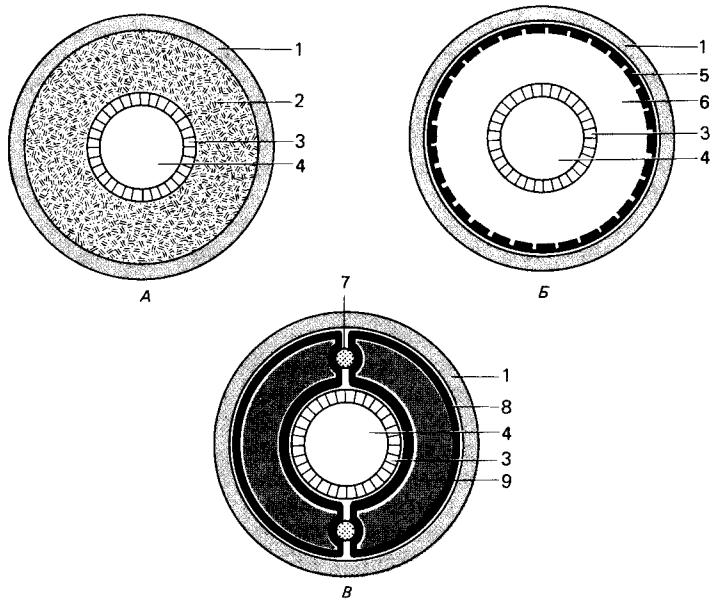


Рис. 187. Схемы поперечных разрезов через тело плоского (*А*), круглого (*Б*) и кольчатого (*В*) червей. Показаны основные архитектонические связи между полостями тела и производными зародышевых листков. Гомологичные структуры обозначены одинаково. 1 – эктодерма; 2 – мезенхиматозная ткань, заполняющая пространство между органами («паренхима»); 3 – энтодерма; 4 – просвет кишечника (производное первичной кишки); 5, 8 – мезодерма: 5 – продольная мускулатура; 8 – ограничивающий целом эндотелий (целотелий, целомический эпителий); 6 – первичная полость тела; 7 – просвет кровеносных сосудов (гомологичен 6); 9 – целом (вторичная полость тела)

По особенностям симметрии и наличию истинного целома среди Eumetazoa выделяют Radiata, т. е. радиально симметричных (кишечнополостные), и Bilateria, т. е. двусторонне симметричных (первично- и вторичноротые). Так как, согласно господствующему в настоящее время мнению (с. 346), и у нецеломических Bilateria целом вторично редуцировался, понятия двусторонне симметричные и Coelomata (целомические) часто употребляются как синонимы[1].

Porifera (губки)

Calcispongia (известковые губки): *Sycon;* **Silicospongia** (кремневые губки): *Euplectella* (кубковые губки), *Cliona* (сверлящие губки); **Cornacuspongia**

[1] Точка зрения на нецеломических Bilateria как на упрощенные формы, вторично лишенные целома, далеко не общепринята и распространена главным образом среди немецких зоологов. – *Прим. ред.*

(кремнероговые губки): *Euspongia* (туалетная губка), *Hippospongia* (конская губка), *Spongilla* и *Ephydatia* (пресноводные губки, или бадяги).

Из-за своего сидячего образа жизни, относительно недифференцированного тела и неподвижности губки были признаны животными только в 1825 г. Эти обитающие в основном в море формы четко отличаются от всех остальных многоклеточных отсутствием нервной системы, органов чувств и специализированных мышечных клеток. Комковатые, кустовидные или корковые, они обычно образуют колонии, отдельные особи которых анатомически едва ли можно отграничить друг от друга. Все тело губки построено из массивной соединительной ткани (*мезенхимы*[1]), пронизанной *системой каналов*, начинающихся на поверхности многочисленными мелкими порами, ведущих в более крупные полости или специальные жгутиковые камеры и в конце концов снова открывающихся наружу выводным отверстием (*оскулюмом*) (рис. 188). Только оскулюмы позволяют судить о числе особей в колониях губок.

В мезенхиме находятся различные типы клеток, сохраняющих амебоидную подвижность, которые могут из своего недифференцированного состояния превращаться в другие клеточные типы. Здесь различают *археоциты*, способные давать начало всем другим клеткам; *амебоциты*, выполняющие фагоцитарную функцию; *склеробласты*, выделяющие скелетные иглы и вместе с ветвящимися и, возможно, сократимыми *колленцитами* образующие своего рода «арматуру» мезенхимы; *пинакоциты*, выстилающие каналы наподобие эпителия; *половые клетки*, диффузно (т.е. не в гонадах) разбросанные в мезенхиме. Особый тип клеток представляют *хоаноциты* (воротничковые жгутиковые клетки), которые, как и воротничковые жгутиконосцы из простейших (с. 336), захватывают пищу с помощью цитоплазматического воротничка, образованного микротрубочками (ср. рис. 188, *А1*).

Самая простая по строению губка (*асконоидного* типа: *Leucosolenia*, рис. 188,*А*) представляет собой пронизанный порами мешок с оскулюмом. У губок *сиконоидного* типа (рис. 188,*Б*) в стенках центральной (парагастральной) полости образуются радиальные впячивания, стенки которых выстланы хоаноцитами. Однако у большинства губок (*лейконоидный* тип) жгутиковые камеры не прямо открываются в парагастральную полость, а связаны с ней системой ветвящихся каналов; при этом камеры могут располагаться в несколько слоев, тем самым значительно увеличивая объем тела губки (рис. 188,*В*).

Пища, подгоняемая хоаноцитами, поглощается либо ими самими, либо амебоцитами и распределяется последними по телу губки. *Известковые* или *кремневые иглы*, секретируемые склеробластами (кремневые могут быть склеены у кремнероговых губок белком *спонгином* или даже совсем редуцироваться, например у *Euspongia*), препятствуют спаданию тела губки и таким образом увеличивают пронизанную порами всасывающую поверхность. Будучи мощными фильтраторами

[1] Правильнее – мезоглеи. – *Прим. ред.*

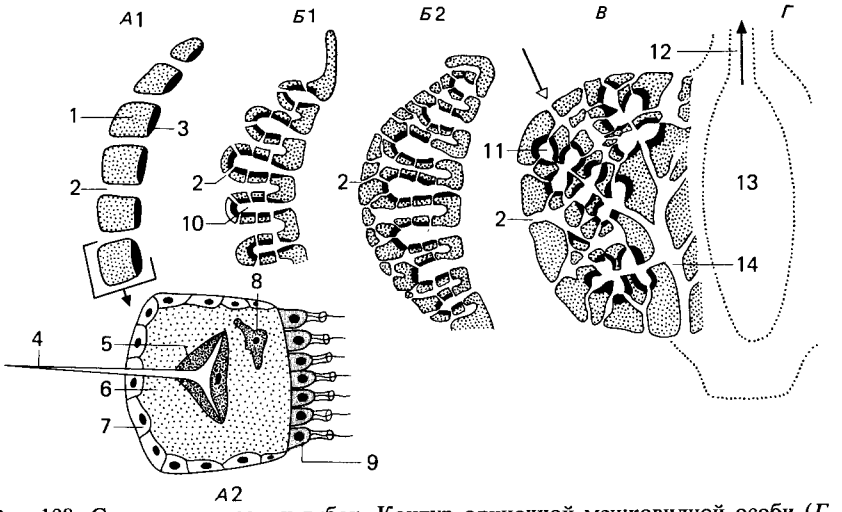


Рис. 188. Схема организации губок. Контур одиночной мешковидной особи (*Г*, пунктир) и схематизированные разрезы через стенку губок асконоидного (*А*), сиконоидного (*Б*) и лейконоидного (*В*) типов. Черным показан парагастральный листок (3) с хоаноцитами. Белая стрелка – входные, черная стрелка – выходное отверстия для воды. 1 – покровный листок; 2 – поры; 3 – парагастральный листок; 5 – склеробласт с секретированной иглой (4 – спикула); 6 – межклеточное вещество; 7 – пинакоциты; 8 – амебоцит; 9 – хоаноцит; 10 – радиальный карман (сиконоидный тип); 11 – жгутиковая камера (лейконоидный тип); 12 – оскулюм; 13 – парагастральная полость; 14 – выводной канал (по Hyman)

(одна губка длиной 10 и диаметром 4 см может за сутки пропустить через себя 80 л воды) и массовыми обитателями дна, эти животные являются существенным компонентом морских пищевых цепей.

Личиночное развитие усложнено своеобразным выворачиванием бластулы (сходный процесс известен у колониальных жгутиконосцев *Volvox*), а *гастральный* и *покровный листки* (рис. 188,*А*) взрослой губки можно гомологизировать соответственно с экто- и энтодермой остальных многоклеточных[1]. Помимо полового размножения имеются бесполые расселительные стадии – *геммулы*. Они представлены комковидными скоплениями тотипотентных археоцитов, окруженными сложным сферическим скелетом из игл. Как и в других группах животных (ср. статобласты у мшанок, с. 372), такие покоящиеся стадии, переживающие холодные и сухие сезоны, имеются преимущественно у пресноводных форм. В море пелагические личинки могут существовать круглый год (с. 312).

[1] Слой хоаноцитов происходит из покровов личинки, а амебоциты и археоциты возникают из ее внутренних клеток. Таким образом, имеет место извращение зародышевых листков. – *Прим. ред.*

Coelenterata (кишечнополостные)

1. **Cnidaria** (стрекающие). **Hydrozoa** (гидроидные): *Hydra* (пресноводная гидра, рис. 189); морские формы: *Tubularia, Obelia* – колониальные, *Millepora* огненный коралл), *Physalia, Velella*[1] – сифонофоры (Siphonophora, рис. 195). **Scyphozoa** (сцифомедузы, или сцифоидные, рис. 190, 191, *Б*): *Chrysaora* (компасная медуза), *Aurelia* (морское блюдце). **Anthozoa** (коралловые полипы): *Actinia* (актинии, рис. 191, *А, Б2*) – одиночные формы; *Corallium* (благородный коралл) – колониальные.

2. **Ctenophora** (гребневики, рис. 194): *Pleurobrachia, Beroe* (обитают и в Северном море).

У многих кишечнополостных известны два поколения: *полипы* и *медузы*. У тех и других имеется центральная гастральная полость, выстланная энтодермой. По теории гастреи (с. 345) предковый «полип» выводится из прикрепленной к субстрату гаструлы.

Мешковидные *полипы* (рис. 189) прикрепляются к субстрату своей подошвой. На апикальном полюсе под ротовым диском (*перистомом*) обычно находятся *щупальца* либо полые изнутри (т. е. в них заходит гастральная полость), либо заполненные энтодермальными клетками в состоянии тургора. Гастральная полость полипов либо нерасчлененная (Hydrozoa), либо разделена четырьмя (Scyphozoa), шестью, восемью и

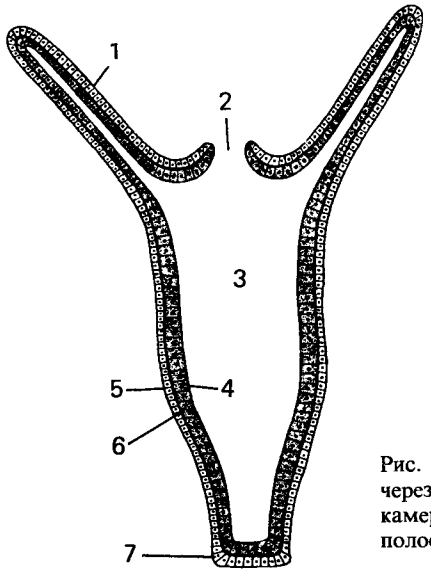


Рис. 189. Схематический продольный разрез через гидроидный полип, не разделенный на камеры: 1 – щупальце; 2 – рот; 3 – гастральная полость; 4 – энтодерма; 5 – эктодерма; 6 – опорная пластинка; 7 – подошва

[1] В настоящее время *Velella* относят не к сифонофорам, а включают в группу Chondrophora. – *Прим. перев.*

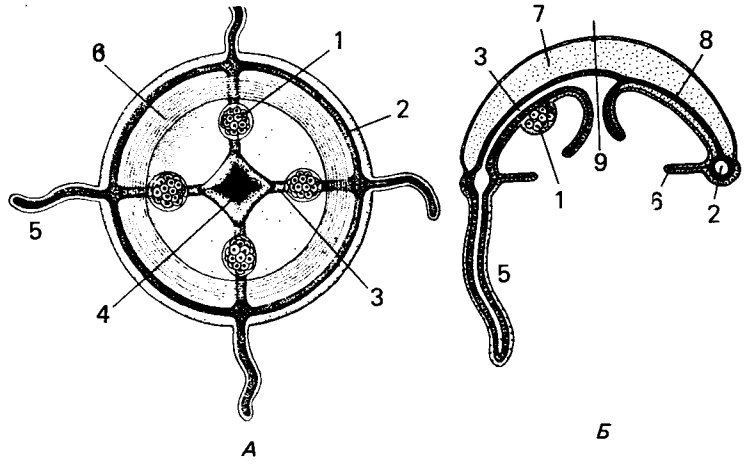


Рис. 190. Схема сцифомедузы. *А* – вид с ротовой стороны, *Б* – разрез по главной оси тела; слева – через радиус, справа – интеррадиально. 1 – половые клетки; 2 – кольцевой канал; 3 – радиальный канал; 4 – рот; 5 – щупальце; 6 – велюм; 7 – студенистое вещество зонтика (мезоглея); 8 – энтодермальная пластинка; 9 – главная

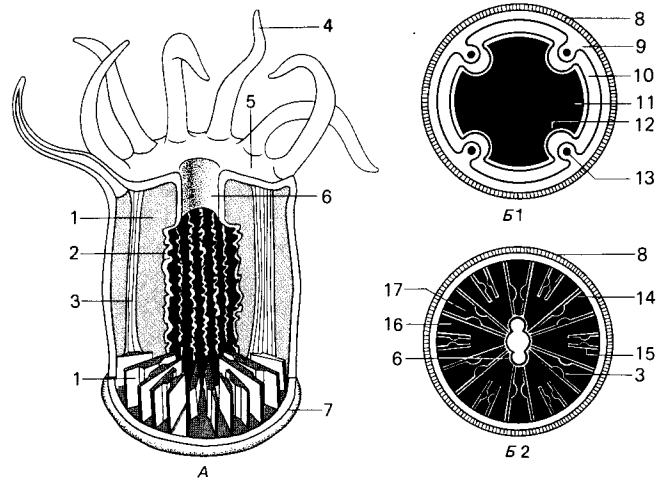


Рис. 191. *А* – Схема организации многокамерного кораллового полипа. *Б* – схематический поперечный разрез полипов с разделенной на камеры гастральной полостью: *Б1* – сцифоидные; *Б2* – кораллы; ср. *А*, гастральная полость показана черным. 1 – мезентерий; 2 – мезентериальная нить; 3 – продольные мышцы («мышечные валики»); 4 – щупальце; 5 – перистом (ротовой диск); 6 – глотка; 7 – подошва; 8 – эктодерма; 9 – опорная пластинка; 10 – энтодерма; 11 – гастральный карман; 12 – гастральная септа; 13 – септальная мышца; 14 – протомезентерий (соединенный с глоткой); 15 – метамезентерий (не связанный с глоткой); 16 – промежуточная камера (ограниченная внешними сторонами мезентериев); 17 – внутренняя камера (ограниченная внутренними мышечными сторонами мезентериев) (по Kaestner; Hatschek)

т. д. (до 100) (Anthozoa) выступающими внутрь радиальными септами (*мезентериями*, рис. 191,*Б*). Свободный обращенный к центру полипа край этих септ у кораллов складчатый и несет секреторные и всасывающие клетки (мезентериальные нити). На радиальных поверхностях мезентериев располагаются мощные энтодермальные мышечные тяжи, с помощью которых весь полип может сокращаться в продольном направлении. Вместо простого перистома гидроидных у кораллов развита эктодермальная *глотка*, срастающаяся с верхними краями мезентериев (рис. 191,*А*). *Медузу* (рис. 190) можно представить в виде полипа, сплющенного по анимально-вегетативной оси; при этом ротовой диск окажется на вогнутой нижней стороне зонтика. По краю зонтика со щупальцами проходит изнутри наподобие диагфрагмы сократимая эктодермальная складка (парус, или *велюм*). В отличие от полипов медузы имеют *поперечнополосатую мускулатуру*. У полипов и у медуз между уже хорошо дифференцированными эпителиальными листками (эктодермой и энтодермой) располагается неклеточная *опорная пластинка* или слабо дифференцированная мезоглея. В отличие от мезодермы всех высших многоклеточных мезоглея не закладывается как отдельный зародышевый листок и не участвует в образовании мускулатуры. У гребневиков она богаче клетками и пронизана соединительнотканными и мышечными тяжами. У медуз мощно развитая мезоглея настолько потеснила гастральную полость, что от нее осталась только центральная желудочная камера, кольцевой и радиальные каналы. Гастральная полость открывается наружу, проходя через колоколовидный ротовой хоботок, или «рукоятку» (*манубрий*).

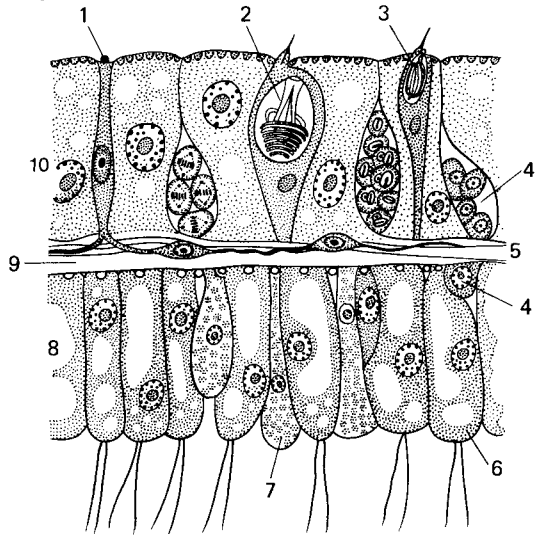


Рис. 192. Фрагмент стенки тела гидры: 1 – сенсорная клетка; 2, 3 – стрекательные клетки с разными типами капсул (ср. рис. 193); 4 – интерстициальные клетки; 5 – нервная клетка; 6 – пищеварительно-мышечная клетка; 7 – железистая клетка; 8 – энтодерма; 9 – опорная пластинка; 10 – эктодерма

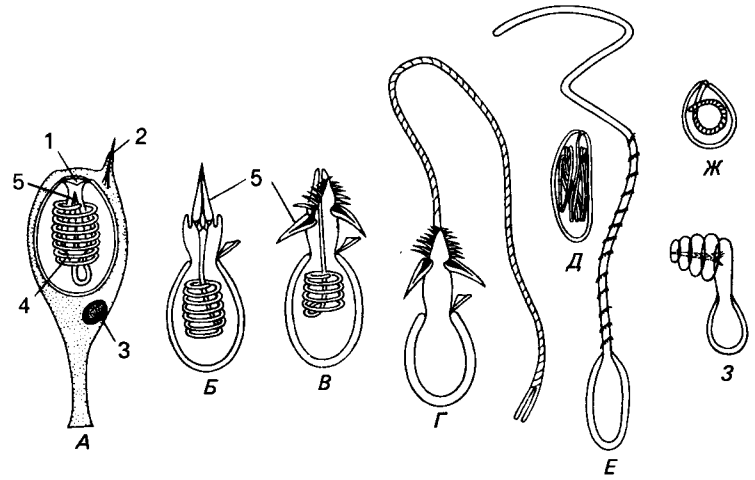


Рис. 193. Стрекательные клетки и выстреливание стрекательных капсул. *А–Г* – стилетная капсула (пенетранта): *А* – покоящаяся капсула, готовая к выстреливанию: 1 – крышечка стрекательной капсулы; на расширенном основании стрекательной нити (4) находятся мощные щетинки, прижатые к вставленным друг к другу стилетам (5); *?* – книдоциль; 3 – ядро стрекательной клетки. *Б–Г* – последовательные стадии выстреливания капсулы: *Б* – крышечка откинута, основание нити вывернуто наружу, в результате чего вперед выдвинут стилетный аппарат; *В* – стилеты расходятся, расширяя рану в мягкой ткани; *Г* – выброшен конец стрекательной нити. *Д, Е* – клейкие капсулы (глютинанты); *Ж, З* – опутывающие капсулы (вольвенты)

Помимо хорошо дифференцированного эпителия о более высоком уровне развития кишечнополостных по сравнению с губками свидетельствуют еще прежде всего две особенности: обособление *нервной системы*, представленной главным образом экто- и энтодермальным плексусом (сплетением) мультиполярных нейронов между эпителиальными клетками (рис. 120, 192, с. 231), и появление мышечных волокон в отростках экто- и энтодермальных эпителиальных клеток (*эпителиально-мышечные клетки*, рис.192). Кроме того, характерной чертой стрекающих являются высокоспециализированные клеточные органеллы – стрекательные капсулы (*книды*, или *нематоцисты*), возникающие в особых клетках (*книдобластах*) и считающиеся одними из самых сложных органелл у животных.

Стилетные капсулы (*пенетранты*, рис. 193, *А–Г*) относятся по крайней мере частично к независимым эффекторам. Отросток стрекательной клетки, *книдоциль*, служит механорецептором, прикосновение к которому вызывает «выстреливание» капсулы. Однако и независимый эффектор должен функционировать в соответствии с поведением всего

организма, поэтому координация работы капсул обеспечивается *порогом «выстреливания»*, зависящим от физиологического состояния животного (например, при действии мясного экстракта или глутатиона этот порог понижается). При раздражении книдоциля капсула раскрывается на своем дистальном полюсе (откидывается крышка) и свернутая внутри нее *стрекательная нить* раскручивается наружу. В процессе выстреливания длительностью всего 3–5 мс стрекательная нить вместе со стилетами в своем основании вонзается в тело жертвы. При этом может пробиваться насквозь кутикулярный панцирь мелких ракообразных (*Daphnia*); одновременно в рану через канал нити изливается парализующий ядовитый секрет. В эктодермальном эпителии часто встречаются также *клейкие* и *«опутывающие» капсулы* (рис. 193, *Д*–*З*), образующие вместе с пенетрантами стрекательные батареи. В отличие от пенетрант в этих капсулах нет ядовитого секрета.

В противоположность губкам (с. 347) у кишечнополостных происходит настоящая *дифференцировка тканей* за счет тесного объединения эпителиально-мышечных и железистых клеток (рис. 192). В энтодерме первые являются фактически «пищеварительно-мышечными» и участвуют в поглощении пищи. Мелкие *интерстициальные клетки* (I-*клетки*), часто наблюдающиеся у основания эпителиально-мышечных, могут образовывать все прочие типы клеток и в этом отношении соответствуют археоцитам губок. Больше всего их в зоне роста полипа, т. е. в его дистальной трети (под зоной щупалец), где эти клетки постоянно делятся. Ближе к основанию тела или в области щупальцевого венчика они дифференцируются в разные клеточные типы обоих эпителиальных листков.

Таким способом у гидры примерно за три недели все клетки заменяются новыми. Поскольку наличие тоти- или мультипотентных клеток часто связано с хорошо выраженной *способностью к регенерации* животного в целом, эту известную особенность кишечнополостных уже давно объясняли делением I-клеток. Если разрезать тело гидры на 200 кусочков по 0,2 мм, каждый из них разовьется в нормальный полип. Гидры с I-клетками, инактивированными облучением, быстро погибают, поскольку старые клетки у них больше не заменяются новыми. Однако, если облученному полипу пересадить мелкие кусочки ткани с I-клетками, он останется жить.

Полип и медуза у гидроидных и сцифоидных сменяют друг друга в ходе *чередования поколений*, отсутствующего у кораллов, которые не образуют медуз. Полипы сцифоидных отделяют медуз путем периодически наступающего множественного поперечного давления (*стробиляции*). Медузы являются половым поколением и образуют гонады. Возникающая из оплодотворенного яйца личинки покрытая ресничками *планула* – или уже несущая щупальца *актинула* – прикрепляется к субстрату и вырастает в нового полипа. У многих форм медузы не отделяются от полипа, т. е. не образуют свободноплавающего поколения, а превращаются в сидячие *гонофоры*. Часто эта зачаточная половая

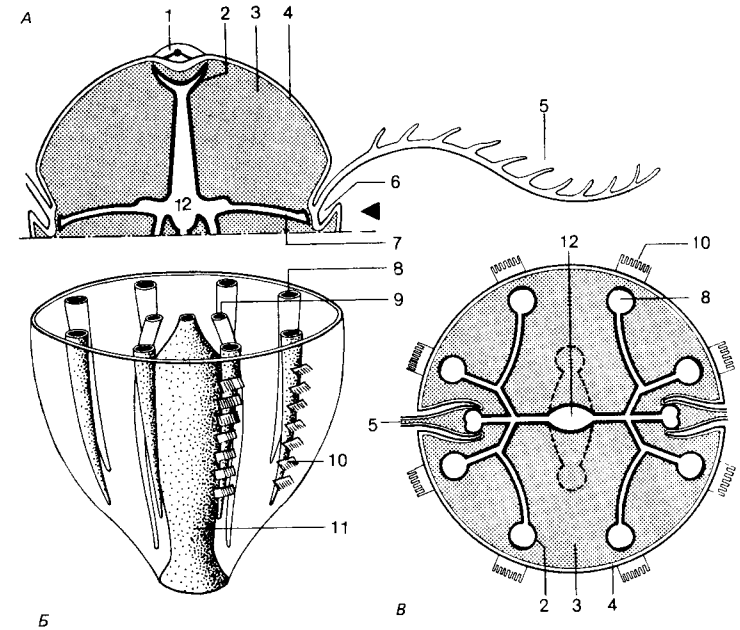


Рис. 194. Гребневики. Продольный (*А*), поперечный (*В*) разрезы и трехмерное изображение системы каналов (*Б*). Продольный разрез проходит в плоскости щупалец, а поперечный – на уровне, указанном стрелкой на рис. *А*. 1 – статоцист; 2 – энтодерма; 3 – мезоглея; 4 – эктодерма; 5 – щупальце; 6 – щупальцевый карман; 7 – радиальный канал; 8 – меридиональный канал; 9 – глоточный канал; 10 – гребные пластинки (мембранеллы); 11 – глотка (на рис. *В* ее контур показан прерывистой линией); 12 – центральный желудок (по Hertwig; Kükenthal-Matthes)

стадия еще представляет собой сильно редуцированного медузоида, однако у пресноводной гидры от медузоидов остаются только гонады[1)], и полип здесь становится половым поколением.

Вопрос о том, является ли полип филогенетически исходной формой кишечнополостных или возник вторично как вставочная ранняя стадия развития, еще не решен. Теория гастреи (с. 345) стоит на первой точке зрения и считает гастральные карманы полипов с септированной гастральной полостью (рис. 191, *Б*) предшественниками целома. В противоположность этому происхождение двусторонне симметричных целомических животных часто связывается с второй главной группой кишечнополостных – **гребневиками** (рис. 194), не имеющими стадии полипа. Наличие двух щупалец, выходящих из глубоких эктодермальных карманов, и расположение восьми продольных энтодермальных каналов придает их грушевидному телу двустороннюю симметрию[2)]. Энто-

[1)] Возможно, отсутствие медуз у гидры – первичное явление. – *Прим. ред.*

[2)] Точнее, не двустороннюю, а двулучевую радиальную. – *Прим. перев.*

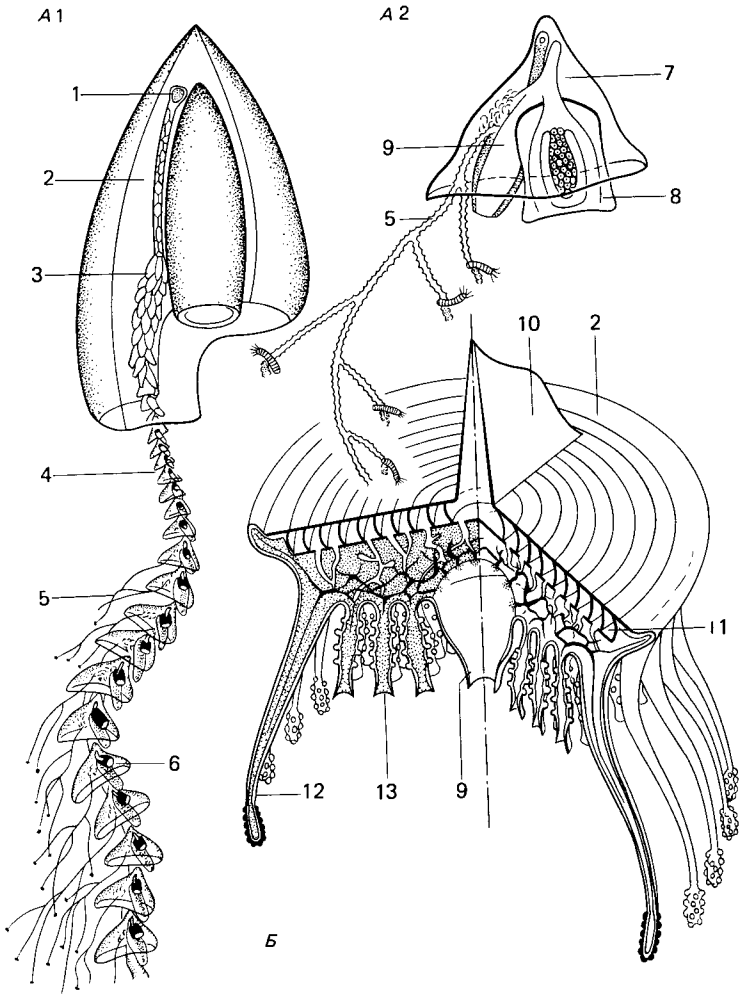


Рис. 195. Сифонофоры. *А – Muggiaea: А1* – общий вид; *А2* – один кормидий. *Б – Velella;* вырезанный сектор 120° показывает внутреннюю архитектуру. 1 – жировой пузырь; 2 – плавательный колокол (безротая и бещупальцевая медуза); 3 – зона роста ствола колонии; 4 – ствол (гомологичен телу полипа); 5 – щупальце (ловчий «арканчик» гастрозоида); 6 – кормидий (группа из гастрозоида, гонозоида и медузоидной крышечки); 7 – крышечка (медузоид); 8 – гонозоид (половая медуза); 9 – гастрозоид (питающий полип); 10 – парус; 11 – краевое воздушное кольцо плавательного колокола; 12 – дактилозоид (безротый щупальцевый полип с дистальным утолщением, где собраны стрекательные капсулы); 13 – бластостиль (с ротовым отверстием), на котором почкуются безротые половые медузы (8) (по Hyman; Delage, Herouard)

дермальным каналам соответствуют в эктодерме 8 меридиональных полосок, несущих гребные пластинки (объединенные в мембраны реснички; ср. с. 343). На нижнем полюсе животного расположен рот, на верхнем – орган равновесия (статоцист; рис. 194, *А*). Поскольку некоторые представители этой бедной видами морской группы (например, *Coeloplana*) имеют уплощенное тело и ползают по дну наподобие плоских червей, из подобных вторично донных гребневиков выводили двусторонне (билатерально) симметричных животных. Однако важное обстоятельство – совершенно разное эмбриональное развитие гребневиков и плоских червей – делает это предположение маловероятным.

Характерная особенность многих стрекающих – образование *колоний*. Возникающие в ходе почкования полипы остаются связанными с материнским организмом, давая в результате колонию из многих тысяч особей. Обычно это сопровождается морфологической и функциональной дифференциацией отдельных полипов (*полиморфизмом*). Так, различаются *питающие особи,* захватывающие пищу, безротые *защитные особи* с большим количеством стрекательных капсул и *половые особи,* дающие медуз (у них кроме перистома редуцируются и щупальца). Поскольку гастральные полости всех полипов сообщаются между собой энтодермальными каналами, пищей обеспечены и безротые члены колонии.

Сильнее всего полиморфизм развит у *сифонофор* (рис. 195). Эти свободноплавающие колонии включают различные формы полипов и неотделяющихся медуз (*медузоидов*). Последние могут быть не только половыми особями, но и плавательными колоколами, обеспечивающими движение колонии. Некоторые сифонофоры имеют органы парения (газовые железы и пузыри). Из почек вдоль ствола колонии, подвешенного к плавательным колоколам, особи развиваются группами (*кормидии*), каждая из которых включает питающий полип, половую особь и медузоидное производное – крышечку (рис. 195, *А1*).

Громадные рифовые постройки многих коралловых полипов, часто играющие важную роль в формировании поверхности нашей планеты, связаны с образованием у этих животных мощного известкового скелета. Основная часть таких рифов связана с деятельностью мадреповых кораллов (Madreporia). Их скелет выделяется эктодермой подошвы в форме радиальных пластин (*склеросепт*), которые закладываются и растут в высоту между мезентериями (*саркосептами,* рис. 191, *А*), соединяясь по внешнему краю также непрерывно растущей кольцевой стенкой. В результате образуется известковое основание с разделенными перегородками чашечками мадрепорового коралла. Вдобавок к этому наружному скелету известковые отложения в виде *склеритов* создают опору мезенхимы, являясь, таким образом, аналогом внутреннего скелета.

Bilateria
(двусторонне, или билатерально симметричные)

В связи с направленным движением вперед в теле почти всех высших многоклеточных животных прослеживается *продольная ось*, совпадающая с направлением такого перемещения. При этом дистантные органы чувств и центры нервной интеграции находятся у переднего конца оси, а левая и правая половины тела становятся билатерально симметричными. Понятия «вперед», «назад», «лево» и «право» связаны с поступательным движением животного. Палеонтологические находки и особенности эмбрионального развития показывают, что даже радиально симметричные иглокожие происходят от свободноплавающих билатеральных форм. Радиальная симметрия у них приобретена как приспособление к сидячему образу жизни (рис. 245) и сохраняется при вторичном переходе к свободному передвижению.

То, что целом впервые появляется у групп с активным поступательным движением и двусторонней симметрией тела, возможно, указывает на функциональную связь обоих морфологических признаков (ср. два часто употребляемых в одном и том же смысле названия – Bilateria и Coelomata, с. 347). Исходные билатерально симметричные формы, несомненно, были червеобразными животными без твердого экзо- или эндоскелета, у которых целомические полости функционировали как гидроскелет. Поиск предкового типа Coelomata облегчается тем, что в наиболее примитивных группах двух главных линий их филогенеза (у первично- и вторичноротых) целом образуется сходным образом. Поскольку сначала у них возникают три пары целомических мешков (с. 371), эти группы – щупальцевые среди первичноротых и полухордовые среди вторичноротых – объединяются в группу Trimera («трехчленные»). Долгое время способу закладки целома приписывалось большое филогенетическое значение именно потому, что непосредственная функциональная необходимость вторичной полости тела не осознавалась и ее «эволюционная ценность» казалась не связанной с какими-либо адаптациями. Однако присутствие целома почти во всех типах высших многоклеточных, возможно, свидетельствует о его существенной функциональной роли, по крайней мере у предковых билатеральных форм (видимо, как гидроскелета). С этой точки зрения понятно также его определяющее влияние на общую организацию многоклеточных, а значит, наряду с эмбриологическими большого внимания при анализе их филогении требуют функционально-морфологические критерии.

Палеонтологическая летопись ничего не говорит о том, каким образом целомические животные произошли от кишечнополостных, поскольку этот переход состоялся еще в докембрийское время, т. е. более 500 млн. лет назад. Если целомические мешки гомологичны гастральным карманам некоторых полипов (с. 345), то с точки зрения сравнительной анатомии продольная ось тела билатеральных форм должна быть перпендикулярной оси кишечнополостных. Радиально расположенные вокруг главной анимально-вегетативной оси полипа слепые выросты гастральной полости (рис. 191, *Б*) при ориентации тела относительно новой продольной оси будут лежать последовательно друг за другом, т. е. так, как фактически и наблюдается у двусторонне симметричных животных. То, что у большинства современных первичноротых целом развивается не из выпячиваний первичной кишки, а из отдельных клеток первичной мезодермы (с. 125), не обязательно должно противоречить этой теории его происхождения. Однако против нее можно выдвинуть другое возражение: у некоторых считающихся примитивными типов «червеобразных» животных целом полностью отсутствует. Часто они объединяются в группу Scolecida (низшие черви): у нематод между экто- и энтодермой находится первичная полость тела (Pseudocoelomata, рис. 187, *Б*), а у плоских червей нет и ее (Acoelomata, рис. 187, *А*). Утверждать, что их целом вторично редуцирован, с полной определенностью нельзя, однако развитие некоторых плоских червей связано с типичным спиральным дроблением, что характерно для целомических аннелид и моллюсков. Все билатеральные формы, в том числе и нецеломические, обладают хорошо развитой мезодермой. Независимо от того, являются такие псевдоцеломические или нецеломические группы действительно производными или соответствуют исходному типу строения двусторонне симметричных животных, их тело устроено примитивно – заполнено мезенхимной тканью (у плоских червей) или, если между экто- и энтодермой находится первичная полость тела (у круглых червей), – жидкостью, что придает ему упругость и способствует лучшей *координации поступательного движения*. Однако такая координация в полной мере осуществляется только у животных с настоящим, обычно сегментированным целомом (рис. 187, *В*). С точки зрения развития жизненных функций на низшей ступени стоят нецеломические плоские черви, даже если филогенетический ряд следует начинать с трехцеломных щупальцевых и полухордовых (с. 371)[1].

Plathelminthes (плоские черви)

Turbellaria (турбеллярии, или ресничные черви): *Polycelis, Planaria.* **Trematodes** (трематоды, или сосальщики, паразитические формы): *Fasciola hepatica* (печеночная двуустка, рис. 198), *Dicrocoelium dendriticum* (ланцетовидная двуустка, рис. 197); оба вида – в желчных протоках овец, коров и коз, реже у человека; *Leucochloridium macrostomum* – в птицах; спороцисты – в улитках, где образуют колбасовидные выросты с цветными кольцами, проникающие в щупальца моллюска; *Schistosoma haematobium* (шистозома) – возбудитель бильгарциоза – в воротной, подкишечной венах и венах мочевого пузыря человека, распространена в Африке и Восточной Азии. **Cestodes** (ленточные черви, паразитические формы): *Diphyllobothrium latum* (широкий лентец), до 15 м в длину,

[1] Именно плоские черви, а среди них бескишечные турбеллярии Acoela ближе всего к общим предкам двусторонне симметричных животных. – *Прим. ред.*

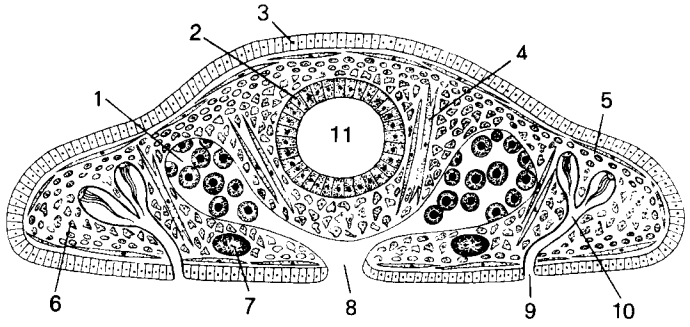


Рис. 196. Схематический поперечный разрез через плоского червя: 1 – половые клетки в гонадах; 2 – энтодерма; 3 – эктодерма; 4 – дорсовентральные мышцы; 5 – кольцевые мышцы; 6 – мезенхима; 7 – нервный тяж; 8 – половое отверстие; 9 – выделительная пора; 10 – протонефридий; 11 – полость кишки (см. также рис. 187, *А*)

передний конец тела – сколекс – с двумя желобчатыми присосками; *Taenia saginata* (бычий цепень), сколекс с четырьмя круглыми присосками; *Taenia solium* (свиной цепень, рис. 199), сколекс с четырьмя круглыми присосками и венчиком крючочков; *Echinococcus granulosus* (эхинококк, рис. 200), 3–4 мм длиной, человек – промежуточный хозяин.

У дорсовентрально сплющенных плоских червей пространство между экто- и энтодермой заполнено массой мезодермальной соединительной ткани (*мезенхимой*), в которой находятся все внутренние органы. Из других мезодермальных образований кольцевые, диагональные и продольные мышцы окружают мезенхимную массу, входя в состав *кожно-мускульного мешка,* а дорсовентральные мышцы пронизывают тело. Поскольку первичная и вторичная полости тела отсутствуют, замкнутая *кишка* без анального отверстия образует единственную полость тела животных (рис. 196). У некоторых турбеллярий (морских Acoela) и ленточных червей нет и кишки. Несмотря на существование централизованной *нервной системы* из продольных стволов (с. 232), связанных кольцевыми коннективами и образующих надглоточный ганглий на переднем конце тела, по уровню организации плоские черви лишь незначительно превосходят кишечнополостных. Так, несмотря на примерно вдесятеро возросшее потребление кислорода, у них еще нет кровеносной системы, и только слепо замкнутая кишка (*гастроваскулярная система,* рис. 90, *А, Б*) все сильнее разветвляется с увеличением размеров тела (до 60 см у сухопутных планарий). Газообмен идет в основном через *поверхность тела,* покрытую у турбеллярий ресничками, а у сосальщиков и ленточных червей образованную активным поглощающим эпидермисом (тегументом)[1)], несущим, как и кишечный

[1)] Ленточные черви и сосальщики живут в бедной кислородом среде кишечника, и основным способом получения энергии у них служит гликолиз, т. е. они являются анаэробами. – *Прим. ред.*

эпителий высших многоклеточных, микроворсинки и способным к пиноцитозу. Выделительная система представлена каналами, которые слепо начинаются в мезенхиме клетками с ресничным пламенем (*протонефридии,* рис. 100, *А,* с. 198). Филогенетическое значение таких черт строения, как отсутствие целома, кровеносной системы, задней кишки и ануса, а также настоящих нефридиев (с. 198), оценить трудно, потому что, во-первых, эти органы могут редуцироваться и у более организованных групп, а во-вторых, более двух третей всех плоских червей – специализированные паразиты.

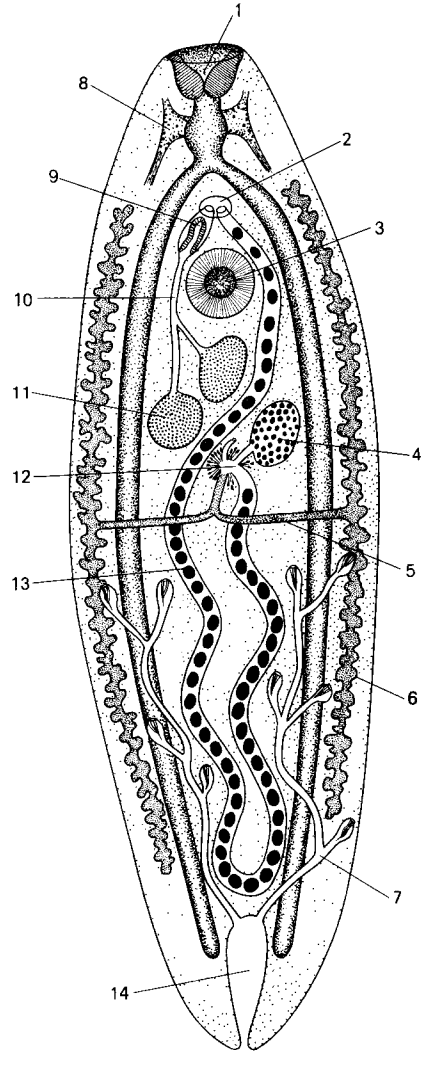


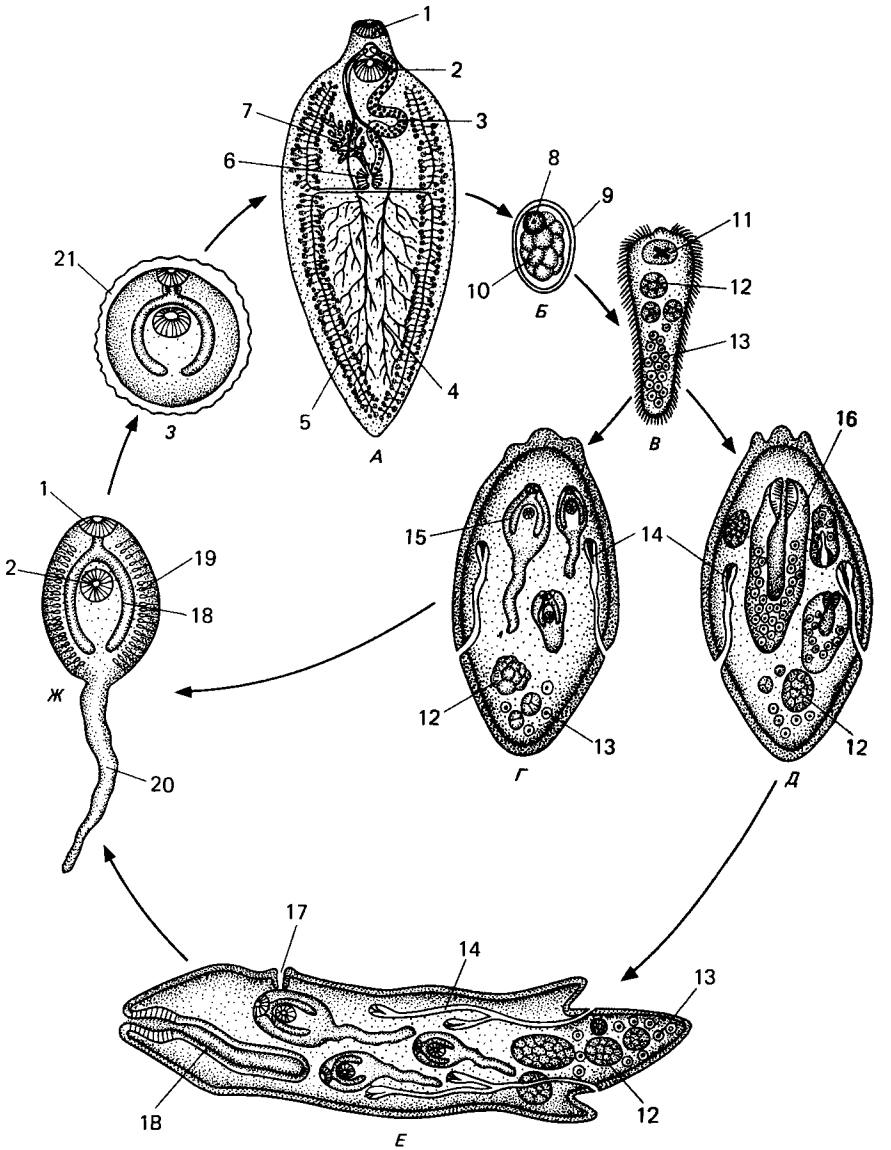
Рис. 197. Схема организации сосальщика *Dicrocoelium dendriticum:* 1 ротовая присоска; 2 – половое отверстие; 3 – брюшная присоска; 4 – яичник; 5 – желточный проток; 6 – желточник; 7 – протонефридий; 8 – мозг; 9 – пенис; 10 – семяизвергательный канал; 11 – семенник; 12 – скорлуповая железа; 13 – матка; 14 – мочевой пузырь, расширение выводного канала протонефридиальной системы

В противоположность простому общему плану строения *органы размножения* в основном гермафродитных плоских червей, обладающих внутренним оплодотворением и копулятивными аппаратами, относятся к наиболее сложно устроенным во всем животном царстве (рис. 197). В женской половой системе яйца, возникшие в *яичнике*, проходят по *яйцеводу* в скорлуповую железу (*оотип*), куда выделяют секрет многочисленные одноклеточные железы. В *желточниках* образуются желточные клетки, которые также поступают в оотип. В нем одно (например, у печеночной двуустки) или несколько яиц (например, у планарий) с большим количеством (до 60) желточных клеток оформляются в кокон – возникают «сложные яйца», выводящиеся через *матку* и половую пору наружу. Мужской копулятивный орган (*пенис*), также выступающий наружу через половую пору, вводит сперматозоиды через особый проток (*влагалище*) или непосредственно через половую пору в матку. Возможно, конечная часть матки представляет собой эктодермальное производное задней кишки (*проктодеума*), утратившее связь с кишечником и ставшее частью полового аппарата.

Приспосабливаясь к паразитическому образу жизни, сосальщики и ленточные черви выработали в жизненном цикле *смену хозяев* (часто нескольких), причем у сосальщиков к тому же появилось сложное *чередование поколений*. Если чередуются несколько следующих друг за другом партеногенетических стадий и одна гермафродитная (рис. 198), говорят о *гетерогонии*, а если одно половое и одно бесполое поколение (например, медуза – полип, с. 354), то о *метагенезе*.

Из оплодотворенных яиц гермафродитного поколения у сосальщиков

Рис. 198. Жизненный цикл печеночной двуустки. За половым гермафродитным поколением (*Ж–З–А*) следует два партеногенетических (*Д–Е*), *А* – половозрелое животное (первое поколение) в желчных протоках печени млекопитающего (окончательный хозяин). *Б* – сложное яйцо, попадающее с желчью в кишку, а затем с фекалиями наружу. *В* – мирацидий, ресничная личинка второго поколения, внедряющаяся в пресноводного брюхоногого моллюска (первый промежуточный хозяин). *Г, Д* – спороциста (второе поколение) в легочной полости моллюска (*Г* – с церкариями, *Д* – с редиями). *Е* – взрослая редия (третье поколение) в печени моллюска; в отличие от спороцисты у редии имеется короткая слепая кишка с глоткой, нервная система и родильное отверстие. *Ж* – церкария, личинка первого поколения, плавающая в воде с помощью подвижного хвоста; организация церкарий уже типично трематодная, но половые органы еще не развиты; после отпадения хвоста церкарии инкапсулируются. *З* – инцистированная личинка первого поколения. У *Dicrocoelium dendriticum* церкария в виде окруженного слизью шарика проглатывается вторым промежуточным хозяином (муравьем) и в его теле превращается в метацеркарию (с. 0351); вместе с вторым промежуточным хозяином или травой, к которой приклеивается инкапсулированная личинка, она попадает в кишку окончательного хозяина. У некоторых форм (например, *Dicrocoelium*) нет стадии редии, и спороцисты образуют непосредственно церкарий (*Г*). 1 – ротовая присоска; 2 – брюшная присоска; 3 – матка (на рис. *Б–З* увеличение гораздо сильнее, чем на *А*); 4 – семенник; 5 – желточник; 6 – скорлуповая



железа; 7 – яичник; 8 – яйцеклетка; 9 – скорлупа; 10 – желточные (питающие) клетки; 11 – мозг с глазным пятном; 12 – партеногенетические эмбрионы; 13 – зародышевые клетки (партеногенетически развивающиеся яйца); 14 – протонефридий; 15 – церкария; 16 – редия; 17 – родильное отверстие; 18 – кишка; 19 – железы, выделяющие вещество капсулы; 20 – хвост; 21 – капсула ювенильной двуустки

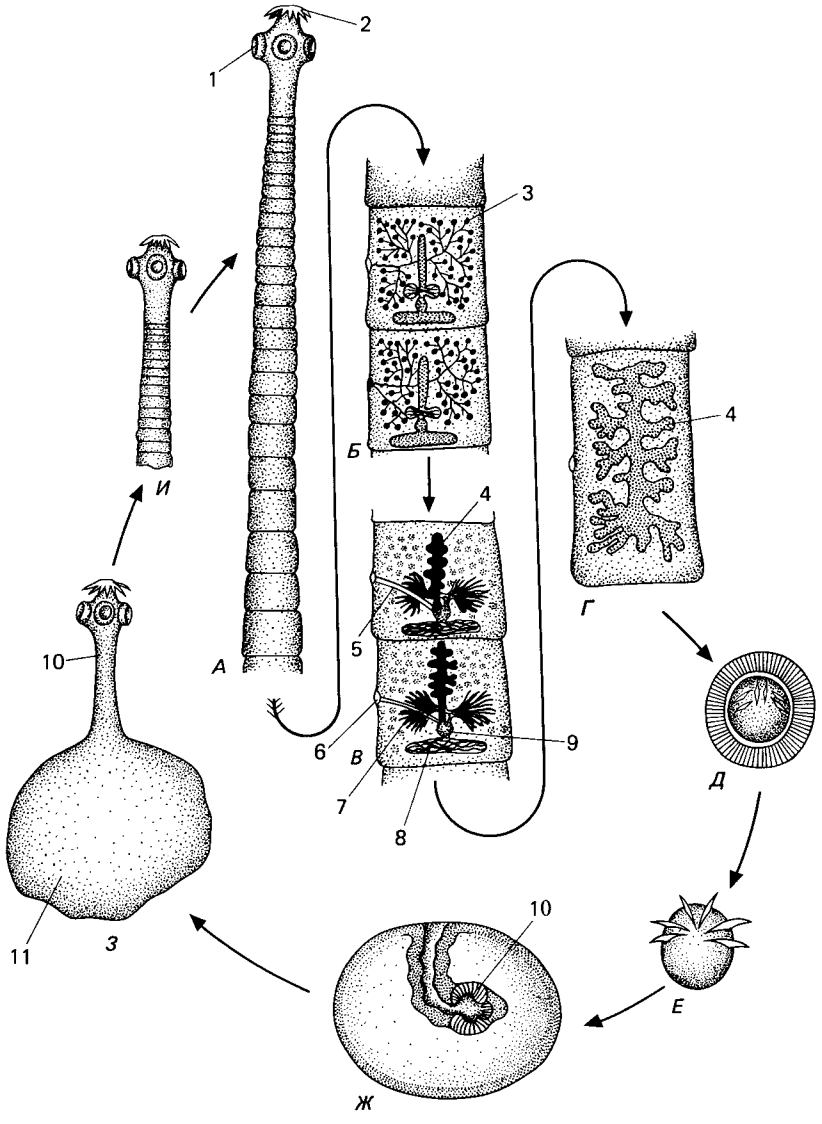


Рис. 199. Жизненный цикл свиного цепня. *А* - *Г* сегменты ленточного червя: *А* – сколекс с началом цепочки проглоттид; *Б* - следующие проглоттиды со зрелым мужским половым аппаратом; *В* - еще дальше расположенные проглоттиды с зрелым женским половым аппаратом (семенники редуцированы); *Г* – конечные проглоттиды цепня с маткой, заполненной яйцами. Каждый членик проходит сначала мужскую, затем женскую стадию, так что передние проглоттиды могут оплодотворять задние. *Д* – зародыш в эмбриональной оболочке. *Е* - освободившаяся от эмбриональной оболочки безресничная личинка с крючками (онкосфера) в кишке промежуточного хозяина (свиньи). *Ж* финна (цистицерк) в мускулатуре промежуточного хозяина. *З* – финна с вывернутым сколексом в кишке окончательного хозяина (человека). *И* – ювенильный ленточный червь после отпадения пузыря финны. 1 – присоска; 2 – венчик крючков; 3 – семенной пузырек; 4 – матка;

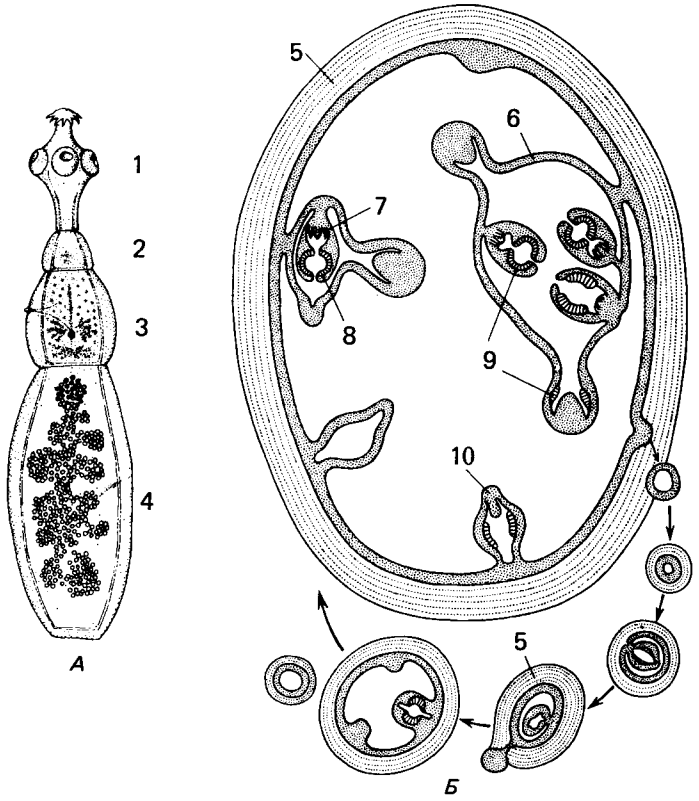


Рис. 200. Эхинококк. *А* – взрослый ленточный червь длиной 4 – 5 мм со сколексом (1) и тремя проглотидами (2 - 4). *Б* – стадия финны. Из стенки пузыря вдаются внутрь многочисленные зачатки сколексов (10) и дочерние пузыри (6), в свою очередь также образующие сколексы (9). От стенки материнского пузыря наружу могут отшнуровываться почки, вырастающие в новые материнские пузыри. 5 – кутикулярная оболочка; 7 – закладка венчика крючков; 8 – присоска. В печени человека пузыри эхинококка величиной с кулак могут создавать угрозу для жизни

5 – влагалище (на рис. *Д* и *Е* увеличение гораздо сильнее, чем на остальных); 6 – половая пора, куда открываются влагалище и семяизвергательный канал с пенисом; 7 – яичник; 8 – белковая железа (желточный материал у ленточных червей представлен не питающими клетками, а возникающим в результате слияния клеток белковым раствором); 9 скорлуповая железа; 10 – сколекс; 11 – пузырь финны. У *Diphyllobothrium* из оплодотворенного яйца появляется длинная ресничная личинка (корацидий), проглатываемая мелким ракообразным (первый промежуточный хозяин) и развивающаяся в его кишке в крючконосную личинку. Последняя в полости тела ракообразного вырастает в раннюю стадию финны (процеркоид), которая вместе с первым промежуточным хозяином попадает в кишечник рыбы (второй промежуточный хозяин) и в ее тканях превращается в финну. Человек заражается, употребляя рыбу, прошедшую недостаточную термическую обработку.

появляется ресничная личинка (*мирацидий*). Далее в двух разных хозяевах (обычно моллюсках) друг за другом следуют два партеногенетических живородящих поколения (*спороциста* и *редия*), представленных морфологически сильно упрощенными формами. Затем свободноплавающая личинка (*церкария*) снова развивается в гермафродитных особей в теле позвоночных.

Ленточные черви не имеют чередования поколений (рис. 199), если не считать нескольких исключений, очевидно, вторичного характера (рис. 200). *Финна*, появляющаяся из их личинки в полости тела, соединительной ткани, мускулатуре или печени промежуточного хозяина, попадая в кишку окончательного хозяина, вырастает во взрослую форму паразита. При этом зона роста позади *сколекса*, служащего органом прикрепления к кишке хозяина, образует цепочку члеников (*проглоттид*), каждый из которых полностью содержит гермафродитную половую систему. Хотя образование и отделение проглоттид напоминает вегетативное размножение, ленточный червь представляет собой не колонию особей, а одно-единственное животное, поскольку мускулатура, нервная система и протонефридии проходят через все его тело. У некоторых таких червей один половой аппарат может даже располагаться в нескольких проглоттидах, или расчленение тела вообще отсутствует. У высокоразвитых видов в одной финне образуется несколько сколексов, т. е. их цикл развития включает бесполое размножение и чередование поколений в форме метагенеза (например, у эхинококка, рис. 200).

Nemathelminthes (круглые черви)

1. **Nematodes** (нематоды): свободноживущие, отчасти сапрозойные: *Rhabditis* (с. 176), *Anguillula*; паразиты человека: *Enterobius*, *Ascaris* (рис. 201), *Ancylostoma*, *Dracunculus*, *Wuchereria*, *Trichuris*, *Trichinella* (с. 0397).

2. **Rotatoria** (коловратки, рис. 203): *Brachionus*, *Keratella* – в прибрежной зоне пресных водоемов.

В теле круглых червей в отличие от плоских мезенхима почти совсем исчезает и пространство между кишкой и субэпителиальной продольной мускулатурой полностью занято *первичной полостью тела* (псевдоцелом) (рис. 187, *Б*), что резко отделяет эти формы от других типов. Сильное давление полостной жидкости, действующее совместно с кутикулой как упругий антагонист окружающего слоя продольной мускулатуры (гидроскелет, с. 221), функционально связано с отсутствием кольцевой мускулатуры. Типичными для этой группы особенностями могут считаться также частое присутствие *синцитиев* (например, в эпидермисе), широко распространенное постоянство клеточного состава (*эвтелия*), *отсутствие ресничек*[1] во всех системах органов. *Дробление* яйца билатерально симметричное, однако своей строгой детерминированностью напоминает спиральное дробление аннелид, моллюсков и некоторых плоских червей.

[1] Коловратки имеют активно работающие реснички в коловращательном аппарате. У нематод рудименты ресничек сохранились только в органах чувств. – *Прим. ред.*

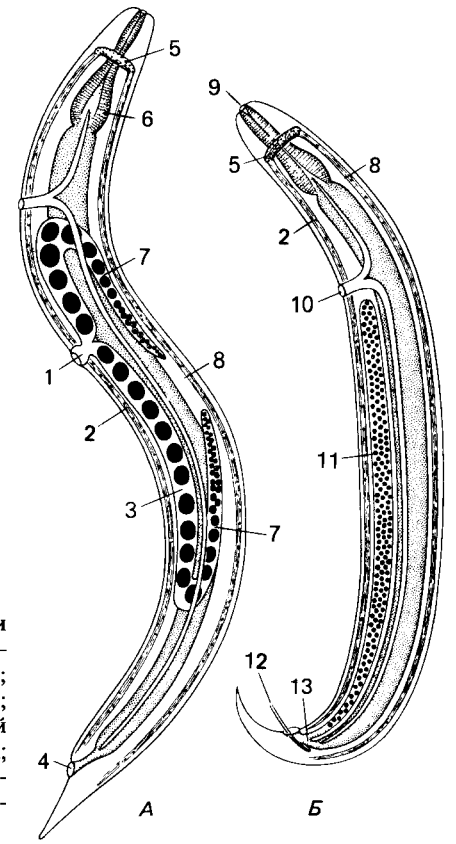


Рис. 201. Схема строения самки (*А*) и самца (*Б*) нематоды. 1 – влагалище; 2 – вентральный нервный тяж; 3 – матка; 4 – анус; 5 – нервное кольцо; 6 – глотка; 7 – яичник; 8 – дорсальный нервный тяж; 9 – рот; 10 – выделительный канал; 11 – семенник; 12 – спикулы, хитиноидные щетинки, вводящиеся во влагалище самки при копуляции; 13 – клоака

Группа **нематод** охватывает круглых в поперечном сечении, часто нитевидно вытянутых червей (рис. 201). Строгое постоянство плана их строения удивляет тем более, что нематоды хорошо приспособлены к самым разнообразным средам. Это, вероятно, объясняется простым способом локомоции с помощью уже упоминавшегося гидроскелета. Содержащий только продольные мышцы кожно-мускульный мешок вокруг заполненного жидкостью псевдоцелома делает возможным лишь змеевидное движение, в котором из-за нерасчлененности внутреннего объема животного всегда участвует все его тело.

Продольные мышцы прилегают изнутри к тонкому синцитиальному эпидермису, образующему четыре продольных валика, вдающихся в полость тела (рис. 202). Снаружи эпидермис выделяет прочную кутикулу, выстилающую также ротовую полость и мускулистую глотку,

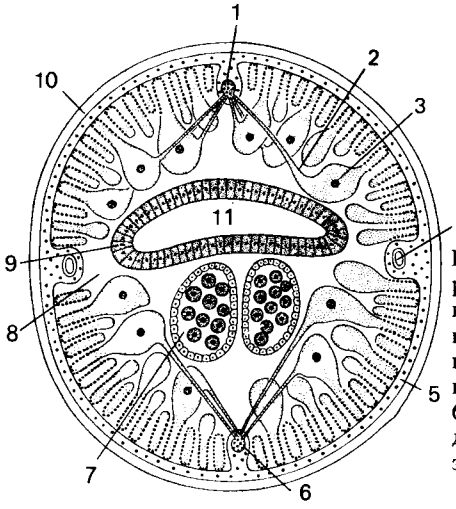


Рис. 202. Схематический поперечный разрез через аскариду: 1 дорсальный нервный тяж; 2 – отросток мышечной клетки, идущий к продольному нервному тяжу; 3 – мышечная клетка; 4 – выделительные каналы; 5 – эктодерма; 6 – вентральный нервный тяж; 7 – гонады; 8 – первичная полость тела; 9 – энтодерма; 10 – кутикула; 11 – кишка (см. также рис. 187, *Б*)

просвет которых треугольный на поперечном срезе. Эти органы могут быть вооружены зубами и другими склеротизированными образованиями. Дыхательная и кровеносная системы полностью отсутствуют, однако в боковых эпидермальных валиках проходят *выделительные каналы,* соединяющиеся в передней части тела и открывающиеся здесь наружу выделительной порой. Эти каналы проходят внутри единственной безресничной *Н-образной клетки,* чья функция заключается главным образом в ионной регуляции. В противоположность плоским червям почти все нематоды раздельнополы.

Для круглых червей типична слабая *степень цефализации:* у переднего конца тела нервная система представлена только окологлоточным кольцом, к которому, обычно диффузно, прилегают дополнительные нервные клетки. Отсюда вдоль всего тела в дорсальном и вентральном эпидермальных валиках проходят два нервных ствола. Необычной для животных особенностью является образование *мышечными клетками* цитоплазматических отростков, идущих к ближайшим нервным тяжам (рис. 202).

Свободноживущие нематоды, повсеместно встречающиеся во влажной почве (иногда – вредители растений), а также в бентосе морей и пресных водоемов, в основном представлены мелкими формами (до 1 см). Помимо неспециализированных всеядных видов (почвенные нематоды) сюда относятся выраженные пищевые специалисты. Например, энергетические потребности уксусной угрицы (*Anguillula aceti*) удовлетворяются уксусной кислотой. Паразитические виды также могут быть микроскопически мелкими (трихина), однако многие из них отличаются значительными размерами. Так, лошадиная аскарида (*Parascaris equorum*) имеет длину до 40 см, а самки *Placentonema gigantea,* живущей в

плаценте кашалота, при диаметре тела 8–9 мм достигают более 8 м длины.

Примеры паразитических нематод человека. *Ascaris lumbricoides* (аскарида, 20–40 см, рис. 201) – в тонком кишечнике. Личинки в яйцевой оболочке вместе с загрязненной пищей попадают в кишку, оттуда сами переходят в кровеносное русло, проникают в легочные капилляры, а затем через трахею, глотку и пищевод снова в кишку. В течение этого трехнедельного «круиза» личинки еще нуждаются в кислороде (аэробный обмен), однако позднее аскарида может жить анаэробно (с. 168). Яйца приобретают способность к инвазии только после долгого пребывания во внешней среде (холодного периода).

Oxyuris vermicularis (острица, 5–10 мм) – в прямой кишке. Яйца, отложенные самками в области ануса, содержат уже сформированных личинок. Будучи снова проглоченными (самозаражение), они развиваются непосредственно во взрослого червя.

Ancylostoma duodenale (двенадцатиперстная кривоголовка, 1–2 см) – в тонком кишечнике. С помощью крючковидных кутикулярных зубов во рту срывает ворсинки кишечного эпителия и сосет кровь. Известен случай, когда 6000 червей в кишке вызвали такую сильную потерю крови, что она привела к смерти. Личинки живут в воде или во влажной почве при температуре более 20° (в тропиках и подземных выработках) и активно внедряются в тело человека через кожу. С током крови они достигают легких, потом через трахею, глотку и пищевод попадают в кишку. В тропиках этот вид (в Америке – *Mercator americanus*) считается одним из наиболее опасных паразитов человека.

Trichinella spiralis (трихина, 2–4 мм). Развивается со сменой хозяев, достигает половозрелости в кишке крыс, свиней, человека и др. Самка рождает до 1500 живых личинок, которые проникают в лимфатические сосуды и далее в кровь, откуда через капилляры переходят в мышцы, где вырастают до 1 мм длины, закручиваются в спираль и отделяются от тканей хозяина капсулой. В желудке нового хозяина капсула разрушается и молодые «мышечные трихины» развиваются в половозрелых «кишечных трихин». Трихины часто встречаются у диких животных (крыс, диких свиней), однако у домашних животных они во многих местах стали очень редкими благодаря контролю мяса.

Trichuris trichiura (власоглав, 3–5 см). Довольно частый, но безвредный паразит, обитающий в слепой и толстой кишках; нитевидным передним концом закрепляется в их слизистой оболочке.

Wuchereria bancrofti (кровяная филярия, длина 4–10 см, диаметр 0,3 мм). Частый в тропиках вид, развивающийся со сменой хозяев. Половозрелые особи живут в лимфатических сосудах и железах человека, вызывая «слоновость» (опухолевидное увеличение пораженного органа вследствие закупорки лимфатических сосудов). Личинки в массе появляются в крови, высасываются вместе с ней комарами, вырастают в них до 1,5 мм, затем мигрируют в хоботок и при очередном укусе снова попадают в кровь человека.

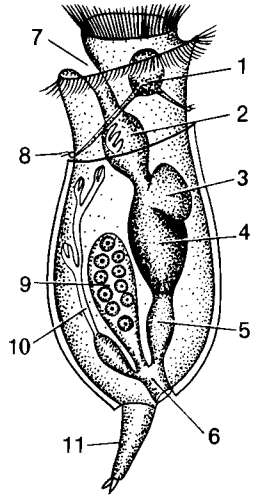


Рис. 203. Схема организации коловратки: 1 – ганглий; 2 – жевательный желудок (мастакс); 3 – железы; 4 – средняя кишка; 5 – задняя кишка; 6 – клоака; 7 – рот; 8 – сенсорный бугорок; 9 – яичник; 10 – протонефридий; 11 – нога

Dracunculus medinensis (ришта; самка до 1 м, самец до 4 см длиной, диаметр 1 мм) – вызывает кожные язвы. Личинки живут в мелких ракообразных; заражение происходит через питьевую воду.

Наряду с нематодами к круглым червям причисляют еще несколько внешне совсем несхожих групп животных: кишечных паразитов скребней (Acanthocephala), чисто морских мелких (до 1 мм) киноринх (Kinorhyncha), также мелких брюхоресничных (Gastrotricha), живущих в пространствах между песчинками, и, наконец, очень длинных, нитевидных волосатиков (Nematomorpha) длиной до 1 м и диаметром 1–3 мм, у которых паразитируют только ранние стадии развития, а взрослые особи обитают в воде. Наибольшего разнообразия достигают Rotatoria (коловратки, рис. 203), мелкие свободноплавающие животные-подгонятели. Своими ресничными венчиками они очень напоминают трохофорных личинок аннелид и моллюсков (рис. 68), поэтому их неоднократно пытались привлечь для филогенетических построений. Однако, чтобы иметь основание выводить псевдоцеломических круглых червей из целомических форм, нужно выяснить, может ли их дробление сводиться к спиральному типу.

Коловратки относятся к самым мелким многоклеточным животным. При строго детерминированном развитии у них хорошо выражено *постоянство клеточного состава,* а при преобладании синцитиев – *постоянство ядерного состава*: так, из 959 клеточных ядер *Epiphanes senta* длиной 0,4 мм 183 относятся к мозгу, 91 – к жевательному желудку и 28 – к протонефридиям. Туловище и нога покрыты, как и у нематод, кутикулой, выделяемой синцитиальным эпидермисом, причем в области туловища она может превращаться в настоящий панцирь, куда втягивается головной отдел.

Tentaculata (щупальцевые) и **Branchiotremata** (полухордовые)

1. Щупальцевые. **Phoronidea** (форониды) – морские одиночные формы, живут в секретируемой трубке: *Phoronis.* **Bryozoa** (мшанки) (рис. 204, *Б*; колониальные формы): *Plumatella* в пресных водах; *Membranipora, Alcyonidium* в море. **Brachiopoda** (плеченогие, рис. 204, *В*): *Lingula, Terebratula.*

2. Полухордовые (Hemichordata). **Pterobranchia** (крыложаберные): *Cephalodiscus, Rhabdopleura* (рис. 204, *А*). **Enteropneusta** (кишечнодышащие): *Balanoglossus.*

План строения здесь определяется тремя *целомическими полостями,* которые расположены друг за другом вдоль оси тела (прото-, мезо- и метацель) и определяют его трехчленное деление на прото-, мезо- и метасому. Эти группы под общим названием Trimera ставятся в основание системы целомических животных (с. 358), причем трехчленный целом считается исходным вариантом вторичной полости, выводимым непосредственно из расположения гастральных карманов кишечно-

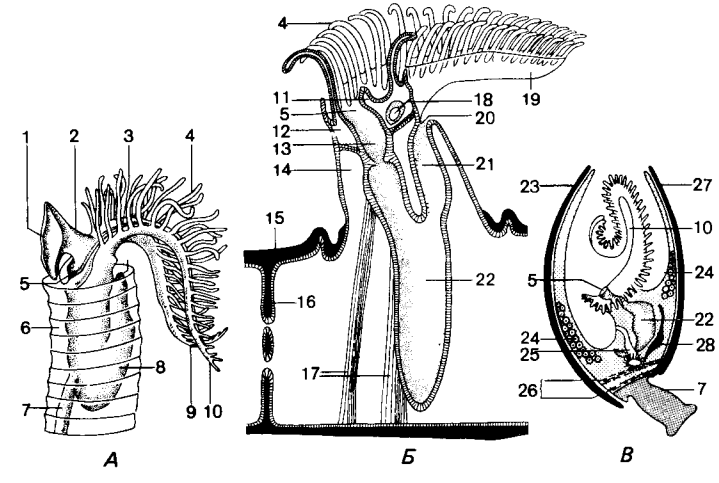


Рис. 204. Организация трехчленных животных: *А* – крыложаберные (*Rhabdopleura*); *Б* – мшанки (*Plumatella*); *В* – плеченогие. 1 – вентральный диск протосомы (орган для ползания в трубке); 2 – мезосома; 3 – пищевой желобок на внутренней стороне лофофора; 4 – щупальце; 5 – ротовое отверстие; 6 – трубка; 7 – стебелек; 8 – метасома; 9 – правая и (10) левая руки, несущие щупальца; 11 – эпистом (эпидермальная складка мезосомы в виде верхней губы); 12 – мезоцель; 13 – передняя кишка; 14 – метацель; 15 – кутикула цистида; 16 – септа, разделяющая соседние цистиды; 17 – мышца-ретрактор; 18 – ганглий в мезосоме; 19 – лофофор; 20 – анус; 21 – задняя кишка; 22 – желудок (у большинства плеченогих оканчивается слепо); 23 – вентральная створка раковины; 24 – яичники; 25 – метанефридий; 26 – замыкающие и открывающие мышцы; 27 – дорсальная створка раковины; 28 – сердце (по Delage, Herouard; Cori; Brien)

полостных (ср. иглокожие, с. 412). Примитивность щупальцевых и полухордовых подчеркивается еще и тем, что первые относятся к первичноротым, а вторые – к вторичноротым.

Этот случай демонстрирует один из основополагающих вопросов систематики: можно ли основывать *систематические связи высших таксонов* (в данном случае – типов) лишь на одном признаке. Происхождение в онтогенезе рта из бластопора (правда, достоверно показанное только для форонид, включающих всего 18 видов) – единственная черта щупальцевых как первичноротых. В то же время способ образования мезодермы и расчленение целома ставят их ближе к вторичноротым, чем к любому типу первичноротых. В эмбриогенезе щупальцевых никогда не появляется клетка, соответствующая бластомеру 4d, из которого у трохофорных личинок развивается мезодерма (с. 125). Сходство с дроблением вторичноротых обнаруживается в признаках регуляционного развития. В этом отношении ни один из типов первичноротых нельзя считать предшественником щупальцевых. С бóльшим основанием такое сочетание признаков позволяет объединить их с полухордовыми и рассматривать оба «трехчленных» типа как модель предковых целомических форм. То, что у трохофороподобной личинки щупальцевых (актинотрохи), как и у некоторых хордовых (с. 422), встречаются протонефридии, говорит в пользу несколько рискованной гипотезы, согласно которой первично- и вторичноротые дивергировали в то время, когда протонефридии уже появились, но детерминированное спиральное развитие современных первичноротых еще не возникло.

Среди щупальцевых наиболее примитивными чертами организации отличаются червеобразные **форониды**, сидячие животные-подгонятели, живущие в хитиновых трубках. Анус и рот у них сближены, а остальное мешковидное вытянутое в длину тело представляет собой грыжеподобное выпячивание вентральной области (ср. с внутренностным мешком моллюсков, который, правда, образуется на дорсальной стороне, с. 405), поэтому с точки зрения плана строения длинная ось взрослого животного соответствует дорсовентральной оси личинки. Как у форонид, так и у **мшанок** вокруг ротового отверстия по кругу или подковой расположены *щупальца* (рис. 204, *Б*), в которые проникают выросты мезоцеля. Вообще же мшанки соответствуют крайне уменьшенным в размерах колониальным потомкам одиночных форонид. Величина одной особи в колонии не превышает 4–5 мм. Эта особь состоит из переднего отдела тела (*полипида*) с мягкими покровами и венчиком щупалец и одетого более толстой хитиносодержащей кутикулой *цистида*, в который полипид может втягиваться с помощью длинных мышц, проходящих в полости тела (*мышцы-ретракторы*, рис. 204, *Б*). Двучленному строению тела не соответствует разделение целома: граница между цистидом и полипидом проходит в метасоме.

Колониальностью и связанным с ней полиморфизмом отдельных особей мшанки напоминают гидроидных полипов и кораллов (с. 357). Уже из кембрийских отложений они известны как чисто колониальные

формы, поэтому позволяют проследить типичные последствия такого образа жизни: карликовые размеры отдельных особей (*зооидов*), редукцию различных систем органов, специализацию зооидов, выраженное бесполое размножение (почкование), способности к регенерации. Хотя кровеносная и выделительная системы отсутствуют, а кишечные полости разных особей не соединяются друг с другом (в отличие от колоний кишечнополостных), обмен пищей между зооидами все же может происходить через экто- и мезодермальные ткани. Наряду с нормальными *автозооидами* встречаются несколько типов специализированных особей с редуцированными щупальцами и часто без кишки. Они служат для опоры или заякоривания колонии (*кенозооиды*), а также ее очистки («птицеголовые» *авикулярии* с подвижными отростками цистида). В особых *гонозооидах* развиваются оплодотворенные яйца (мшанки обычно живородящи).

В противоположность закрытому цистидному футляру мшанок у **плеченогих** (рис. 204, *В*), также сидячих организмов, имеется раковина из дорсальной и вентральной *створок*, которые обычно скреплены на мощном заднем крае замком. Внешнее сходство с двустворчатыми моллюсками нарушается иной симметрией, поскольку у последних тело прикрыто левой и правой створками, а замок расположен дорсально. *Щупальца*, в которые проникают выросты мезоцеля, покрыты ресничками, подгоняющими и фильтрующими воду, и отходят от двух крупных иногда спирально свернутых рук – *лофофоров*, укрепленных у высокоразвитых форм эктодермальным «ручным» скелетом.

Современные плеченогие в еще большей степени, чем мшанки, являются лишь остатками известной с кембрия, некогда очень разнообразной группы. Род *Lingula* морфологически почти не изменился с силура и поэтому может считаться «живым ископаемым». В противоположность более развитым формам у современных его представителей, ведущих роющий образ жизни в песке, нет замка раковины и ручного скелета.

Ресничные руки относимых к вторичноротым крыложаберных (рис. 204, *А*) по плану строения соответствуют лофофорам щупальцевых: они также относятся к мезосоме. Как и мшанки, крыложаберные (всего около 20 видов) – сидячие и колониальные формы, однако каждое животное остается подвижным внутри своей трубки, где оно может ползать вверх-вниз с помощью *щитовидной протосомы*. Сильно отличающиеся внешне от других Trimera, червеобразные **кишечнодышащие**, не имеют щупалец и ползают в толще донных осадков. Три четко разграниченных отдела тела – хоботок, воротник и туловище – соответствуют прото-, мезо- и метасоме и содержат каждый по собственному целому. *Хоботок* способен раздуваться и используется как сверлящий грунт орган. В него проникает отросток передней кишки (*стомохорд*), образованный, как и хорда, упругими вакуолизированными клетками и являющийся опорным образованием. Дорсальный эпителий воротника, погружаясь, дает начало нервной трубке, открывающейся наружу на

переднем и заднем концах мезосомы нейропорами. Передняя кишка в метасоме преобразована в *жаберную кишку*. В то время как стомохорд, нервная трубка и жаберная кишка указывают на родство с хордовыми, *торнария* – личинка кишечнодышащих – почти полностью соответствует *диплевруле* – личинке иглокожих. Поэтому из всех современных животных полухордовые ближе всего к предковым формам вторичноротых и особенно хордовых (с. 417).

Annelida (аннелиды, или кольчатые черви)

Polychaeta (полихеты, или многощетинковые) – почти исключительно морские формы: А. **Errantia** (бродячие) – свободно передвигающиеся в водной среде (рис. 207, *А, Б*): *Aphrodite* (морская мышь), *Nereis, Ophryotrocha, Funice viridis* (палоло). Б. **Sedentaria** (сидячие) – живут преимущественно в ходах и трубках (рис. 207, *В, Г*): *Arenicola marina* (пескожил) – на литорали, *Spirographis* с венчиком щупалец. **Clitellata** (поясковые черви): А. **Oligochaeta** (олигохеты, или малощетинковые) – живут в пресных водах или в почве (рис. 205, 206): *Lumbricus terrestris* (дождевой червь), *Tubifex*. Б. **Hirudinea** (пиявки): *Hirudo medicinalis* (медицинская пиявка), *Haemopsis sanguisuga* (конская пиявка) – в прудах и болотцах.

Уже внешне по расчленению тела на большое количество сегментов (*метамерия*) аннелиды четко отличаются от всех рассмотренных выше типов многоклеточных (рис. 205). Каждый сегмент заполнен левым и правым целомическими мешками и содержит, по крайней мере у примитивно (*гомономно*) расчлененных форм, по полному набору ганглиев, нефридиев и гонад. Даже у сквозных, проходящих через все тело систем органов выражено метамерное расчленение, например в виде повторяющихся *парных ганглиев* центральной нервной системы или кольцевых кровеносных сосудов. Лишь в головной лопасти (*простомии*, или *акроне*) и конечном сегменте (*пигидии*) отсутствуют целомические полости, попарно развитые во всех остальных сегментах и ограниченные целомическим эпителием (*целотелием*). Между правой и левой половинами тела, а также между отдельными сегментами проходят перегородки из попарно сросшихся листков целотелия – *мезентерии* и *диссепименты*. В каждом целомическом отсеке ресничной воронкой (*нефростомом*) начинается *метанефридий*, проходящий затем через задний диссепимент, образующий клубок в следующем сегменте и открывающийся там наружу (рис. 100, *Б*). Через нефридиальные каналы выводятся также половые продукты (*мочеполовая система*). У медицинских пиявок расчленение целома, а в конечном итоге и сам он исчезают в ходе эмбрионального развития, так что у взрослых животных внутренние органы (кишка, нефридии, гонады, кровеносные сосуды), как у плоских червей, лежат в мезенхиматозной соединительной ткани.

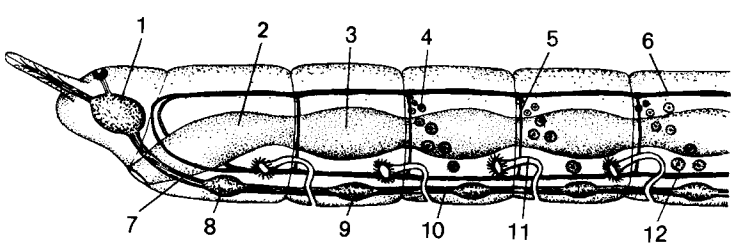


Рис. 205. Схема организации аннелиды, вид сбоку: 1 – мозг (надглоточный ганглий); 2 – глотка; 3 – кишка; 4 – яйцеклетки; 5 – кольцевой кровеносный сосуд; 6 – дорсальный кровеносный сосуд; 7 – окологлоточная коннектива; 8, 9 – первые пары ганглиев брюшной нервной цепочки; 10 – коннективы; 11 – метанефридий; 12 – вентральный кровеносный сосуд

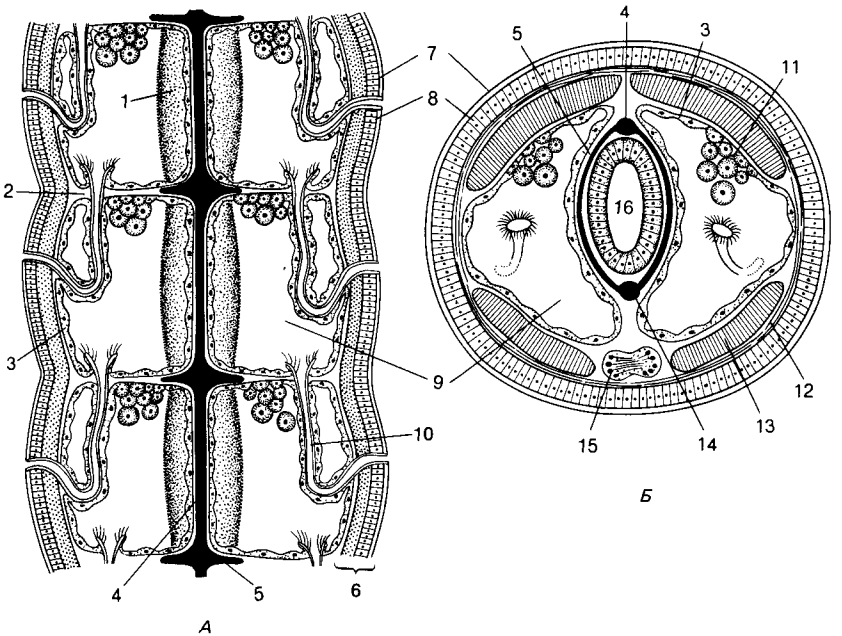


Рис. 206. Сочетание вида с дорсальной стороны и горизонтального разреза трех сегментов тела (*А*) и схематичный поперечный разрез через тело аннелиды (*Б*): 1 – кишка; 2 – диссепимент; 3 – мезодерма; 4 – дорсальный кровеносный сосуд; 5 – кольцевой кровеносный сосуд; 6 – кожно-мускульный мешок; 7 – кутикула; 8 – эктодерма; 9 – целом; 10 – метанефридий; 11 – яйцеклетки; 12 – кольцевая мускулатура; 13 – продольная мускулатура; 15 – брюшная нервная цепочка (см. также рис. 187, *В*)

Гомология между целомическими отсеками трехчленных и аннелид не вполне очевидна. Изучение онтогенеза также не вносит ясности в этот вопрос. У трохофорной личинки морских аннелид переднее полушарие (рис. 68) развивается в бесцеломный простомий, где первично находится мозг, а личиночный целом синхронно делится на 3–6 сегментов, которые

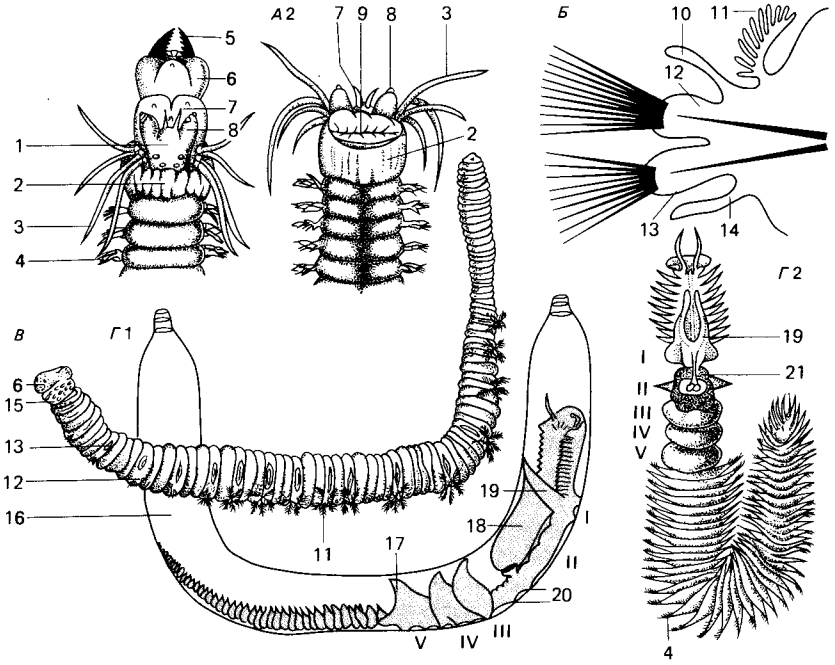


Рис. 207. Особенности строения и жизненные формы аннелид. *А1, А2* – вид с дорсальной и вентральной сторон *Neanthes virens* (бродячие); глотка на рис. *А1* вывернута, а на рис. *А2* втянута внутрь. *Б* – схема параподии *Nereis*. *В* – *Arenicola marina* (сидячие); типичное положение в грунте вентральной стороной вверх; глотка вывернута. *Г* – *Chaetopterus variopedatus* (сидячие) в трубке; вид сбоку (*Г1*) с вентральной стороной снизу и вид с дорсальной стороны (*Г2*). 1 – простомий (акрон, головная лопасть); 2 – метастомий (продукт слияния ротового сегмента с двумя следующими); 3 – усики на перистомии; 4 – параподии; 5 – щипцы («челюсти», склеротизированные образования на выворачивающейся поверхности глотки); 6 – глотка (выворачивающаяся передняя кишка); 7 – антенна (щупальцевидный придаток простомия); 8 – пальп (придаток простомия); 9 – ротовое отверстие; 10, 14 – дорсальный и вентральный усики на параподии; 11 – жабра; 12 – нотоподий (дорсальная ветвь параподии); 13 – невроподий (вентральная ветвь параподии); 15 – папиллы на вывернутой поверхности глотки; 16 – трубка; 17 – ресничные веера, слитые параподии III – V сегментов среднего отдела тела; I – V – специализированные сегменты среднего отдела тела; 18 – вершеобразная слизевая ловушка; 19 – параподиальная ветвь, строящая эту ловушку; 20 – вентральные присоски; 21 – ресничная чаша, образованная слитыми нотоподиями II сегмента среднего отдела тела (по Meglitsch; Ashworth; MacGinitie; Quatrefages)

дают передние метамеры тела взрослого червя. Остальные сегменты последовательно образуются из зоны роста, находящейся перед пигидием. Поскольку у аннелид, как и у всех высших билатерально симметричных форм, целомические полости располагаются только в

посторальном отделе тела, они могут считаться в совокупности гомологичными метацелю трехчленных животных.

Совершенно однородная сегментация (*гомономия*) встречается только у примитивных кольчецов. Чаще наблюдается специальная дифференцировка отдельных групп сегментов (*гетерономия*) с выделением различных в функционально-морфологическом отношении отделов тела – *тагм*. Например, у олигохет гонады находятся лишь в определенных сегментах, причем гаметы выводятся наружу через специализированные нефридии. Характерный для поясковых червей железистый поясок (*клителлюм*) дифференцируется из нескольких сегментов, где сконцентрированы одноклеточные слизевые железы. Выделяемая пояском слизистая оболочка объединяет гермафродитных партнеров при копуляции и выделяет оболочку кокона для оплодотворенных яиц. Уже внешне очень четко разграничены различные группы сегментов у сидячих морских полихет (рис. 207, *В, Г*), живущих в ходах, в толще осадка или в трубках. Простомий вместе с двумя-тремя следующими сегментами, несущими нитевидные и лопастные придатки или даже венчик ресничных щупалец, образует настоящий *головной отдел* (рис. 207, *А*). На остальных сегментах появляются характерные для всех полихет двулопастные обильно покрытые хитиновыми щетинками придатки (*параподии*, рис. 207, *Б*). У свободноживущих форм они служат для плавания, но могут быть преобразованы в органы, выделяющие слизь (ловчие верши, рис. 207, *Г*), подставки жабр (рис. 207, *Б*), ресничные веера (рис. 207, *Г*) или органы прикрепления. Несмотря на такое регионарное расчленение тела червя, во всех тагмах четко различимы первичные сегменты.

Arthropoda (артроподы, или членистоногие)

Членистоногие – самый высокоразвитый тип первичноротых животных. Их тело, как и у кольчатых червей, разделено на сегменты, поэтому Кювье в 1817 г. объединил оба этих типа в группу Articulata. Филогенетически артроподы выводятся из примитивных аннелид, однако отличаются от последних характерной **комбинацией признаков:**

1. Однородная, гомономная сегментация тела полностью исчезает. Сегменты объединяются в функциональные единицы (*тагмы*), в которых метамерное расчленение часто можно установить только по набору придатков. В то время как у ракообразных число сегментов может варьировать и границы между тагмами в разных подгруппах часто не совпадают (табл. 6), у насекомых все тело и его отделы – голова, грудь (торакс) и брюшко (абдомен) – образованы уже постоянным числом сегментов (соответственно 20, 6[1)], 3 и 11), слитых в функциональные единицы.

[1)] Чаще считается, что голова насекомых образована пятью сегментами. – *Прим. перев.*

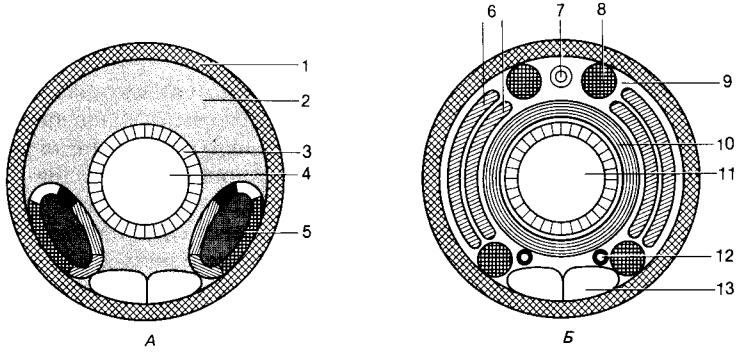


Рис. 208. Схематические поперечные разрезы через тело насекомого на двух последовательных стадиях развития; появление шизоцеля и производных мезодермы (ср. рис. 187). Органы (*Б*) и участки целомического эпителия (*А*), из которых они возникли, обозначены одинаково. 1 – эктодерма; 2 – первичная полость тела; 3 – энтодерма; 4 – просвет кишки, гомологичный просвету архентерона; 5 – целом; 6 – жировое тело; 7 – дорсальный кровеносный сосуд; 8 – продольная мускулатура; 9 – миксоцель; 10 – мускулатура средней кишки; 11 – средняя кишка; 12 – гонада; 13 – брюшной ганглий

2. С образованием тагм исходное расчленение на сегменты сильно сглаживается, и в определенных отделах тела происходит концентрация органов. Целомические мешки, в эмбриогенезе закладывающиеся метамерно, не сохраняются, а их части – *соматоплевра*, прилегающая к стенке тела, срединная *спланхноплевра*, соответствующая мезентериям, и *диссепименты* – образуют мускулатуру, гонады и кровеносные сосуды (рис. 208). В результате просвет целома объединяется с первичной полостью тела в так называемый *миксоцель*. Остатки целома сохраняются только в терминальных пузырьках (*саккулюсах*) вокруг нефридиев и в гонадах. Дорсальная сердечная трубка – единственный настоящий кровеносный сосуд – открытым передним концом и парными боковыми щелями (остиями) сообщается с миксоцелем (рис. 94), т. е. членистоногие в отличие от аннелид обладают незамкнутой кровеносной системой. Миксоцель заполняется кровью и лимфой (*гемолимфа*). Вместе с целомом исчезают и характерные для кольчецов метамерно расположенные нефридии. В модифицированном виде они остаются только в передних частях тела, образуя *антеннальные* и *максиллярные железы* у ракообразных (рис. 216), *коксальные железы* у хелицеровых и *лабиальные железы* у трахейных. Гонодукты также можно рассматривать как сильно измененные нефридии. У наземных членистоногих выделительными органами служат длинные трубковидные выросты энтодермальной средней кишки (у пауков) или эктодермальной задней кишки (у насекомых) – *мальпигиевы сосуды* (с. 198, рис. 100, *В*, 225).

3. Метамерные боковые придатки тела (у аннелид – нерасчлененные *параподии*, рис. 207, *Б*) у артропод преобразуются в *членистые конечности (артроподии)* из нескольких соединенных суставами трубчатых члеников (рис. 114, 217). Артроподии могут различными способами преобразовываться в сенсорные органы (антенны), части ротового аппарата (мандибулы, максиллы, максиллипеды, хелицеры, педипальпы), локомоторные конечности (плавательные и ходильные) или копулятивные аппараты. Гомологизация сегментов в отдельных группах артропод (и установление между ними родственных связей) в значительной степени основана на изучении различных типов придатков (ср. табл. 6).

4. Только развитие *кутикулярного скелета*, продукта секреции эпидермальных клеток, дало членистоногим возможность перейти к жизни на суше. В матриксе этой кутикулы (рис. 209) послойно в виде пластинок

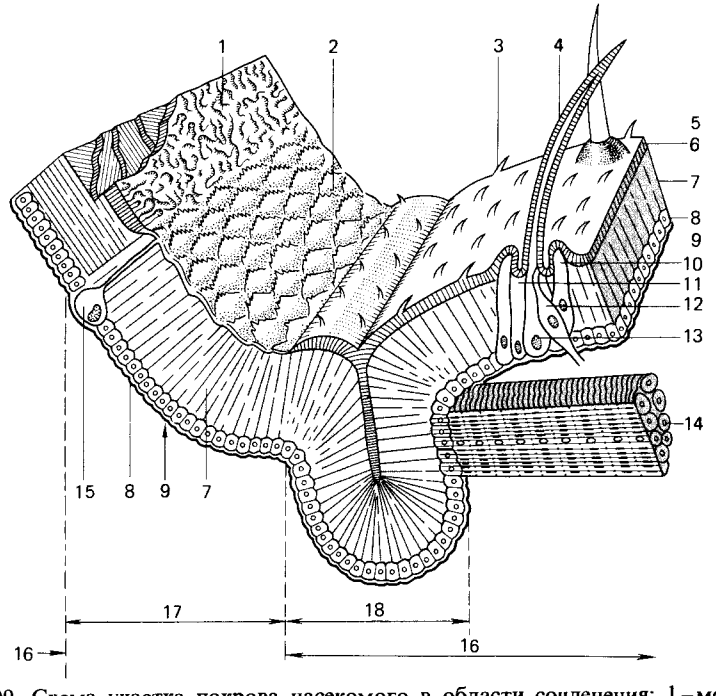


Рис. 209. Схема участка покрова насекомого в области сочленения: 1 – морщинистая структура поверхности кутикулы; 2 – чешуйчатая структура поверхности кутикулы; 3 – трихом (ложный волосок, выступ экзо- и эпикутикулы); 4 – щетинка (настоящий волосок); 5 – эпикутикула; 6 – экзокутикула; 7 – эндокутикула; 8 – эпидермальные («гиподермальные») клетки; 9 – базальная пластинка («базальная мембрана»); 10 – клетка базального кольца (образующая склеротизированный кольцевой валик в основании волоска); 11 – тормогенная клетка; 12 – сенсорная клетка; 13 – трихогенная клетка; 14 – мышечное волокно (клеточные ядра в центральном положении); 15 – железистая клетка с выводным протоком; 16 – склеротизированная кутикула (слева показаны лежащие друг на друге слои с разной направленностью волокон); 17 – сочленовная перепонка; 18 – аподема (кутикулярное впячивание покрова; место прикрепления мышц) (по Weber, Seifert)

Таблица 6. Расчленение тела и типы конечностей у членистоногих[1)]

Сегмент	Конечности								Ганглий
	Хелицеровые				Жабродышащие		Трахейнодышащие		
	Меростомовые Мечехвосты	Скорпионы	Паукообразные Пауки		Бокоплавы	Десятиногие раки	Насекомые		Насекомые
Ак									Арх
1									Проз
2									Дейт
3	Хе	Хе	Хе		Ан	Ан	Аи		Трит
4	ХН	Пе	Пе		Ан	Ан	—		ПдглГ
5	ХН	ХН	ХН		Мд	Мд	Мд	Голова	
6	ХН — Просома	ХН — Просома	ХН — Просома		Мкс — Цефалоторакс	Мкс — Голова	Мкс		
7	ХН	ХН	ХН		Мкс	Мкс	НГ		
8	ХН	ХН	ХН		Мп	Мкс	ХН		I
9	Хи	о	Ст		Мп	Мп	ХН	Торакс	II
10	Кр/ПО	–/ПО	–/ПО		Пп/Ж	Мп/Ж	ХН		III
11	ПлН/Ж	Гр	—		Пп/Ж	Мп/Ж	—		1
12	ПлН/Ж — Опистосома	–	ПБ		Пп/Ж	Кл/Ж — Торакс	—		2
13	ПлН/Ж	–	ПБ		Пп/Ж — Переон	ХН/Ж	—		3
14	ПлН/Ж		—		Пп/Ж	ХН/Ж	—		4
15	ПлН/Ж		—		Пп/Ж	ХН/Ж	—		5
16	Т	—	— — Опистосома	— — Опистосома	Пп	ХН	—		6
17		—	—	—	ПлН	Гп	—	Абдомен	7
18		—	—	—	ПлН — Метасома	Гп	—		
19		—	—	—	ПлН	ПлН	—		8
20		-	—	—	ПлН	ПлН	—		
21		—	—	—	ПлН — Уросома	ПлН — Плеон	—		
		Т			Т	Уп	—		
						Т			

[1)] Ак – акрон (простомий)
Ан – антенны
Арх – архицеребрум (со зрительной комиссурой)
Гп – гоноподы
Гр – гребневидные чувствительные органы
Дейт – дейтоцеребрум (с антеннальной комиссурой)
Ж – жабры
Кл – ходильные ноги, преобразованные в клешни
Кр – крышечка, пластиновидный продукт слияния одной пары конечностей
Мд – мандибулы
Мкс – максиллы
Мп – максиллипеды
НГ – нижняя губа (слившиеся максиллы второй пары)
о – редуцированный сегмент
ПБ – паутинные бородавки
ПдглГ – подглоточный ганглий
Пе – педипальпы
ПлН – плавательные ноги
ПО – половое отверстие
Пп – переоподы, торакальные конечности ракообразных, не превращенные в максиллипеды (ходильные ноги десятиногих раков также являются переоподами, несмотря на то, что относятся к цефалотораксу, а не к свободному переоиу)
Проз – прозоцеребрум, вместе с Арх образует протоцеребрум
Ст – стеблевидно-суженный первый сегмент опистосомы
Т – тельсон (не является настоящим сегментом, так как в нем нет целомических полостей)
Трит – тритоцеребрум (с подглоточной комиссурой)
Уп – уроподы (последняя пара плеоподов)
Хе – хелицеры
Хи – хилярии, пара сильно редуцированных одночленистых конечностей
ХН – ходильные ноги
I–III – торакальные ганглии
1–8 – абдоминальные ганглии
(–) – сегмент без конечностей

упакованы мицеллы полисахарида *хитина* (мономер – ацетилглюкозамин). Матрикс образован упрочненным (за счет «дубления» хиноном) белком *склеротонином*. Между *склеритами*, твердыми «склеротизированными» частями этого экзоскелета, находятся гибкие слабо или вовсе не склеротизированные *сочленовные перепонки*, обеспечивающие подвижность склеритов относительно друг друга. С развитием экзоскелета и членистых конечностей появляется сложная система мышц, крепящихся изнутри к кутикуле (рис. 114). Все движения частей тела и внутренних органов связаны с мышцами, поскольку реснички полностью отсутствуют, что не в последнюю очередь объясняется кутикулярным покровом эпидермиса (ср. круглые черви, с. 367). Вследствие относительно высокой плотности экзоскелета размеры тела быстро передвигающихся артропод по энергетическим соображениям не могут превысить определенного предела. Самыми крупными их представителями были ракоскорпионы, обитавшие в палеозойских морях (до 1,8 м, с. 384). У насекомых, наиболее высокоразвитых членистоногих, газообмен осуществляется не через гемолимфу, а через стенки проходящих в теле трубчатых впячиваний поверхности тела (*трахей*), доставляющих кислород в газовой фазе непосредственно к месту потребления (рис. 226, 227). Скорость диффузии O_2 в этой системе трубок дополнительно ограничивает размеры тела.

Вследствие развития жесткого экзоскелета рост может происходить только путем периодического сбрасывания ставшей слишком тесной кутикулярной оболочки при повторяющихся линьках (*экдизисах*). Эктодермальный эпителий (*интегумент*) периодически выделяет новую хитиновую кутикулу, которая затем отвердевает.

Описанная совокупность признаков подняла функциональную организацию членистоногих на такую высоту, что по числу видов они далеко опередили прочие группы животных (табл. 5) и сумели заселить все типы местообитаний большим количеством специализированных форм. Их адаптивная радиация в значительной степени основана на преобразовании членистых конечностей, приводящем как к разделению на крупные систематические группы (табл. 6), так и к развитию особых экологических приспособлений (рис. 229–233). Видимо, именно это своеобразие плана строения артропод ведет к тому, что уже относительно небольшие отклонения в размерах тела, расчленении и строении конечностей создают новые адаптивные возможности, обеспечивая эволюционный успех этих животных.

Между аннелидами и членистоногими помещают тип червеобразных **онихофор** (Onychophora, рис. 210, 221), немногочисленные современные представители которых обитают на поверхности почвы в тропиках, преимущественно в Южном полушарии. Их метамерное строение выражается только в расположении парных нечленистых культевидных *конечностей*, поскольку частая кольчатость тонкой хитиновой кутикулы не согласована с сегментацией тела, занятого внутри, как и у артропод, *миксоцелем*. Простые *камерные глаза, кожно-мускульный мешок* и сегментарные *нефридии* являются «аннелидными» чертами организации

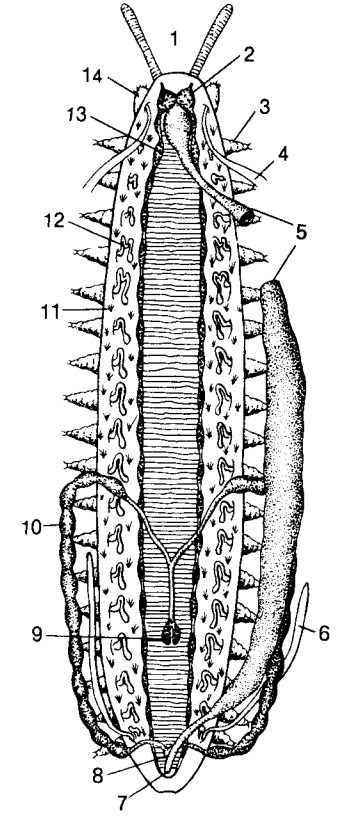


Рис. 210. Схема организации *Peripatus:* 1 – антенны; 2 – мозг; 3 – ноги; 4 – слизеобразующие железы, открывающиеся на оральных папиллах; их секрет служит для захвата добычи и защиты; 5 – кишка; 6 – коксальные железы (открываются у ног последней пары); 7 – анус; 8 – половое отверстие; 9 – яичник; 10 – матка; 11 – трахеи; 12 – нефридии; 13 – брюшная нервная цепочка; 14 – оральные папиллы (по Balfour, Moseley)

онихофор; правда, нефридии здесь начинаются терминальным пузырьком и открываются у основания конечностей. Помимо миксоцеля к признакам членистоногих относятся собранные пучками *трахеи*, прободенное остиями *сердце* и разделение мозга на прото-, дейто- и тритоцеребрум. Трудно судить, можно ли рассматривать онихофор как мозаичный тип (с. 428), переходный между аннелидами и членистоногими (*«теория перипата»*). Надо также учитывать, что переход к наземной жизни мог привести к независимой выработке «артроподоподобных» структур у разных исходных форм. В таком случае речь шла бы не о прямом филогенетическом родстве, а лишь о конвергентном сходстве с организацией членистоногих.

Для выяснения *филогенетических связей* среди артропод используют преимущественно конечности. Прежде всего пытаются установить гомологию передних сегментов тела на основе относящихся к ним типов придатков. При этом в центре внимания стоит вопрос о *цефализации*, т. е. о степени участия отдельных сегментов в образовании головы. Как показано в табл. 6, граница между «головой» (*просомой*) и прочими

тагмами (*опистосомой, тораксом*) у хелицеровых и мандибулярных занимает различное положение.

У насекомых голова несет помимо дистантных органов чувств - *глаз*, связываемых с проблематичным преантеннальным сегментом, и *антенн* – три пары *ротовых придатков*. В отличие от этого у ракообразных в состав переднего отдела (*головогруди*, или *цефалоторакса*) входит непостоянное число специализированных грудных конечностей (*торакоподов*), ногочелюстей (*максиллипедов*). Наконец, складка, идущая от заднего края головы (*карапакс*), закрывает у них сверху отдел тела с торакальными ходильными конечностями. В результате головогрудь десятиногих раков функционально соответствует просоме хелицеровых, однако по сегментации не гомологична ни ей, ни голове насекомых.

Только полностью вымершие **трилобиты** как самая примитивная группа членистоногих не имеют, кроме пары антенн (гомология которых с антеннами остальных артропод еще не очевидна), специализированных головных придатков. Все их конечности сходны по облику (гомономны) и состоят из единственной многочленистой главной ветви[1]. Для ракообразных характерны уже *двуветвистые конечности* (с. 390, рис. 217). Если выводить этот тип придатков из двулопастных параподий аннелид (рис. 207, *Б*), то ракообразные должны представлять отдельную линию развития, идущую от «протоартропод». В пользу этой гипотезы говорит то, что у представителей второй линии (трилобитов и хелицеровых) полностью отсутствуют также мандибулы (Amandibulata). Как и немандибулярные, онихофоры, сочетающие в своей организации признаки аннелид и артропод и потому, возможно, являющиеся современными представителями протоартропод, имеют одноветвистые («одночленистые») конечности. Это же относится и к насекомым, которые, однако, из-за наличия мандибул тесно связаны в филогенезе с ракообразными. Эти соображения еще раз демонстрируют трудности (ср. с. 372), возникающие при попытках установить систематические связи между высшими таксонами на основе отдельных изолированных признаков.

Chelicerata (хелицеровые)

Merostomata (меростомовые): а) **Xiphosura** (мечехвосты): *Limulus polyphemus* (рис. 211) – у Атлантического побережья Северной Америки; б) **Eurypterida** (= Gigantostraca): ракоскорпионы, 200 вымерших в палеозое видов длиной до 1,8 м. **Arachnida** (паукообразные): а) **Scorpiones** (скорпионы, рис. 212); б) **Pedipalpi** (жгутоногие); в) **Araneae** (пауки, рис. 213); г) **Pseudoscorpiones** (ложноскорпионы); д) **Solifugae** (фаланги, или сольпуги); е) **Opiliones** (сенокосцы); ж) **Acari** (клещи,

[1] Это не совсем точно. От основания (протоподита) главной ветви конечности трилобита отходит наружная ветвь – преэпиподит. – *Прим. перев.*

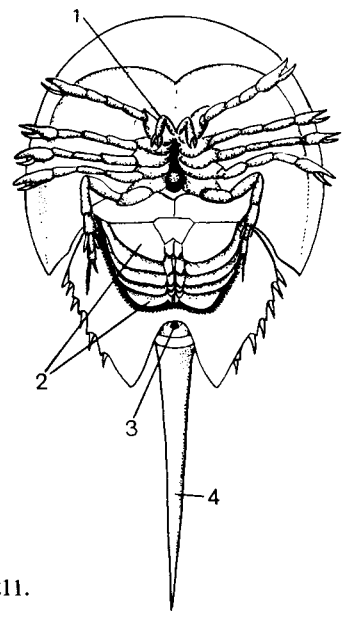


Рис. 211.

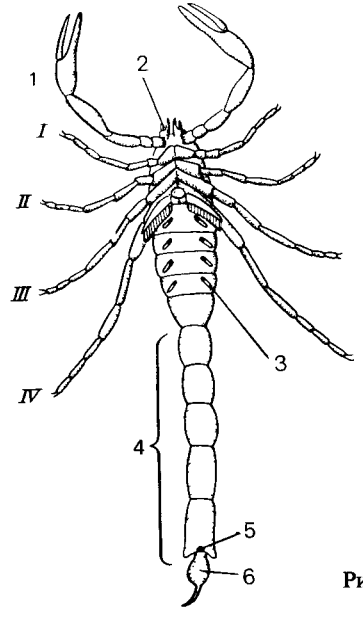


Рис. 212.

Рис. 211. *Limulus polyphemus* (мечехвост) с брюшной стороны: 1 – хелицеры; 2 – абдоминальные конечности (плавательные ноги); 3 – анус; 4 – хвостовой шип (по Packard)

Рис. 212. Скорпион: 1 – педипальпы; I – IV – пары ходильных ног, между ногами IV пары – половое отверстие; 2 – хелицеры; 3 – дыхательные щели; 4 – метасома («постабдомен»); 5 – анус; 6 – ядовитый шип

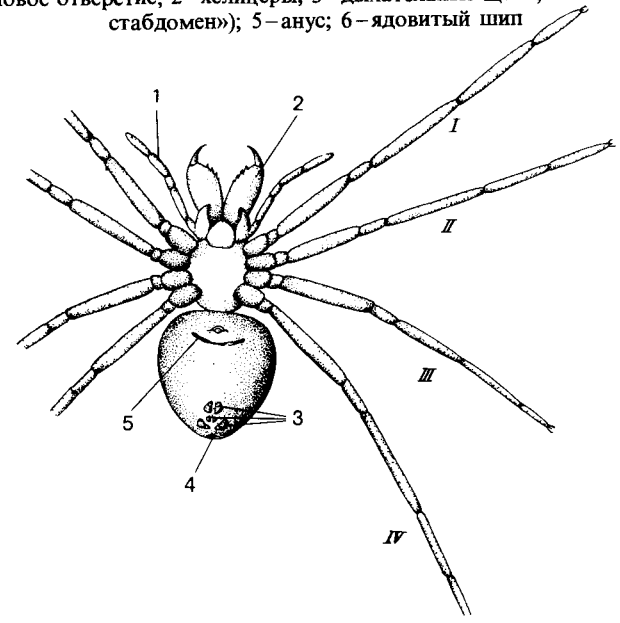


Рис. 213. Паук: 1 – педипальпы; 2 – хелицеры; 3 – паутинные бородавки; 4 – анус; 5 – дыхательная щель, ведущая в легкие, перед ней половое отверстие; I – IV – ходильные ноги

Рис. 214.



Рис. 215.

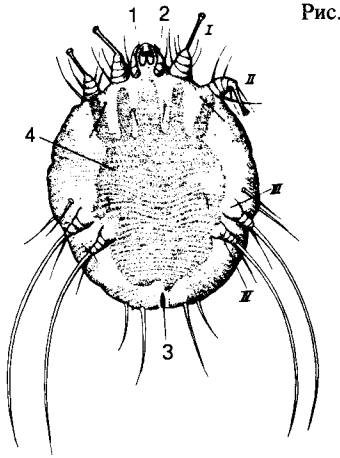


Рис. 214. *Ixodes ricinus* (собачий клещ), самки; *А* – голодная; *Б* – насосавшаяся крови. 1 – педипальпы; 2 – хелицеры; I – IV – пары ходильных ног

Рис. 215. *Sarcoptes scabiei* (чесоточный зудень), самка: 1 – хелицеры; 2 – педипальпы; 3 – анус; 4 – кишка; I – IV – пары ходильных ног

рис. 214 и 215); з) **Pantopoda**[1] (морские пауки) – причудливые, почти полностью состоящие из ног обитатели морского дна.

У хелицеровых нет антенн и мандибул. Первая пара их конечностей – клешненосные *хелицеры* – по плану строения относится к первому постмандибулярному сегменту. Следующая пара представляет собой либо обычные ходильные ноги (у мечехвостов), либо специализированные *педипальпы*, несущие сильные клешни (у скорпионов, ложноскорпионов) или под пластинчатым расширением своих базальных члеников замыкающие сзади преддверие ротовой полости (табл. 6).

Выраженное расчленение тела примитивных морских представителей (например, ракоскорпионов) у хелицеровых имеет тенденцию утрачиваться. В то время как просома, т. е. передняя часть тела, образованная шестью слитыми сегментами с конечностями, никогда не подразделяется на отделы с ротовыми и ходильными придатками (как голова и грудь у насекомых), число сегментов опистосомы и степень их слияния сильно варьируют. У скорпионов (рис. 212), первых животных, перешедших в силуре к жизни на суше, опистосома состоит из 13 сегментов, из которых пять последних, как и у вымерших ракоскорпионов, имеют вид узких колец (*метасома*) и несут на конце тельсон с ядовитым пузырем и шипом. Конечности на опистосоме присутствуют только у мечехвоста (рис. 211), где они представлены пластинчатыми плавательными ножками с жабрами. Однако даже у пауков (рис. 213), наиболее разнообразной группы среди хелицеровых (20 000 видов), мешковидная опистосома,

[1] Чаще морских пауков не относят к хелицеровым, а считают изолированной группой членистоногих. – *Прим. перев.*

судя по эмбриональному развитию и метамерии продольных дорсальных мышц, образована 12 слившимися сегментами. Перед паутинными бородавками (видоизмененными конечностями четвертого и пятого сегментов опистосомы) они вытянуты, а затем сильно редуцированы, так что паутинные бородавки практически находятся на заднем конце тела. Подвижность опистосомы увеличена за счет превращенного в тонкий стебелек ее первого сегмента. Наиболее резко эта особенность строения выражена у пауков. У *карликовых* паукообразных, особенно у клещей, обычно не превышающих в длину 1–2 мм (рис. 214, 215), просома и опистосома слиты в единое мешковидное образование.

Концентрация сегментов тела в два отдела сопровождается параллельной консолидацией внутренних органов. Брюшная нервная цепочка у скорпионов еще сохраняет типичное строение, но у пауков она сливается в единственный звездообразный *брюшной ганглий*. Другие сегментарно закладывающиеся органы также уменьшаются в числе. *Половое отверстие* у всех хелицеровых помещается на вентральной стороне второго сегмента опистосомы. Естественно, такое «неудобное» его положение в середине тела затрудняет обязательное для наземных животных внутреннее оплодотворение, поэтому у сенокосцев развился длинный пенис, а другие паукообразные откладывают сперматофоры или переносят сперму с помощью педипальп. Выделительные органы (*коксальные железы*) находятся в одном или двух сегментах просомы. Экскреторные функции дополнительно выполняют трубковидные выросты средней кишки (мальпигиевы сосуды, с. 198, 378). Дыхательные органы паукообразных, образованные эктодермальными выпячиваниями (*легкие* и *трахеи*), ограничены одним-четырьмя сегментами опистосомы. При этом филогенетически более древние легкие появляются у заднего края зачатков опистосомальных конечностей, что доказывает их гомологию с жабрами (ср. мечехвосты, табл. 6).

У хелицеровых нет мандибул, т. е. жевательных органов, поскольку хелицеры служат только для схватывания добычи (рис. 228, *В*). Поскольку рот у паукообразных к тому же крайне узок, жертва должна перевариваться снаружи (преорально), а уже потом высасываться с помощью особо устроенной эктодермальной передней кишки (внекишечное пищеварение, с. 174).

В то время как скорпионы и пауки, за немногими исключениями (водяной паук *Argyroneta aquatica*), – наземные животные, клещи освоили все типы местообитаний и используют все источники питания. Среди них известны как свободноживущие формы, так и паразиты животных и растений.

Crustacea (ракообразные)

Anostraca (жаброногие): *Artemia*; **Phyllopoda** (листоногие): *Triops* (щитень); **Onychura** (среди прочих групп – **Cladocera**, ветвистоусые): *Daphnia*; **Ostracoda** (ракушковые); **Copepoda** (веслоногие): *Cyclops*; **Branchiura** (кар-

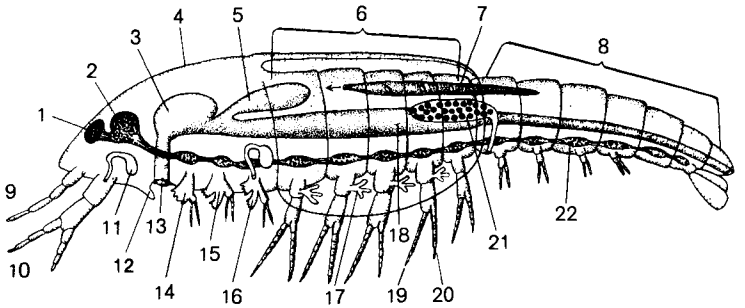


Рис. 216. Схема организации ракообразного: 1 – парные сложные глаза; 2 – мозг; 3 – передняя кишка; 4 – голова; 5 – печень; 6 – торакс; 7 – сердце; 8 – плеон; 9, 10 – первые и вторые антенны; 11 – выделительный орган (антеннальная и позади нее максиллярная железы); 12 – верхняя губа; 13 – рот; 14 – мандибула; 15, 16 – первая и вторая максиллы; 17 – жаберные придатки; 18 – кишка; 19 – эндоподит; 20 – экзоподит; 21 – гонада; 22 – брюшная нервная цепочка

поеды); **Cirripedia** (усоногие): *Lepas* (морские уточки), *Balanus* (морские желуди). **Malacostraca** (высшие ракообразные); среди прочих групп: а) **Decapoda** (десятиногие раки): *Crangon* (креветки), *Palinurus* (лангусты), *Homarus* (омары), *Astacus* и *Cambarus* (речные раки), *Pagurus* (раки-отшельники), *Carcinus* (крабы); б) **Isopoda** (равноногие); в) **Amphipoda** (бокоплавы): *Gammarus*.

У всех мандибулярных, отличающихся от хелицеровых прежде всего головными придатками, помимо *мандибул* (рис. 228) присутствуют конечности двух следующих сегментов – *максиллы* с расширенными базальными и уменьшенными или полностью редуцированными дистальными члениками, участвующие в захватывании пищи. Перед «ротовым аппа-

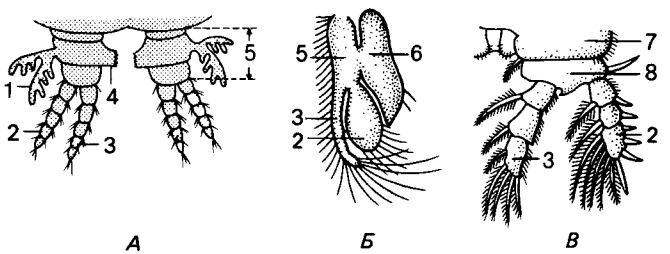


Рис. 217. Двуветвистые ноги ракообразных: *А* – схема; *Б* – листовидная ножка *Nebalia* (листоногие); *В* – двуветвистая торакальная нога *Cyclops* (веслоногие). На рис. *Б* и *В* обращенная внутрь сторона слева, обращенная наружу – справа. 1 – жабра; 2 – экзоподит; 3 – эндоподит; 4 – жевательный отросток (эндит); 5 – протоподит, непарный базальный членик, состоящий из прекоксы, коксо- и базиподита; 6 – эпиподит; 7 – коксоподит; 8 – базиподит (по Claus; Gurnay; Matthes)

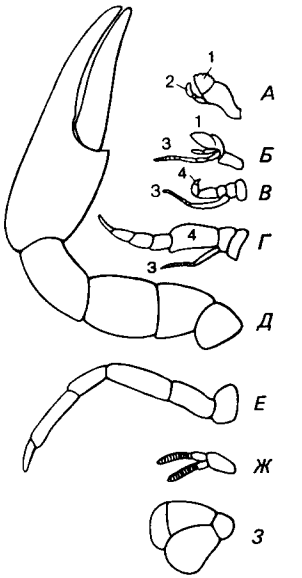


Рис. 218. Некоторые конечности речного рака (*Astacus fluviatilis*) как пример модификаций основного плана строения двуветвистой конечности на последовательно расположенных сегментах (сериальная гомология): *А* – мандибула; *Б*–*Г* – первая – третья максиллипеды (можно видеть постепенную редукцию жевательного отростка и экзоподита и увеличение эндоподита); *Д* – первая ходильная нога (преобразована в клешню); *Е* – четвертая ходильная нога; *Ж* – третий плеопод; *З* – последний плеопод (уропод). 1 – жевательный отросток; 2 – щупик (вероятно, экзоподит); 3 – экзоподит; 4 – эндоподит

ратом» находятся две пары антенн, также отсутствующих у хелицеровых (табл. 6). Эти пять пар головных придатков (и шесть пар ганглиев) – единственное указание на исходную метамерию головы мандибулярных, поскольку в противоположность следующим отделам тела (*торакс, плеон* или *абдомен*) она не имеет у них ни наружных, ни внутренних границ между сегментами. В то время как граница между просомой и опистосомой у хелицеровых или между головой и грудью у насекомых всегда разделяет одни и те же сегменты (табл. 6), соответствующие тагмы в разных группах ракообразных включают разные их комбинации.

Чаще всего голова сливается с одним или несколькими туловищными сегментами (*торакомерами*) в головогрудь, часто покрытую сверху щитовидным *карапаксом*, разросшейся эктодермальной складкой заднего края головы (рис. 216). В этом случае оставшиеся свободными торакомеры образуют *переон*. Передние конечности слитых с головой торакомеров во многих случаях преобразуются в ногочелюсти (*максиллипеды*), в результате чего передние туловищные сегменты ракообразных относятся к голове функционально. Как правило, следующие за максиллипедами локомоторные торакальные конечности (*переоподы*) не включаются в головогрудь (исключение – Malacostraca). Задняя часть тела (*плеон*) ракообразных не гомологична ни опистосоме хелицеровых, ни брюшку насекомых; только у Malacostraca она несет конечности в виде листовидных плавательных ног. Это одна из причин, из-за которой высших ракообразных, включающих самых крупных представителей группы (омары, лангусты), нельзя считать в филогенетическом отношении самой продвинутой и специализированной ее ветвью.

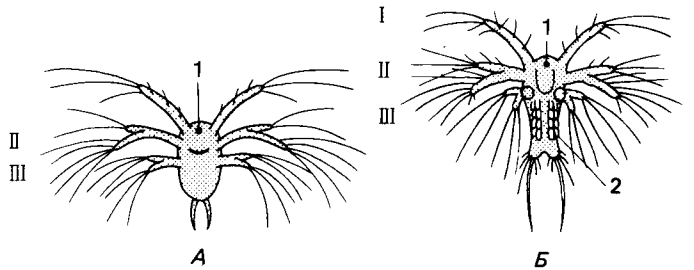


Рис. 219. Личинки науплиус (*А*) и метанауплиус (*Б*) десятиногого рака *Trachypenaeus constrictus* (вид с вентральной стороны): I–III – первые три пары придатков, соответствующие у взрослых особей первым антеннам, вторым антеннам и мандибулам; 1 – непарный срединный глаз (науплиальный глаз), состоящий из трех соединенных глазков с пигментными бокалами; 2 – закладки конечностей нескольких следующих за третьим сегментов (по Kaestner)

Для ракообразных типичны *двуветвистые конечности* (рис. 217), которым на основании формального сходства с параподиями кольчатых червей придается большое филогенетическое значение (рис. 207, *Б*; с. 384). Такая конечность состоит из трехчленистого базального *протоподита* с вильчато отходящими от него медианным *эндоподитом* (ходильная ветвь ноги) и латеральным *экзоподитом* (плавательная ветвь ноги). Поскольку *эндоподит* высших ракообразных расчленением и внешним обликом напоминает ходильные ноги хелицеровых и насекомых, ноги у этих групп часто выводятся из таких двуветвистых конечностей (редукция экзоподита). Непарный протоподит может нести на наружных боковых придатках (*эпиподитах*, или *экзитах*) жабры; его внутренние боковые придатки (*эндиты*) на околоротовых конечностях часто превращены в сильно склеротизированные жевательные зубы или пластины (части ротового аппарата). Обладая общим исходным планом строения, конечности ракообразных претерпели различные адаптивные изменения, преобразовавшись в органы чувств, хватательные и ротовые придатки, плавательные и ходильные ноги, дыхательные и копулятивные органы, приспособления для защиты потомства (рис. 218). Они наглядно демонстрируют, что адаптивные возможности плана строения членистоногих в значительной степени основаны на изменчивости их сериально гомологичных (с. 330) придатков, широко использующейся в филогенезе. В строении конечностей проявляются и *половые различия*. Так, передние абдоминальные[1)] ножки у самцов речного рака вытянуты в трубку и используются при копуляции для переноса спермиев в женские половые отверстия, расположенные у основания третьей пары

[1)] Правильнее говорить «плеональные», одиако традиционно применительно к плеону десятиногих используется термин «абдомен», или «брюшко». – *Прим. ред.*

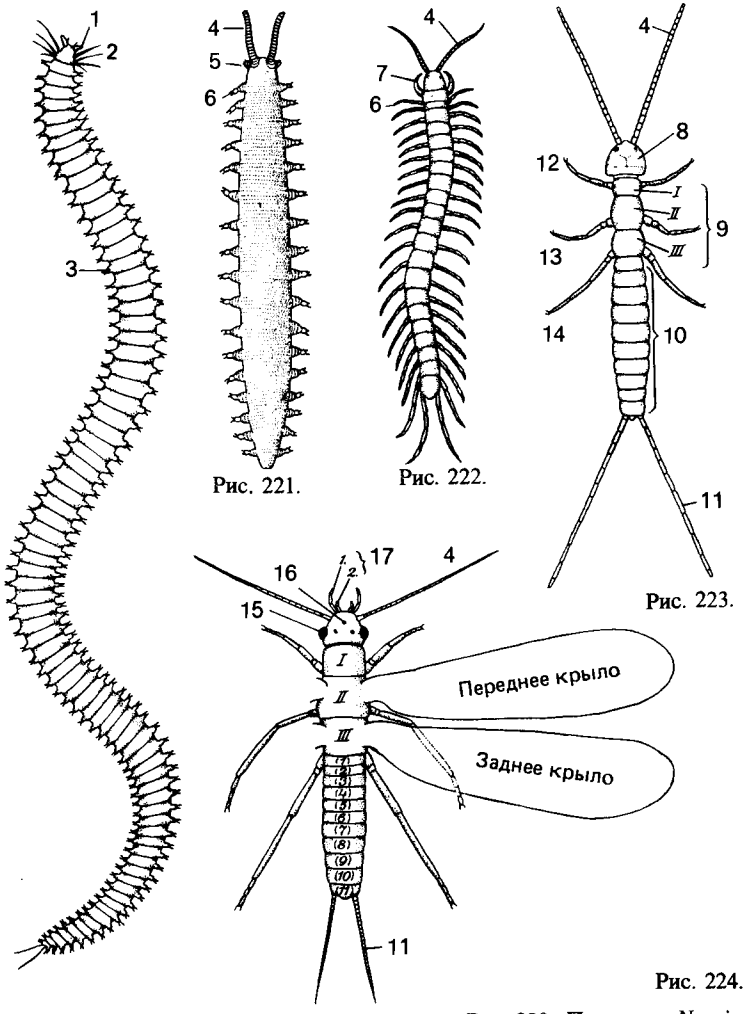


Рис. 220. Рис. 221. Рис. 222. Рис. 223. Рис. 224.

Рис. 220–224. Планы строения аннелид и артропод. Рис. 220. Полихета *Nereis*. Рис. 221. Онихофора *Peripatus*. Рис. 222. Многоножка *Scolopendra*. Рис. 223. Первичнобескрылое насекомое *Campodea*. Рис. 224. Крылатое насекомое (схема). 1 – пальпы; 2 – антенны; 3 – параподии; 4 – усики (антенны); 5 – оральные папиллы; 6 – ноги; 7 – ногочелюсти; 8 – голова; 9 – грудь; 10 – брюшко; 11 – хвостовые щетинки (анальные церки); 12–14 – три пары торакальных ног у насекомых; 15 – фасеточные глаза; 16 – простые глазки; 17 – щупики; I – проторакс; II – мезоторакс; III – метаторакс, (1)–(11) – абдоминальные сегменты

ходильных ног (половые отверстия самцов находятся у основания пятой пары ходильных ног). У самки первая абдоминальная пара конечностей рудиментарна. К следующим за ней двуветвистым придаткам

(рис. 218, *Ж*) прикрепляются оплодотворенные яйца. Здесь протекает их эмбриональное развитие вплоть до вылупления ранней личинки.

Особенность *онтогенеза* ракообразных в том, что личинки выходят из яйца с меньшим, чем у взрослых животных, числом сегментов, которое затем увеличивается, достигая типичного для каждой группы количества в ходе постэмбрионального развития и связанных с ним линек (*анамерия*). Науплиус, характерная личинка ракообразных, состоит лишь из трех сегментов с плавательными придатками (рис. 178, 219). Эти придатки у взрослой формы превращаются в первые и вторые антенны, а также мандибулы. Закладка уже в яйце всех сегментов (*эпимерия*, например, у десятиногих раков) должна рассматриваться как вторичное явление. Среди других членистоногих анамерия встречается лишь у многоножек и у немногих примитивных насекомых.

Подобно паукообразным и насекомым на суше, ракообразные образуют в соленых и пресных водах доминирующую группу членистоногих. Мелкие их формы длиной обычно 1–2 мм или еще меньше составляют значительную часть морского и пресноводного планктона (прежде всего лишенные карапакса веслоногие и ветвистоусые, тело которых покрыто двустворчатым панцирем) или (например, ракушковые рачки) населяют дно водоемов. Среди микроскопически мелких Ostracoda с телом, редуцированным до 5–7 несущих конечности сегментов и полностью заключенным в карапакс из двух боковых створок, известны многочисленные ископаемые формы, которые, как и фораминиферы (с. 339), широко используются для характеристики геологических отложений, прежде всего при разведке нефти. Личинка морских усоногих (например, морских желудей, густо покрывающих прибрежные скалы и камни) прикрепляется к субстрату в области первых антенн (с. 322) и из карапакса, укрепленного известковыми пластинами, образует домик, откуда высовывается фильтрующий аппарат, представленный шестью двуветвистыми торакальными конечностями (усоножками). *Морские паразиты* с телом, измененным настолько, что в них трудно узнать ракообразных, известны среди веслоногих (паразиты рыб), а наиболее причудливые формы – среди усоногих, например Rhizocephala (корнеголовые) – *Sacculina* в крабах (рис. 187, с. 324). Немногие перешедшие к *наземному образу жизни* ракообразные представлены крупными формами Malacostraca (например, *Birgus latro*, пальмовый вор). Полуназемный образ жизни на побережье ведут крабы (*Brachyura*, рис. 163, 178), чей сильно редуцированный плеон подогнут под головогрудь. Однако наиболее успешно осваивают наземный биотоп равноногие. У их представителей (мокрицы Oniscoidea, например, *Porcellio*) экзоподиты плеоподов преобразованы в специальные органы воздушного дыхания.

Tracheata (трахейнодышащие)

1. **Myriapoda** (многоножки): **Chilopoda** (губоногие): *Lithobius* (костянка), *Scolopendra* (сколопендры – средиземноморские виды); **Diplopoda**

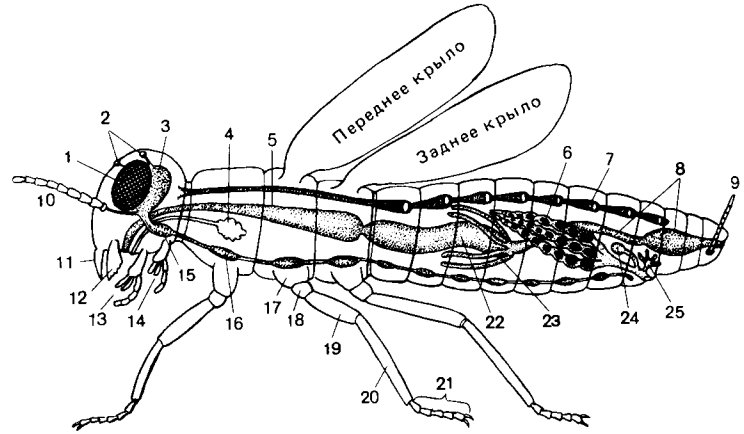


Рис. 225. Схема организации самки крылатого насекомого: 1 – сложный глаз; 2 – простой глазок; 3 – мозг; 4 – слюнная железа; 5 – передняя кишка; 6 – яичник; 7 – сердце; 8 – задняя кишка; 9 – хвостовые щетинки (церки); 10 – антенны; 11 – верхняя губа; 12 – мандибула; 13–14 – первая и вторая максиллы; 15 – подглоточный ганглий; 16 – брюшная нервная цепочка; 17 – тазик; 18 – вертлуг; 19 – бедро; 20 – голень; 21 – лапка; 22 – средняя кишка; 23 – мальпигиевы сосуды; 24 – семяприемник; 25 – придаточные железы выводного канала женской половой системы

Рис. 226.

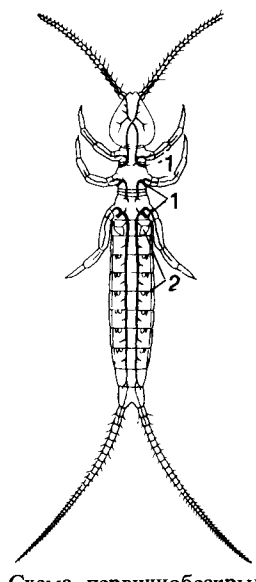


Рис. 227.

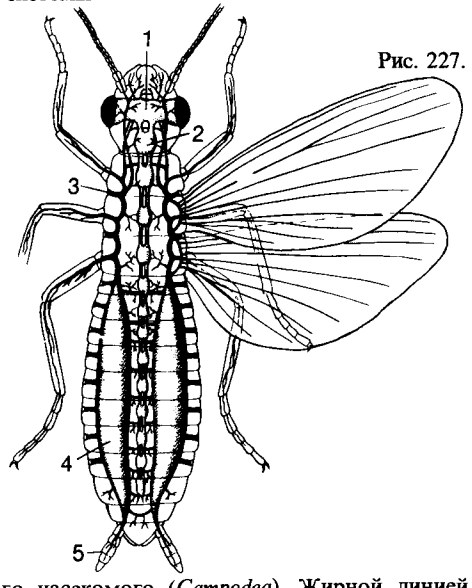


Рис. 226. Схема первичнобескрылого насекомого (*Campodea*). Жирной линией выделена еще не сплошная трахейная система: 1 – стигмы; 2 – рудименты конечностей (по Grassi, Marten)

Рис. 227. Нервная и трахейная системы крылатого насекомого: 1 – мозг; 2 – подглоточный ганглий; 3 – стигма; 4 – воздушный мешок; 5 – хвостовые щетинки (анальные церки) (по Weber)

(двупарноногие): *Julus* (кивсяк); **Pauropoda** (пауроподы); **Symphyla** (симфилы).

2. **Hexapoda** (насекомые): а) **Apterygota** (бескрылые насекомые): **Diplura** (вилохвостки): *Campodea* (рис. 223); **Protura** (бессяжковые); **Collembola** (ногохвостки); **Thysanura** (щетинохвостки): *Lepisma* (чешуйница), *Machilis*. б) **Pterygota** (крылатые насекомые, см. табл. 7, рис. 224, 225).

В верхнем силуре почти одновременно с хелицеровыми (скорпионами) к жизни на суше перешли представители мандибулярных – многоножки. Органами дыхания им служат трахеи (с. 194), трубковидные впячивания покровов, не гомологичные одноименным органам паукообразных (с. 388) и онихофор (с. 383). Трахеи начинаются узкими наружными отверстиями (стигмами), снабженными у насекомых замыкательным аппаратом, и как эктодермальные образования выстланы тонкой несклеротизированной кутикулой (*интимой*). Интима заменяется при каждой линьке. У насекомых стигмы расположены на двух задних торакальных сегментах и в различном у разных групп числе на абдоминальных сегментах. Через короткий канал они ведут в два или более главных продольных ствола, которые у хорошо летающих видов могут расширяться в мощные воздушные мешки (рис. 226, 227).

У всех трахейнодышащих отсутствует вторая пара антенн, свойственная ракообразным, однако соответствующий *интеркалярный сегмент* с задним отделом мозга (*тритоцеребрум*, табл. 6) сохраняется между антеннами и мандибулами. Ганглии следующих трех сегментов (мандибулярного и двух максиллярных) слиты в *подглоточный ганглий*. На мандибулах уже нет никаких *щупиков* (ср. с ракообразными, рис. 216,

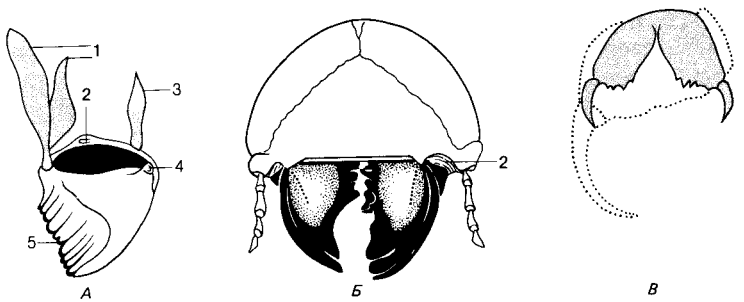


Рис. 228. Функциональная морфология мандибул насекомых. *А* – трехмерная схема типичной мандибулы. *Б* – вид спереди мандибул личинки жука-носорога (*Oryctes nasicornis*); верхняя губа (лабрум) удалена. *В* – для сравнения – зона действия хелицер примитивных (Orthognatha, например, пауков-птицеядов; пунктир) и высокоразвитых (Labidognatha, например, пауков-кругопрядов; заштриховано) хелицеровых. Во втором случае хелицеры, как и мандибулы насекомых, в работе обращены друг к другу (перпендикулярно длинной оси тела) и при одинаковой области захвата могут быть меньше по размеру, чем движущиеся в плоскости этой оси хелицеры Orthognatha. 1, 3 – сухожилия приводящих и отводящих мышц; 4, 2 – задний и передний сочленовные мыщелки; 5 – режущий край (по Weber; Kaestner)

218). Они представляют собой превращенные в мощные жевательные пластины (челюсти) базальные членики конечностей (рис. 228). *Первые максиллы* несут «ножковидные» щупики, а вторые соединены в пластиновидную нижнюю губу (*лабиум*), закрывающую сзади предротовое пространство. Ротовые придатки первоначально (а у большинства многоножек и сейчас) устроены как щипцы, но у насекомых они часто преобразуются в разнообразные колющие, сосущие и лижущие органы (рис. 229–233). Антеннальный, интеркалярный, мандибулярный и максиллярные сегменты образуют у трахейнодышащих единую головную капсулу (с. 383), куда в отличие от прочих групп членистоногих не включаются сегменты с холодильными ногами.

У **многоножек** туловище состоит из почти гомономных сегментов с однотипными парами конечностей (рис. 222). Ведущие хищный образ жизни губоногие (с 15–170 сегментами, несущими ходильные ноги) считаются здесь наиболее примитивной группой, еще во многом напоминающей аннелидных предков. Ходильные ноги первой пары превращены у них в ядовитые «когти». У растительноядных двупарноногих сегменты тела слиты попарно, и каждый двойной сегмент включает в связи с этим по две пары конечностей, ганглиев, стигм и остий в сердечной трубке. Такое слияние сегментов может быть приспособлением к поступательному движению в почве.

У **насекомых** туловище всегда подразделяется на *торакс*, или грудь (три сегмента, сросшихся в двигательный аппарат), и *абдомен*, или брюшко. Каждый торакальный сегмент (про-, мезо- и метаторакс, или, соответственно, передне-, средне- и заднегрудь) несет одну пару ходильных ног (отсюда название "Hexapoda" шестиногие). Поскольку никаких признаков их двуветвистого происхождения нет, одноветвистость этих конечностей следует считать исходным признаком (с. 384). Нога всегда подразделяется на *тазик, вертлуг, бедро, голень* и *лапку*. Это отличает ее от ходильных конечностей паукообразных (также одноветвистых), где число члеников специфично для разных групп.

Чтобы ноги могли эффективно двигаться, их мускулатура должна прикрепляться к тораксу и сокращаться, имея твердую опору. Сильная *склеротизация* (с. 379) торакальных сегментов, т. е. места прикрепления мышц и опоры конечностей, удовлетворяет обоим условиям, однако она неравномерно распределена по их кутикуле. В связи с исчезновением у насекомых сплошного кожно-мускульного мешка аннелид мощные сегментарные продольные мышцы прикрепляются непосредственно к межсегментным складкам, образующим направленные внутрь сильно склеротизированные выступы (*антекосты*) (рис. 234). Чтобы сохранялась подвижность всего туловища, впереди или позади антекост, т. е. в переднем или заднем по отношению к ним сегменте, образуется гибкая сочленовная перепонка. Таким образом, внешне различимые границы между сегментами насекомого соответствуют *вторичной сегментации*, тогда как истинные границы между ними обозначены антекостами. Кольцо сегмента сильно склеротизировано в дорсальной (*тергум*) и

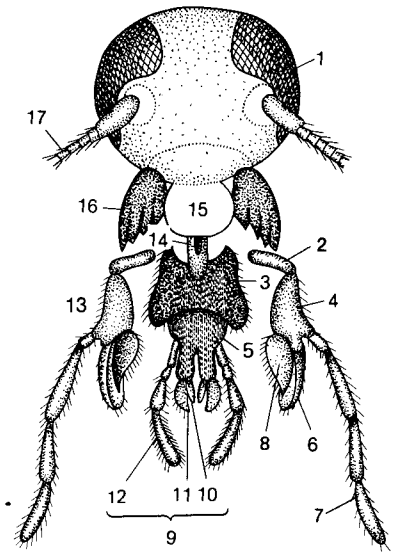


Рис. 229

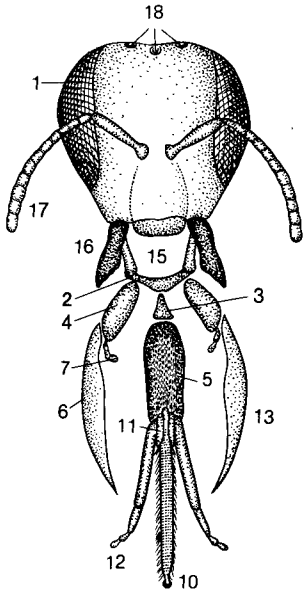


Рис. 230

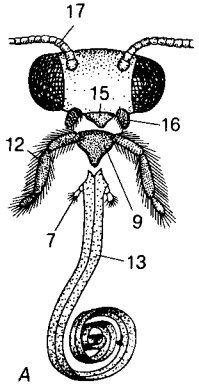


Рис. 231

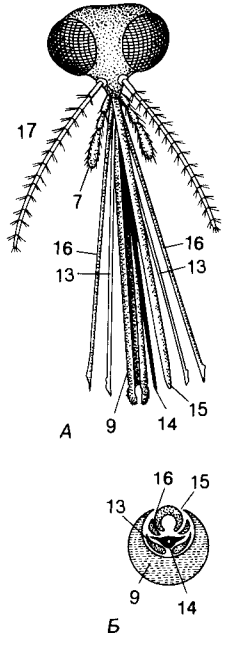


Рис. 232

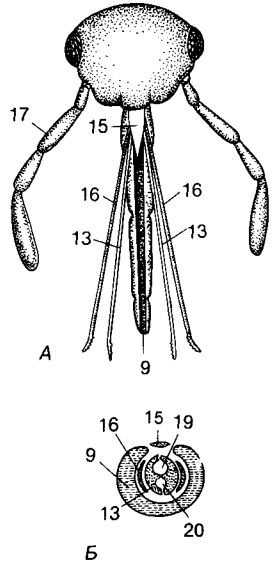


Рис. 233

вентральной (*стернум*) областях, где формируются соответствующие склериты – *тергит* и *стернит*, между которыми находятся мягкие боковые стенки – *плейрумы*. Склериты закладываются в плейральной мембране только в местах причленения к груди конечностей и крыльев для укрепления двигательного аппарата (*плейриты*) (рис. 236, *В, Г*). У большинства насекомых (Pterygota) на мезо- и метаторакс имеются *крылья*, развивающиеся из боковых складок-выпячиваний (*паранотумов*) спинных пластин. Они лишены мускулатуры и расчленения на сегменты, поэтому не могут быть гомологизированы с конечностями. Между обоими эпидермальными слоями, непосредственно прилегающими друг к другу в плоскости крыла, миксоцель сохраняется только в жилках, по каждой из которых обычно проходят трахея и нерв. Причленение и движение крыла (рис. 113) являются показательным примером высокоточной функционально-морфологической системы.

Отсутствие крыльев у Apterygota первично, однако и среди Pterygota в ходе эволюции появились вторичнобескрылые формы (пухоеды, вши,

Рис. 229–233. Типы ротовых аппаратов насекомых. Рис. 229. *Грызущий* тип, свойственный многим примитивным группам (тараканы, прямокрылые). Верхняя губа (лабрум, 15) имеет вид непарной кожной складки, прикрывающей мандибулы (16). Максиллы (13) еще сильно расчленены и состоят из двух члеников – основного (кардо, 2) и стволика (стипеса, 4), челюстного щупика (7), а также наружной и внутренней лопастей. Внутренняя лопасть (лациния, 8) служит для жевания, а наружная (галея, 6) несет вкусовые рецепторы. Максиллы второй пары (9) срослись своими основными члениками (субментум, или подподбородок, – 3; ментум, или подбородок, – 5) по средней линии в одну цельную нижнюю губу (лабиум), парная закладка которой еще заметна по двум нижнегубным щупикам (12), двум внутренним (глоссы, 10) и двум наружным (параглоссы, 11) жевательным лопастям, или язычкам. Со дна ротовой полости поднимается непарный языковидный отросток – подглоточник, или гипофаринкс (14). Рис. 230. В *лижуще-сосущем*[1)] ротовом аппарате (пчела) сросшиеся глоссы дают длинный желобовидный язычок. Щупики нижней губы и галеи образуют вокруг язычка слегка изогнутое влагалище (ножны) сосательную трубку. Рис. 231. При *сосущем* типе ротового аппарата (бабочка) мандибулы редуцированы, а от нижней губы остаются только щупики. Желобовидные галеи соединены в свернутую спиралью сосательную трубку – хоботок. Рис. 232 и 233. В ротовом аппарате *колюще-сосущего* типа у комаров (рис. 232) и клопов (рис. 233) лабрум прикрывает сверху образованный нижней губой желобок, в который вложены колющие щетинки – видоизмененные мандибулы и лациний. Сосательной трубкой (19) у комаров служит глубокий, отграниченный от гипофаринкса желобок на нижней поверхности лабрума, а у клопов – канал, образованный колющими щетинками. Через второй канал, лежащий под первым и также возникающий при прикладывании друг к другу колющих щетинок (слюнной канал, 20), в проколотую ранку течет секрет слюнных желез, препятствующий свертыванию крови. У комаров слюнной канал проходит в гипофаринксе. У мух, блох и вшей колющие аппараты устроены иначе. 1 – сложный глаз; 17 – антенны; 18 – простые глазки

[1)] Другое название лижуще-грызущий. *Прим. ред.*

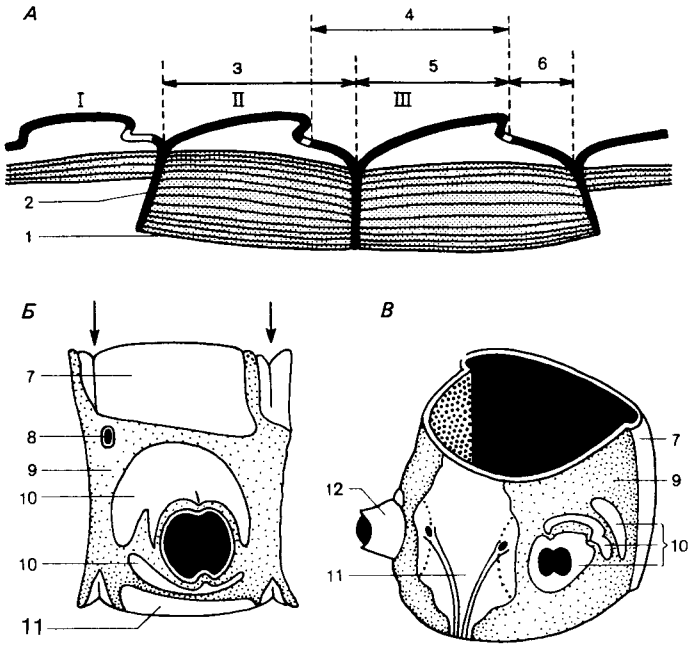


Рис. 234. Расчленение кутикулярного скелета у насекомых. *А* – продольный разрез через дорсальную часть торакального отдела: I – про-, II – мезо- и III – метаторакс. Склеротизированные участки кутикулы показаны *черным*, сочленовная перепонка – *белым*. *Б, В* – причленение конечностей к торакальному сегменту (*Б* – вид сбоку, схематично; *В* – проторакс веснянки). 1 – продольная мускулатура; 2 – антекоста; 3 – первичная сегментация; 4 – вторичная сегментация; 5 – пренотум (нотум = торакальный тергит); 6 – постнотум; 7 – тергит; 8 – стигма; 9 – плейральная мембрана; 10 – плейрит (склерит плейрума); 11 – стернит; 12 – кокса (первый членик ноги). Стрелками на рис. *Б* показаны первичные границы между сегментами (3 на рис. *А*) (по Snodgrass; Fuller; Seifert)

клопы, блохи, рабочие особи муравьев). Переходной ступенью от многоножек *симфил* к крылатым насекомым можно считать *щетинохвосток*, которые, обладая абдоминальными ножками на всех сегментах брюшка и мелкими коксальными отростками (грифельками) на торакальных конечностях, ближе всех стоят к теоретическим предкам насекомых. Три остальные группы первичнобескрылых должны рассматриваться как производные из-за их погруженных в особый карман ротовых придатков (Entognatha – скрытночелюстные). Среди них насчитывающие 1500 видов *ногохвостки* с прыгательным аппаратом на конце брюшка образуют самую многочисленную группу. Эти обитатели почвы, а также листовой и моховой подстилки, как и *двупарноногие*, играют существенную роль в разложении растительных остатков.

Обе пары крыльев, способные у стрекоз работать независимо друг от

друга, у высокоорганизованных насекомых преобразуются в единую маховую плоскость. Это осуществляется за счет соединения между собой крыльев одной стороны тела (у перепончатокрылых, бабочек), редукции их задней пары в жужжальца (у двукрылых; рис. 237, *Б*), редукции передней пары (у веерокрылых) или (как у жуков) превращения передних крыльев в твердые надкрылья.

Постэмбриональное развитие крылатых насекомых включает несколько личиночных стадий, которые в отличие от анамерного онтогенеза многих ракообразных (с. 392) всегда характеризуются полным для животного числом сегментов. Личинки часто живут в иных, чем у имаго, биотопах, более богатых пищей. Срок существования личинок намного дольше, чем у взрослых животных. Они представляют собой растущую и питающуюся стадию, часто сильно отличающуюся морфологически от имаго. Взрослые особи, появляющиеся в результате метаморфоза (с. 155), предназначены для размножения и расселения; иногда они (например, у некоторых бабочек и мух) вообще не нуждаются в пище. Способность к различной экологической специализации

Таблица 7. Крупнейшие (более 1000 видов) отряды крылатых насекомых

1. Гемиметаболические	Число видов
А. С водными личинками	
Ephemeroptera (поденки)	1400
Odonata (стрекозы)	4700
Plecoptera (веснянки)	1400
Б. С сухопутными личинками	
Blattoidea (тараканы)	3500
Orthoptera (прямокрылые)	9000
Mantodea (богомолы)	1500
Isoptera (термиты)	1600
Hemiptera (полужесткокрылые: водные и наземные клопы, цикады, тли)	52 000
2. Голометаболические	
Psocoptera (сеноеды)	1000
Phthiraptera (пухоеды и вши)	3000
Coleoptera (жесткокрылые, или жуки)	264 000
Planipennia (сетчатокрылые: златоглазки, аскалафы, муравьиные львы)	4300
Trichoptera (ручейники)	4200
Lepidoptera (бабочки, или чешуекрылые)	110 000
Diptera (двукрылые: мухи, комары)	80 000
Siphonaptera (блохи)	1000
Hymenoptera (перепончатокрылые: пилильщики, рогохвосты, наездники, орехотворки, муравьи, настоящие осы, роющие осы, пчелы)	106 500

личинок и имаго позволяет осваивать более широкий спектр местообитаний, что, по-видимому, обеспечило биологический успех класса – по числу видов и особей насекомые превосходят все остальные группы животных. Усиление в жизненном цикле роли личинки по сравнению с имаго – общая тенденция эволюции, на которой основано разделение отрядов Pterygota по типам развития (табл. 7).

Личинки насекомых с неполным превращением (рис. 235) часто весьма сходны с представителями первичнобескрылых групп (рис. 223), т. е. повторяют эту эволюционную стадию в своем развитии. Однако в большинстве случаев (особенно при голометаболии) у них появляются признаки, не соответствующие имагинальному плану строения (*личиночные органы, ценогенетические* образования). Среди видов с неполным превращением они особенно характерны для вторичноводных личинок, на брюшке которых развиваются трахейные жабры (например, у поденок), тонкостенные складки покровов, пронизанные трахеями и выступающие из зачатков конечностей. По-видимому, такие жабры появились еще в то время, когда на всех абдоминальных сегментах личинок имелись парные членистые придатки.

По уровню своей организации насекомые как самые высокоразвитые первичноротые сравнимы с позвоночными. На это указывают высокая степень интегративных способностей центральной нервной системы (ср. с. 290, 299) и богатый поведенческий репертуар, в значительной мере детерминированный генетически. Последнее наиболее ярко выражено у *общественных насекомых* с их кастами и разделением труда. Их семейная организация, возникшая независимо в разных группах (у термитов, рис. 236; перепончатокрылых: ос, шмелей, пчел, муравьев), сформировалась на основе заботы о потомстве у первоначально одиночных видов, некоторые из которых (например, роющие осы и одиночные пчелы)

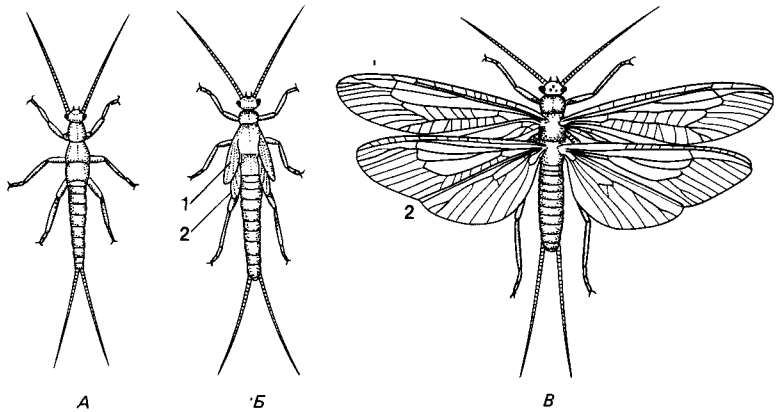


Рис. 235. Неполный метаморфоз у веснянки *Perla*: *А* – бескрылая камподеоидная личинка. *Б* – старшая личинка с зачатками крыльев. *В* – взрослая стадия (имаго). 1 – передние крылья, 2 – задние крылья

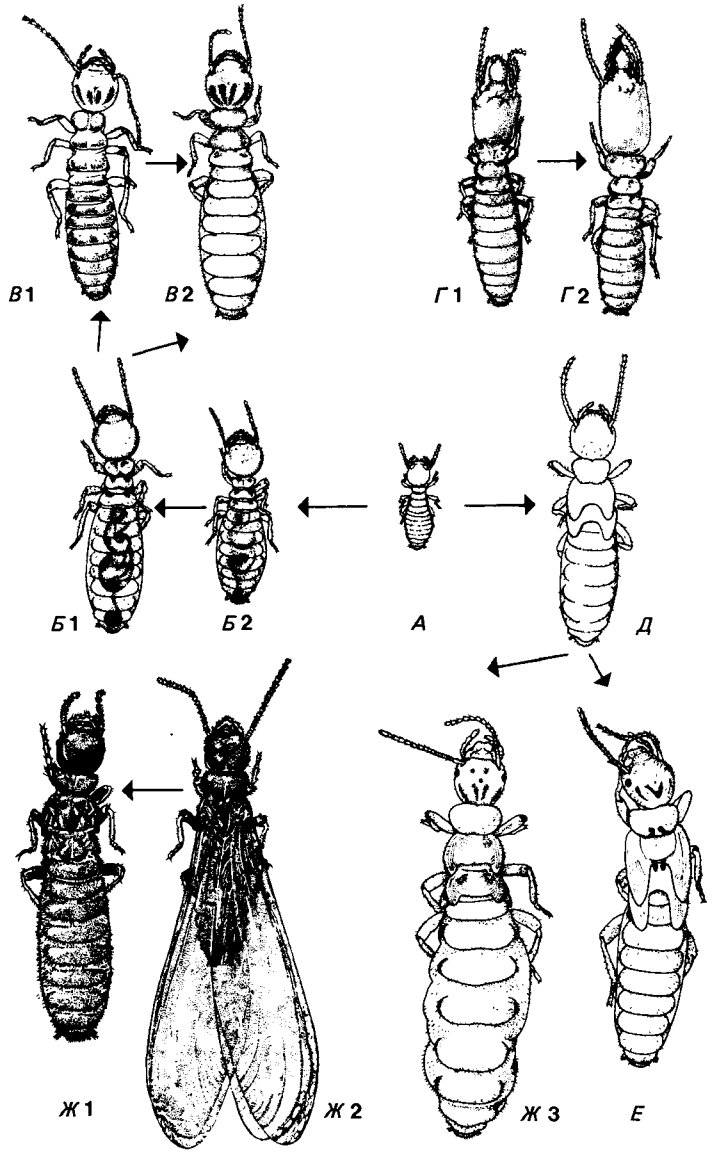


Рис. 236. Касты у термита *Reticulotermes lucifugus*. Стрелки показывают этапы развития. *А* – вторая личиночная стадия; *Б1*, *Б2* – рабочие шестой и первой стадий; *В* – замещающие половые особи (*В1* – самец, *В2* – самка), *Г* – солдаты (*Г1* – промежуточная, *Г2* – конечные стадии); *Д* – нимфа; *Е* – самец; *Ж* – самка; (*Ж1* – сбросившая крылья, *Ж2* – молодая крылатая, *Ж3* – старая) (по Lüscher; Buchli)

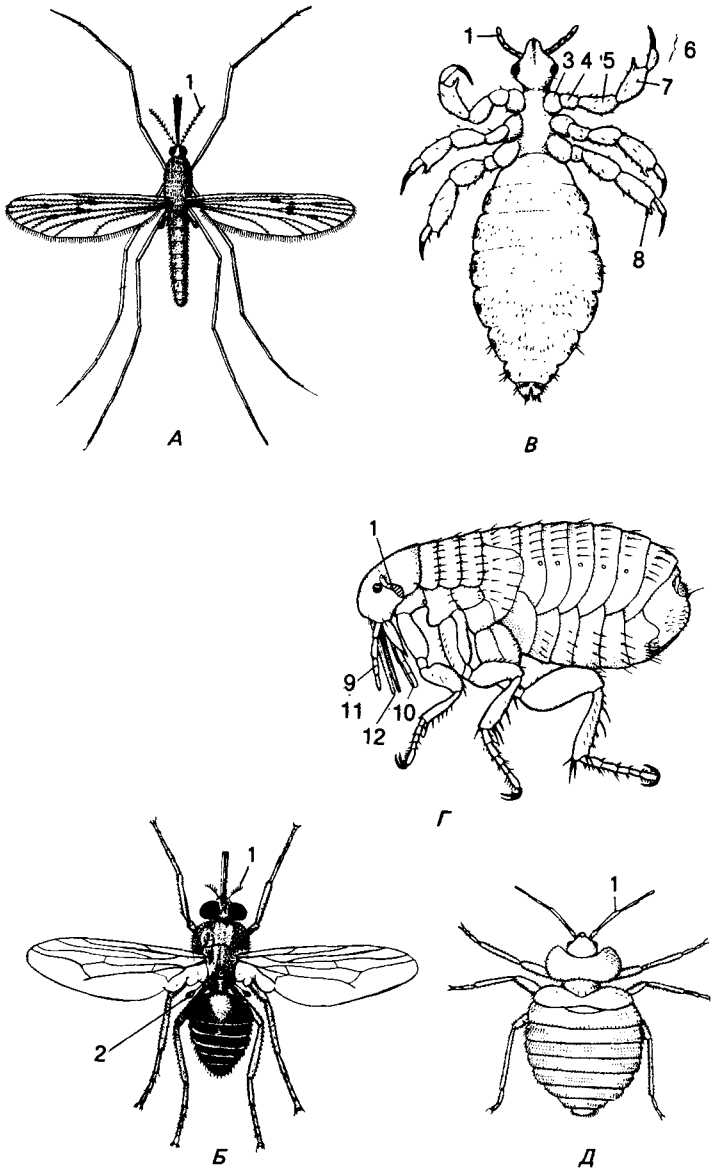


Рис. 237. Насекомые-паразиты и переносчики инфекций. *А* – малярийный комар (*Anopheles maculipennis*). *Б* – муха цеце (*Glossina palpalis*). *В* – платяная вошь (*Pediculus capitis vestimenti*). *Г* – человеческая блоха (*Pulex irritans*). *Д* – постельный клоп (*Cimex lectularius*). 1 – антенна; 2 – жужжальце; 3 – тазик; 4 – вертлуг; 5 – бедро; 6 – лапка из двух члеников; 7 – голень; 8 – отросток голени; 9, 10 – щупики максилл и нижней губы; 11 – верхняя губа; 12 – колющая щетинка из внутренней лопасти максилл первой пары

обеспечивают яйца, отложенные в специальные гнездовые камеры (а реже и личинок), пищей в виде парализованных пауков или насекомых. Кастовость характерна прежде всего для сложно устроенных многолетних колоний термитов, муравьев и пчел, где размножаются лишь немногие самцы и самки, а прочие, стерильные, особи выполняют различные вспомогательные функции. Их «профессии» либо пожизненные (например, у вооруженных мощными мандибулами термитов-солдат, не способных питаться самостоятельно), либо (как у пчел) закономерно сменяются с возрастом. В гнездах некоторых видов муравьев и термитов практикуется разведение грибов, рабовладение или близкое к симбиозу сосуществование с другими насекомыми (с. 326).

Насекомые играют важную роль в жизни человека как *паразиты* или *переносчики заболеваний*. Комары *Anopheles* (рис. 237) распространяют возбудителей малярии (*Plasmodium*, с. 339), филяриоза (с. 369) и некоторых тропических вирусных инфекций (лихорадки Денге, желтой лихорадки; последняя переносится главным образом родственным видом комаров *Aedes aegypti*); москиты *Phlebotomus* – лейшманиозы (с. 336), а мухи цеце (*Glossina*, рис. 237, *Б*) – трипаносом (с. 336), возбудителей сонной болезни. Блохи грызунов (например, *Xenopsilla cheopis*) передают человеку бактерий чумы, которые затем распространяются между людьми человеческими блохами (*Pulex irritans*, рис. 237, *Д*). Собачья блоха (*Ctenocephalides canis*) является промежуточным хозяином ленточного червя *Dipylidium caninum*. Необычен образ жизни песчаной блохи (*Sarcopsylla penetrans*). Самцы этого вида паразитируют на человеке, как обычные блохи, а самки, подкарауливающие хозяина в земле, проникают ему в кожу, где образуют воспалительные очаги размером с горошину. Комнатная муха (*Musca domestica*) может переносить тиф, холеру, сибирскую язву, бактериальную и амебную дизентерию (с. 336). Вши (Anoplura) – кровососущие паразиты млекопитающих, закрепляющиеся своими крючковидными конечностями в их волосяном покрове. Головная (*Pediculus capitis capitis*) и платяная (*P. c.vestimenti*, рис. 237, *В*) вши переносят возбудителей сыпного (*Rickettsia*) и возвратного (*Spirochaeta*) тифа. Лобковая вошь (*Phthirius inguinalis*) обитает только в области лобка и подмышечных впадин, передаваясь при половых сношениях. Свои яйца (гниды) вши крепко приклеивают к волосам хозяина с помощью особого секрета. Бескрылые постельные клопы (*Cimex lectularius*, рис. 237, *Д*; *C. rotundatus* в тропиках) сосут кровь. Опасны для человека распространенные в Южной и Центральной Америке клопы из родов *Rhodnius* и *Triatoma*, которые переносят трипаносом, вызывающих лихорадку Чагаса (с. 336). Южно- и центральноамериканские мухи *Dermatobia* откладывают свои яйца на кровососущих насекомых, становящихся, таким образом, транспортными хозяевами. При нападении кровососа на млекопитающее (человека, корову) из отложенных яиц вылупляются личинки (для завершения эмбрионального развития им требуется несколько дней от момента откладки), внедряющиеся в месте укуса в кожу теплокровного, где образуют нарыв.

Mollusca (мягкотелые, моллюски)

Monoplacophora (моноплакофоры) – были широко распространены в палеозое; современный род – *Neopilina* (рис. 238). **Polyplacophora** (панцирные, или хитоны): *Chiton*. **Solenogastres** (бороздчатобрюхие) – морские, червеобразные формы, без раковины. **Gastropoda** (брюхоногие, рис. 239, 240): а) **Prosobranchia** (переднежаберные): *Haliotis* (морское ушко), *Patella* (блюдечко); б) **Opisthobranchia** (заднежаберные), среди прочих – голожаберные (**Nudibranchia**); в) **Pulmonata** (легочные): *Helix pomatia* (виноградная улитка). **Scaphopoda** (лопатоногие) – морские формы: *Dentalium*. **Lamellibranchiata**, или **Bivalvia** (двустворчатые, или пластинчатожаберные, рис. 241, 242), морские формы: *Mytilus edulis* (мидия), *Ostraea edulis* (устрица); пресноводные формы: *Unio* (перловица), *Anodonta* (беззубка), *Dreissena* (дрейссена). **Cephalopoda** (головоногие, рис. 243): Tetrabranchiata (четырехжаберные): *Nautilus* (наутилус, или кораблик) и вымершие аммониты; Dibranchiata (двужаберные): Decabrachia (десятиногие): *Sepia* (каракатица), *Loligo* (кальмар); Octobrachia (восьминогие): *Octopus* (осьминог), *Argonauta* (аргонавт), *Eledone*.

Моллюски – самый богатый видами после членистоногих тип животных (табл. 5). Подавляющее большинство их живет в воде, однако легочные брюхоногие завоевали и сушу. Они защищаются от высыхания, вырабатывая слизь и запирая свою раковину. У всех моллюсков редуцированы целомическая сегментация и во многом даже сам целом. В то время как живое ископаемое *Neopilina*, открытое только в 1952 г. на больших морских глубинах, еще имеет шесть пар нефридиев, пять-шесть пар жабр, восемь пар дорсовентральных мышц, а также объемистый, не поделенный септами целом, остальные моллюски утратили эти признаки вторичнополостных сегментированных форм. *Целомическая полость* сохраняется только в задней части тела, где окружает сердце (*перикард*),

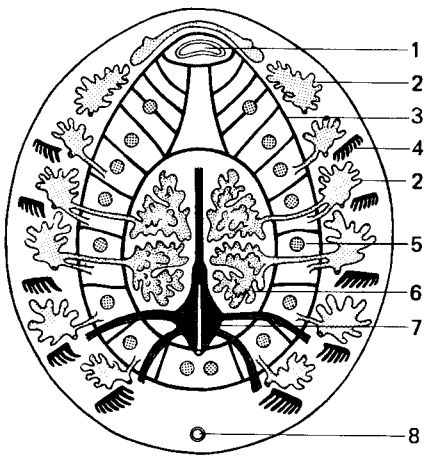


Рис. 238. Схема организации моллюска *Neopilina* из моноплакофор (вид с дорсальной стороны): 1 – ротовое отверстие; 2 – нефридии; 3 – нервная система; 4 – жабры; 5 – мышцы-ретракторы ноги; 6 – гонады; 7 – сердце; 8 – анус (по Lemche, Wingstrand)

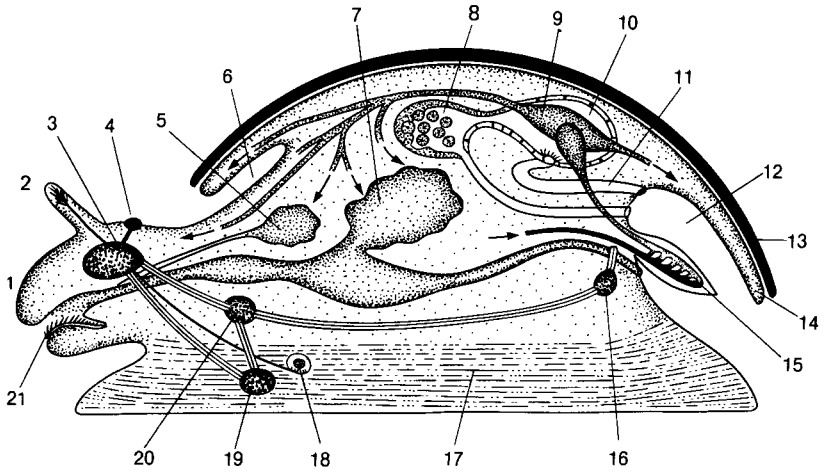


Рис. 239. Схема организации моллюска: 1 – голова; 2 – щупальце; 3 – церебральный ганглий; 4 – глаз; 5 – слюнная железа; 6 – мантийная полость; 7 – печень; 8 – полость половой железы; 9 – желудочек сердца; 10 – околосердечная сумка (перикард); 11 – нефридий; 12 – жаберная полость; 13 – раковина; 14 – мантия; 15 – жабры; 16 – абдоминальный ганглий (продукт слияния париетального и висцерального ганлиев); 17 – нога; 18 – статоцист; 19 – педальный ганглий; 20 – плевральный ганглий; 21 – радула

связана с *нефридиями* и *гонадами*. Спиральное дробление яйца и модифицированная трохофорная личинка *велигер* свидетельствуют о тесных филогенетических связях между моллюсками и аннелидами.

С утратой сегментации и действующего как гидроскелет целома моллюски выработали новый способ поступательного движения и связанный с ним *массивный тип архитектуры тела*. Мощное развитие вентральных мышц кожно-мускульного мешка приводит у них к формированию позади *головы ноги* (органа локомоции), служащей для ползания, зарывания в грунт и плавания. У головоногих она разделена на восемь или десять (у наутилуса – до 90) щупалец. У брюхоногих, лопатоногих и головоногих имеется дорсальный *внутренностный* (висцеральный) *мешок* в форме грыжевидного выпячивания спинной поверхности тела. Изучение личиночного развития ясно показывает, что этот мешок, вмещающий у взрослых животных внутренние органы (сердце, гонады, кишку, печень и т. д.), появляется в процессе аллометрического разрастания (с. 451) спинной стороны, а затем может загнуться сзади на вентральную сторону. В результате этого кишка, как и у обитающих в трубках животных (ср. форониды, с. 372), складывается в форме буквы V. Внутреннее пространство в теле моллюсков соответствует *первичной полости тела*, которая у большинства целомических животных сохраняется лишь в виде просветов кровеносных сосудов (с. 345, рис. 187, *B*), поэтому, если не считать вен (идущих от жабр), сердца и коротких

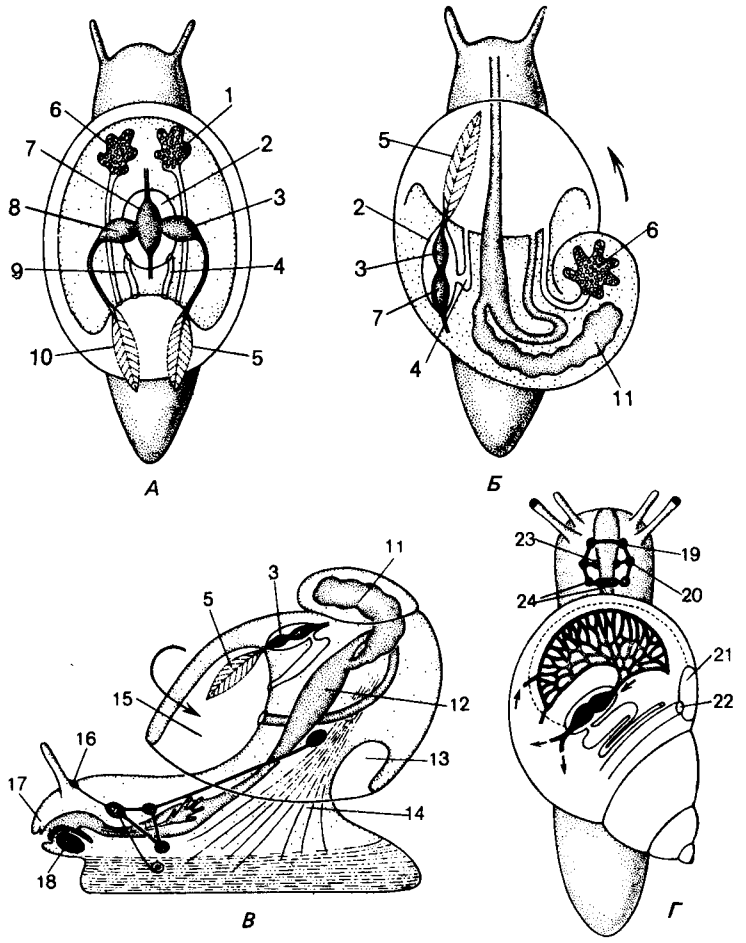


Рис. 240. Схема организации брюхоногих. *А* – исходная билатерально симметричная форма; *Б–В* – асимметрия, возникающая при повороте внутренностного мешка в направлении, указанном стрелкой; *Г* – легочный моллюск. 1, 6 – правая и левая гонады; 2 – околосердечная сумка (перикард); 3, 8 – правое и левое предсердия; 4, 9 – правый и левый нефридии; 5, 10 – правая и левая жабры; 7 – желудочек сердца; 11 – печень; 12 – желудок; 13 – мантийная полость; 14 – мышца-ретрактор; 15 – жаберная полость; 16 – глаз; 17 – верхняя губа; 18 – мышца радулы («языковая»); 19 – церебральный ганглий; 20 – плевральный ганглий; 21 – дыхательное отверстие; 22 – анус; 23 – педальный ганглий; 24 – висцеральный ганглий

артериальных стволов, *кровеносная система* мягкотелых на большом протяжении незамкнутая (ср. с миксоцелем у насекомых, с. 378). Только у головоногих моллюсков кроме незамкнутых лакун имеются области, пронизанные капиллярами.

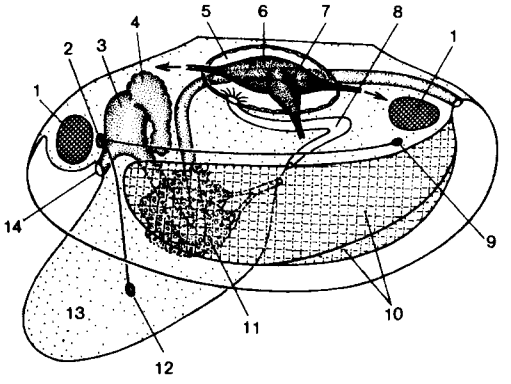


Рис. 241. Схема организации двустворчатых: 1 – мышца-замыкатель; 2 – церебральный ганглий; 3 – желудок; 4 – печень; 5 – околосердечная сумка (перикард); 6 – желудочек сердца; 7 – предсердие; 8 – нефридий; 9 – висцеральный ганглий; 10 – жабры; 11 – гонады; 12 – педальный ганглий; 13 – нога; 14 – рот

В месте отхождения внутренностного мешка от ноги возникает кольцевая кожная складка – *мантия*. Между ней и стенкой тела находится мантийная полость, первоначально наиболее обширная у заднего конца животного. В этой полости расположены *жабры* (1–4 гребневидных *ктенидия*; у двустворчатых чаще всего *пластинчатые жабры*). Сюда же открываются кишка (анальным отверстием), протоки почек и гонад. В глотке моллюсков имеется характерный орган – терка (*радула*), служащий для соскребания пищевых частиц с субстрата. Радула и раковина дали этим животным возможность выработать новый способ питания и заселить самые разнообразные биотопы (даже сушу – см. легочные) гораздо большим, чем у аннелид, количеством жизненных форм.

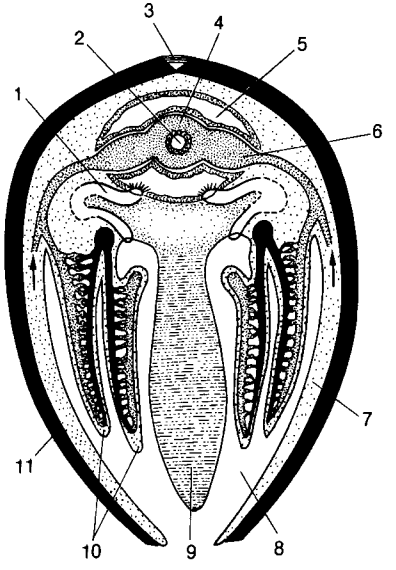


Рис. 242. Схематичный поперечный разрез через двустворчатого моллюска: 1 – нефридий; 2 – кишка; 3 – лигамент; 4 – желудочек сердца; 5 – околосердечная сумка (перикард); 6 – предсердие; 7 – мантия; 8 – мантийная полость; 9 – нога; 10 – жабры; 11 – раковина

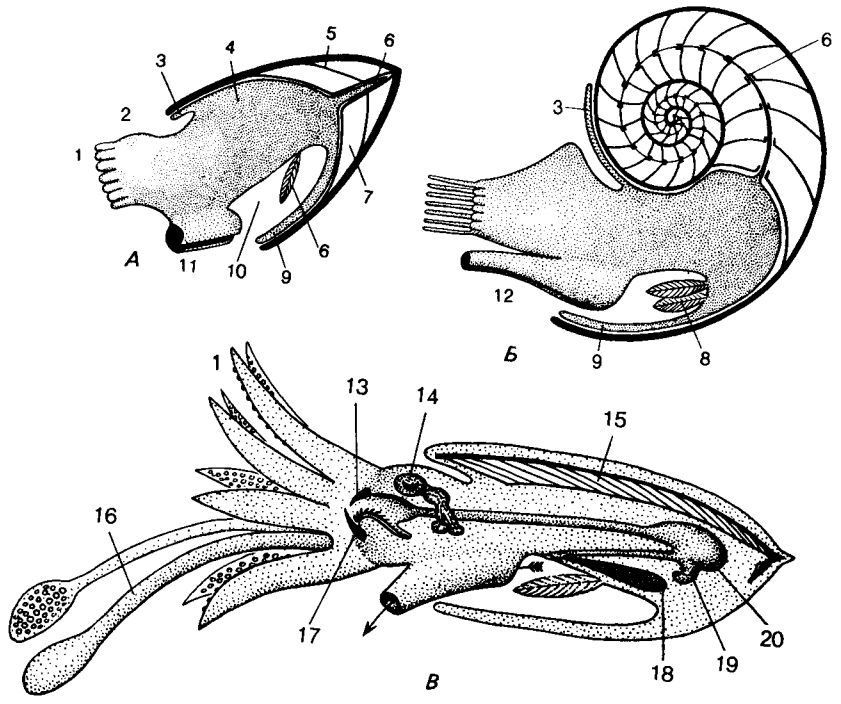


Рис. 243. Схемы организации головоногих. *А* – исходный план строения тела и раковины; *Б* – наутилус; *В* – каракатица *Sepia officinalis* (десятиногие); изображена только часть органов. 1 – щупальца; 2 – голова; 3 – дорсальная часть мантийной складки; 4 – внутренностный мешок; 5 – септа; 6 – сифон; 7 – газовые камеры; 8 – жабры; 9 – вентральная часть мантийной складки; 10 – мантийная полость; 11 – нога; 12 – воронка; 13 – верхняя часть клюва; 14 – глаз; 15 – раковина; 16 – пара ловчих рук; 17 – нижняя часть клюва; 18 – чернильный мешок; 19 – слепой вырост; 20 – желудок

За исключением *бороздчатобрюхих*, мелкой группы червеобразных моллюсков с прочной кутикулой, укрепленной известковыми спикулами, все остальные представители типа имеют *раковину* (по крайней мере исходно). Она выделяется бороздой по краю мантии и состоит из двух известковых слоев (внутреннего *перламутрового* и наружного *призматического*), покрытых сверху конхиолиновым слоем («дубленый» хиноном белок) – *периостракумом* (ср. склеротонин, с. 382), обеспечивающим химическую защиту раковины от воды и растворенных в ней веществ. Цельная раковина *Neopilina* должна считаться более древней, чем «панцирь» из восьми подвижных относительно друг друга пластин Polyplacophora. Раковина *двустворчатых* образуется в ходе личиночного развития путем сгибания исходно одной пластины по средней линии. Обе возникающие створки при этом продолжают соединяться лигаментом из периостракума. У *брюхоногих* моллюсков раковина исходно также билатерально симметричная – чашевидно-коническая или слабо закрученная по средней линии (у морского ушка), – и ее асимметрия вызывается только разрастанием и сворачиванием внутренностного мешка. Она может вторично снова становиться блюдцевидной в результате приспособления к жизни в полосе прибоя (например, у блюдечка) или полностью редуцироваться, как у ярко окрашенных морских голожаберников, частично ведущих пелагический образ жизни. У *лопатоногих* раковина остается билатерально симметричной и во взрослом состоянии. При этом мантийные складки с боков спускаются на вентральную сторону, где срастаются своими краями. Раковина, накрывающая мантию, имеет вид конической трубки. Спереди из нее могут высовываться нога и ловчие щупальца, которыми эти моллюски, живущие в морском грунте, захватывают своих жертв, мелких животных. У ископаемых *головоногих* (аммонитов, белемнитов), а из современных только у *наутилуса* (рис. 243, *Б*) мантия и внутренностный мешок полностью закрыты раковиной. Прямая (у белемнитов) или закрученная (у аммонитов) ее трубка поделена септами на отдельные камеры, причем внутренностный мешок занимает только ту из них, что закладывается последней. Через прочие камеры проходит трубковидный отросток мягкого тела животного (*сифон*), а остальной их объем заполнен газом (приспособление для парения в толще воды). Однако у огромного большинства ныне живущих форм головоногих раковина либо редуцирована до подкожной пластинки, (каракатица, рис. 243, *В*), либо полностью исчезла.

Утрата метамерии и связанное с этим изменение образа жизни и способа движения привели у моллюсков к выраженной *концентрации ганглиев* и (прежде всего у брюхоногих и головоногих) к *уровню цефализации*, намного превышающему аннелидный. Только у двустворчатых, ставших малоподвижными микрофагами, питающимися взвешенными частицами (сестоном), голова редуцирована. Первоначально у моллюсков – пять раздельных пар ганглиев: *церебральные*, получающие прежде всего афферентные раздражения от органов чувств (щупалец, глаз, статоцистов); *педальные*, обеспечивающие двигательную иннервацию ноги; *превральные*, иннервирующие мантию, *париетальные* и *висцеральные* – ганглии внутренностного мешка на конце тела (ср. с. 239).

У переднежаберных брюхоногих длинные парные коннективы между плевральными и париетальными ганглиями перекрещиваются (*стрептоневрия*), что объясняется *скручиванием внутренностного мешка*. Поворот его на 180° в онтогенезе происходит на стадии велигера и повторяет филогенетический процесс – перемещение первоначально расположенной сзади мантийной полости вместе с жабрами, половыми и выделительными порами вперед (переднежаберные, рис. 240, *Б, В*). Параллельно с этим у более высокоразвитых форм число жабр, выделительных органов и предсердий уменьшилось с двух до одного. Биологическое значение

поворота, по-видимому, состоит в перемещении входа в жаберную полость к переднему полюсу животного, где интенсивнее поток воды, омывающей жабры. В пользу этого говорит то, что у заднежаберных, отличающихся по крайней мере частичным обратным поворотом внутренностного мешка, параллельно сильно или полностью редуцируется покрывающая жаберную полость раковина, а на освободившейся таким образом спинной поверхности появляются вторичные органы дыхания. У легочных перекрест нервов также отсутствует, поскольку все ганглии здесь настолько сближены и сдвинуты вперед, что поворот на них не сказывается.

Головоногие располагают наиболее высокоразвитым среди всех моллюсков *мозгом*. Сенсорные центры находятся в его надглоточной части (церебральных ганглиях). С ними связаны двигательные центры, составляющие подглоточный ганглий, продукт слияния всех остальных их пар. Внутренние скелетные элементы из хрящевой ткани окружают наподобие черепа мозг и органы равновесия, поддерживая также глазные впадины. В тонком строении отдельных участков мозга и наличии ассоциативных зон с высокоразвитыми интегративными свойствами (способность к научению) прослеживаются аналогии с корой головного мозга позвоночных (с. 243). Гигантские нейроны, идущие к сильно развитой мантийной мускулатуре, широко используются в нейрофизиологических экспериментах (рис. 118).

Уровню централизации нервной системы головоногих, сравнимых в этом отношении с позвоночными, соответствует выскоразвитое поведение. От исходно пелагических, парящих в толще воды форм (*Orthocera*) в конце палеозоя произошли активно плавающие виды. Их эволюция сопровождалась редукцией газовых камер и в конечном итоге раковины в целом. Параллельно щупальца уменьшались в числе и превращались из «удящих» в хватающие органы. Новый тип поступательного движения связан с реактивным принципом – сокращением мантийной мускулатуры и выбросом воды через воронку, трубковидное производное ноги. Подвижность воронки дает возможность головоногим (почти все они ведут хищный образ жизни) мгновенно изменять направление перемещения, управляя этими маневрами с помощью очень совершенных глаз (высокая густота рецепторов, способность к аккомодации, подвижные зрачки, см. с. 255). У многих форм имеется образуемая задней кишкой чернильная железа с чернильным мешком, откуда может выбрасываться темный секрет (основа краски сепии), мутящий воду перед преследователем. Многие виды каракатиц способны изменять окраску тела с помощью хроматофоров. Глубоководные формы обладают светящимися органами, действие которых многократно усиливается пигментными бокалами, отражателями и линзами. Хотя исследование высшей нервной деятельности осьминогов и каракатиц начато совсем недавно, уже сейчас ясно, что головоногие наряду с позвоночными и насекомыми являются самыми высокоорганизованными животными.

Echinodermata (иглокожие)

1. **Pelmatozoa** – стебельчатые, сидячие формы (рис. 245): многие палеозойские группы; современные – только **Crinoidea** (морские лилии): *Antedon*.

2. **Eleutherozoa** – свободноподвижные формы: **Echinoidea** (морские ежи, рис. 247, 248): *Echinus, Clypeaster* («песчаный доллар»), *Echinocardium* (сердцевидный еж); **Asteroidea** (морские звезды, рис. 246): *Asterias, Solaster* (солнечная звезда с 8–14 лучами); **Ophiuroidea** (офиуры, или змеехвостки): *Ophiotrix, Ophiura, Gorgonocephalus* (голова Медузы); **Holothuroidea** (морские огурцы, или голотурии): *Cucumaria; Holothuria*.

Из-за своей пятилучевой радиальной симметрии (*пентамерии*) иглокожие, вероятно, являются самым своеобразным и изолированным типом беспозвоночных. Ни у каких других групп билатеральная личинка не превращается в радиально симметричную взрослую форму. Такой метаморфоз, а также многочисленные ископаемые находки доказывают вторичную природу пентаметрии иглокожих, сформировавшейся при переходе к сидячему образу жизни. Кембрийские, самые древние известные их представители прикреплялись к субстрату *стебельком* (Pelmatozoa), а их оральная (ротовая) сторона была обращена в водную толщу. Поскольку на туловище (*каликсе*, или чашечке) вымерших форм обнаружены только крошечные отверстия, а борозды скелетных пластин указывают на ресничные желобки, очевидно, что все древние иглокожие были микрофагами, т. е. питались взвешенной в воде органикой. Современные морские лилии (рис. 245), у которых по крайней мере ранние стадии еще прикрепляются к субстрату, также питаются планктоном. По оральной стороне вдоль пяти ветвящихся рук морской лилии тянутся *амбулакральные борозды* с ресничками, окаймленные с каждой стороны *рядом щупалец*, развитие которых у иглокожих связано, таким образом, с микрофагией (ср. щупальцевые и крыложаберные, с. 372). Все остальные группы в этом типе свободноподвижны и обращены оральной стороной к грунту.

Симметрия тела иглокожих проясняется при исследовании постэмбрионального развития, отражающего в общих чертах определенные филогенетические тенденции. Билатеральная личинка *диплеврула*, имеющая еще трехчленную целомическую организацию (прото- мезо- и метацель, с. 371), прикрепляется к субстрату околоротовой головной лопастью. При этом рот смещается в сторону от места прикрепления (всегда влево). Поскольку левая сторона тела растет все быстрее, а правая вместе со своими щупальцами редуцируется, *оральная плоскость* взрослого животного в конечном итоге соответствует исходной левой стороне его тела. Анус остается на той же стороне, что и рот, только у морских лилий, а у всех остальных иглокожих перемещается на противоположную сторону тела. Ясно, что возникающие таким образом аборальная и оральная плоскости взрослых животных не соответствуют дорсальному и вентральному полюсам плана строения вторичнополостных, а выражают чисто функционально-морфологические понятия.

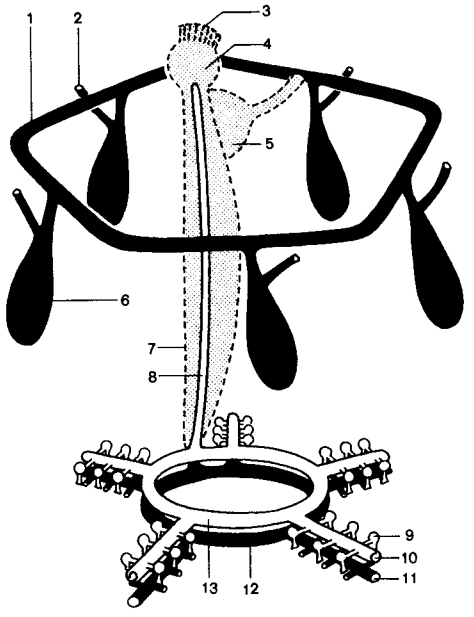


Рис. 244. Схема целомических полостей иглокожих. Точками показан прото-(аксо)-цель, белым – мезо-(гидро-)цель, черным – мета-(сомато-)цель. 1, 12 – кольцевые каналы метацеля (12 – оральный, 1 – аборальный); 2 – половая пора; 3 – мадрепоровая пластинка; 4 – ампула левого протоцеля; 5 – дорсальный пузырь (остаток правого протоцеля); 6 – гонада; 7 – аксиальный (осевой) целом (левый мешок протоцеля); 8 – каменистый канал; 9 – амбулакральная ножка с амбулакральной ампулой; 10, 11 – радиальные каналы мезо- и метацеля; 13 – кольцевые каналы мезоцеля (по Kaestner)

Исходно *сидячий образ жизни* иглокожих привел к утрате их *целомом* (рис. 244) функции гидроскелета при поступательном движении, не восстановившейся даже у вторично подвижных форм. Левый личиночный мезоцель превращается у взрослых в заполненную жидкостью *амбулакральную систему* (*гидроцель*), состоящую из одного *кольцевого* и пяти *радиальных каналов*, соответствующих пентамерному строению. Эта система связана с внешней средой *каменистым каналом*, идущим к аборальной стороне и открывающимся там наружу *мадрепоровой пластинкой*. От радиальных каналов попарно отходят боковые каналы, образующие мелкие щупальца (*амбулакральные ножки*), используемые для локомоции всеми Eleutherozoa, кроме офиур (с. 415). Эти ножки с канальцами мезоцеля внутри можно считать гомологичными щупальцам полухордовых и щупальцевых (с. 372), которым у первично сидячих форм (Pelmatozoa) они соответствуют и функционально. Протоцель (*аксоцель*) превращается в богатые лакунами *аксиальные железы*, окружающие каменистый канал и *ресничные каналы* мадрепоровой пластинки, проходя, таким образом, вдоль орально-апикальной оси тела. Метацель (*соматоцель*) образует два кольцевых канала: оральный с пятью радиальными каналами под соответствующими каналами амбулакральной системы (гидроцеля) и аборальный, связанный с аксиальными железами и несущий в пяти мешковидных выпячиваниях гонады (рис. 244). *Кровеносные сосуды*, которые помимо прочего окружают кишку, часто открываются в лакуны или синусы между органами. Сердца нет; циркулирующая жидкость содержит гемоглобин (с. 188). Помимо амбулакральных ножек, несомненно, участвующих в газообмене, у разных групп развиваются совершенно различные органы дыхания, например выворачивающиеся наружу придатки ротовой стороны, сообщающиеся с оральным каналом метацеля (у морских ежей), или сильно ветвящиеся впячивания клоаки – *водные легкие* (у голотурий). Последние высокодифференцированы и оплетены кровеносными капиллярами (чудесная сеть, с. 192). В ответ на раздражение голотурии выбрасывают из организма водяные легкие вместе со всеми остальными внутренностями, после чего быстро восстанавливают их в процессе

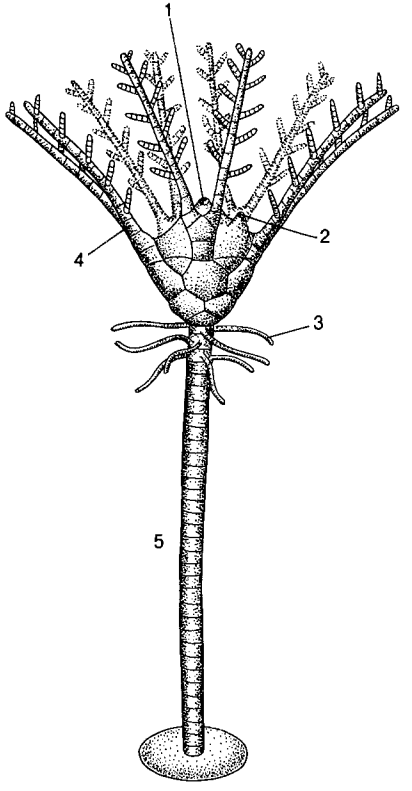


Рис. 245. Схема прикрепленной (стебельчатой) морской лилии: 1 – рот; 2 – анус; 3 – цирры, усиковидные отростки стебля; 4 – руки; 5 – стебель

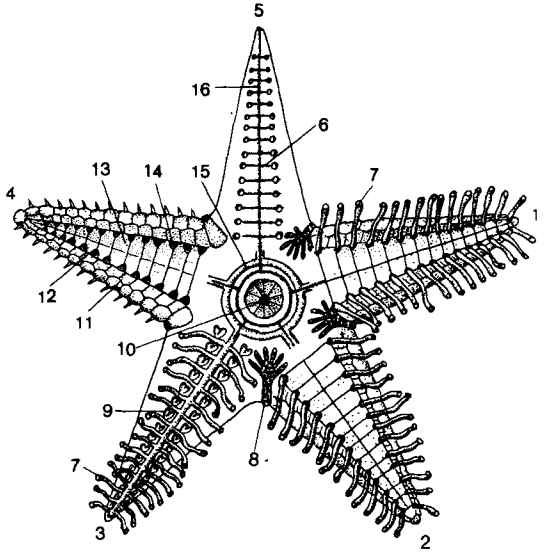


Рис. 246. Схема организации морской звезды: 1–5 – пять лучей; 1 и 2 – вид с поверхности; показаны амбулакральные ножки; 3 – амбулакральная сосудистая система луча; 4 – расположение скелетных пластин в луче; 5 – основные нервные тяжи луча; 6 – нерв амбулакральной ножки; 7 – амбулакральная ножка; 8 – гонада; 9 – ампула амбулакральной ножки; 10 – нервное кольцо; 11 – маргинальные пластинки; 12 – адамбулакральные пластинки; 13 – амбулакральные пластинки; 14 – отверстия для выхода каналов амбулакральных ножек; 15 – кольцевой амбулакральный сосуд; 16 – радиальный нерв

регенерации. Иглокожие *раздельнополы*. Яйца и сперматозоиды в большом количестве выбрасываются через половые поры (рис. 244, 246) в морскую воду. Личинки ведут планктонный образ жизни (рис. 80).

Специальная *выделительная система* у иглокожих, как и у других трехчленных (с. 372), выражена слабо. Растворенные экскреты могут выводиться через амбулакральные ножки или мадрепоровые пластинки. Видимо, ограниченные осморегуляторные способности не позволили иглокожим, несмотря на их большое разнообразие в прошлом (известно 20 000 вымерших палеозойских видов), заселить ни пресные воды, ни сушу. Зато они занимают все морские биотопы, встречаясь до глубин около 10 000 м (например, морские звезды).

Нервная система на протяжении всей жизни занимает эпителиальное положение. Ее тяжи проходят вдоль каналов мезо- и метацеля на трех уровнях (два на оральной и один на апикальной стороне). Отсутствие какой бы то ни было цефализации определяется унаследованной от сидячего образа жизни радиальной симметрией и отсутствием переднего локомоторного полюса.

Схема прохождения целомических каналов, а также согласованных с

ними амбулакральных рядов и эпителиальных нервных тяжей позволяет четко охарактеризовать *архитектонику* отдельных групп иглокожих. У всех этих животных, кроме голотурий, вдоль каналов мезо- и метацеля образуются *мезодермальные скелетные пластины*, повторяющие своим расположением их радиальную симметрию (рис. 246, 248). При этом описательно различают лежащие над радиальными амбулакральными каналами гидроцеля (вдоль лучей) *амбулакральные* и межлучевые *интерамбулакральные пластинки*. У сидячих *морских лилий* (рис. 245), *морских звезд* (рис. 246) и *офиур* по направлению лучей вырастают длинные руки, которые у двух последних групп повернуты стороной с амбулакральными ножками (т. е. оральной) к дну. В противоположность морским звездам у офиур руки четко отграничены от тела, а амбулакральные желобки погружены в каналы. Амбулакральные ножки этой группы лишены присосок и не используются для локомоции. Офиуры перемещаются за счет змеевидного изгибания рук, в которые – также в противоположность морским звездам – не заходят слепые отростки кишки. В отличие от морских звезд и офиур *морские ежи* соприкасаются с грунтом только *ротовой поверхностью*, т. е. *центральной частью оральной стороны* тела (рис. 247, 248). Остальная оральная поверхность с амбулакральными ножками загибается вместе с каналами мезоцеля

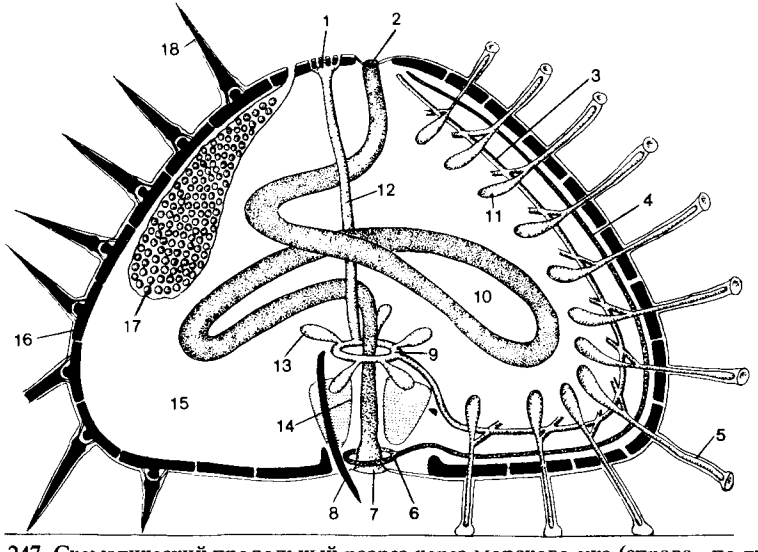


Рис. 247. Схематический продольный разрез через морского ежа (справа – по лучу, слева – между лучами): 1 – мадрепоровая пластинка; 2 – анус; 3 – радиальный амбулакральный сосуд; 4 – радиальный нерв; 5 – амбулакральная ножка; 6 – нервное кольцо; 7 – рот; 8 – зуб челюстного аппарата (аристотелева фонаря); 9 – кольцевой амбулакральный сосуд; 10 – кишка; 11 – ампулы; 12 – каменистый канал; 13 – накопительный пузырек; 14 – жевательная мускулатура; 15 – целом; 16 – скелетная пластина; 17 – гонада; 18 – игла

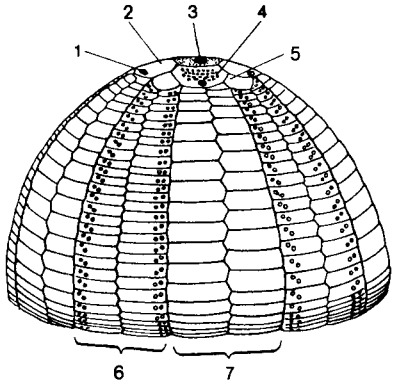


Рис. 248. Поверхность скелета морского ежа: 1–половое отверстие; 2–генитальная пластинка; 3–анус; 4–мадрепоровая пластинка; 5–радиальная пластинка; 6–радиальные пластинки; 7–интеррадиальные пластинки

вверх (к аборальному концу), в результате чего образуется куполовидное тело с сильно редуцированной наружной аборальной поверхностью (*анальным полем*) на верхнем полюсе. Анальное поле помимо ануса включает пять межлучевых (интеррадиальных) половых отверстий и мадрепоровую пластинку. Продольно вытянутые вдоль орально-аборальной оси *голотурии* лежат горизонтально на грунте, т. е. развернуты по отношению к прочим иглокожим на 90°. Как и у морских ежей, почти вся их поверхность образована оральной стороной с радиальными каналами, из которых три располагаются на грунте. Первоначально апикальное анальное поле смещено на задний конец вальковатого тела, которое не покрыто скелетными пластинками, что делает возможным червеобразное движение. Таким образом, у голотурий вторичная пентамерия опять сменяется двусторонней симметрией, на этот раз третичной. Сходная тенденция проявляется и у живущих в песке так называемых неправильных морских ежей (например, *Echinocardium*). Она также связана с направленным поступательным движением.

Как и сидячие морские лилии, голотурии и большинство офиур являются микрофагами. Большинство морских ежей можно сравнить с пастбищными травоядными. С помощью сложного зубочелюстного аппарата, пирамидального «аристотелева фонаря», они обгладывают водорослевые обрастания на прибрежных скалах. Морские звезды – настоящие хищники, например *Asterias rubens* питается преимущественно мидиями. При этом звезда выворачивает складчатый оральный отдел желудка наружу через относительно мелкое ротовое отверстие (ведь Eleutherozoa произошли от сидячих микрофагов!), и первый этап переваривания жертвы происходит еще до ее заглатывания (экстраорально).

Поверхность тела представителей этого типа, в первую очередь морских ежей, снабжена различными типами подвижных *игл*, вставленных округлыми сочленовными головками в скелетные пластинки (рис. 247). Кроме того, здесь могут быть специальные хватательные органы, например двустворчатые (у морских звезд) или трехстворчатые

(у морских ежей) подвижные *педицеллярии*, предохраняющие скелетный панцырь иглокожих от поселения сидячих животных-эпибионтов (ср. с авикуляриями мшанок, с. 373).

Несмотря на то, что далеко не у всех из многочисленных палеозойских групп скелетные пластины закладываются строго пентамерно (т. е. в соответствии с пятилучевой симметрией), ископаемые находки не дают *никаких, указаний* на происхождение иглокожих от *какого-либо другого типа животных*. Однако, судя по трехчленному целому, щупальцам, заполненным изнутри мезоцелем, и диплевруле, билатеральной личинке, сильно напоминающей торнарию кишечнодышащих, их предки, несомненно, были близки к имеющим щупальца билатеральным полухордовым. Неудивительно, что, будучи вторичноротыми, иглокожие в своей организации имеют общие черты с хордовыми – энтероцельный характер образования целома и мезодермальный внутренний скелет.

Chordata (хордовые)

Для плана строения хордовых типичны: а) *хорда* как постоянная или эмбрионально-личиночная основная структура осевого внутреннего скелета; б) расположенная дорсально по отношению к хорде центральная нервная система в виде *нервной трубки*; в) пронизанная жаберными щелями *передняя кишка* (у амниот они закладываются в эмбриогенезе в виде глоточных карманов, рис. 278, причем первая жаберная щель становится евстахиевой трубой, с. 448). Для хордовых характерна также замкнутая кровеносная система с вентральными сократимыми участками (сердцем), выталкивающими кровь вперед[1)].

О *филогенетическом происхождении* хордовых можно лишь строить гипотезы, так как ископаемые остатки, на основании которых можно было бы судить об их связях с более примитивными типами животных, отсутствуют. По плану строения и характеру развития (вторичноротость) хордовых сближают с *кишечнодышащими* (с. 373) и *иглокожими* (с. 417), однако как были устроены общие предки этих животных, вряд ли удастся когда-либо установить.

Хордовых делят на три подтипа:

1. Tunicata, или Urochordata (оболочники, или личиночнохордовые).
2. Acrania, или Cephalochordata (бесчерепные, или головохордовые).
3. Vertebrata, или Craniota (позвоночные, или черепные).

Tunicata (оболочники)

1. **Ascidia** (асцидии, рис. 249): личинки – свободноплавающие, взрослые формы – сидячие; одиночные и колониальные виды; к этой группе относятся также свободноплавающие *огнетелки*.

[1)] У оболочников кровеносная система незамкнутая, а у бесчерепных нет сердца. – *Прим. перев.*

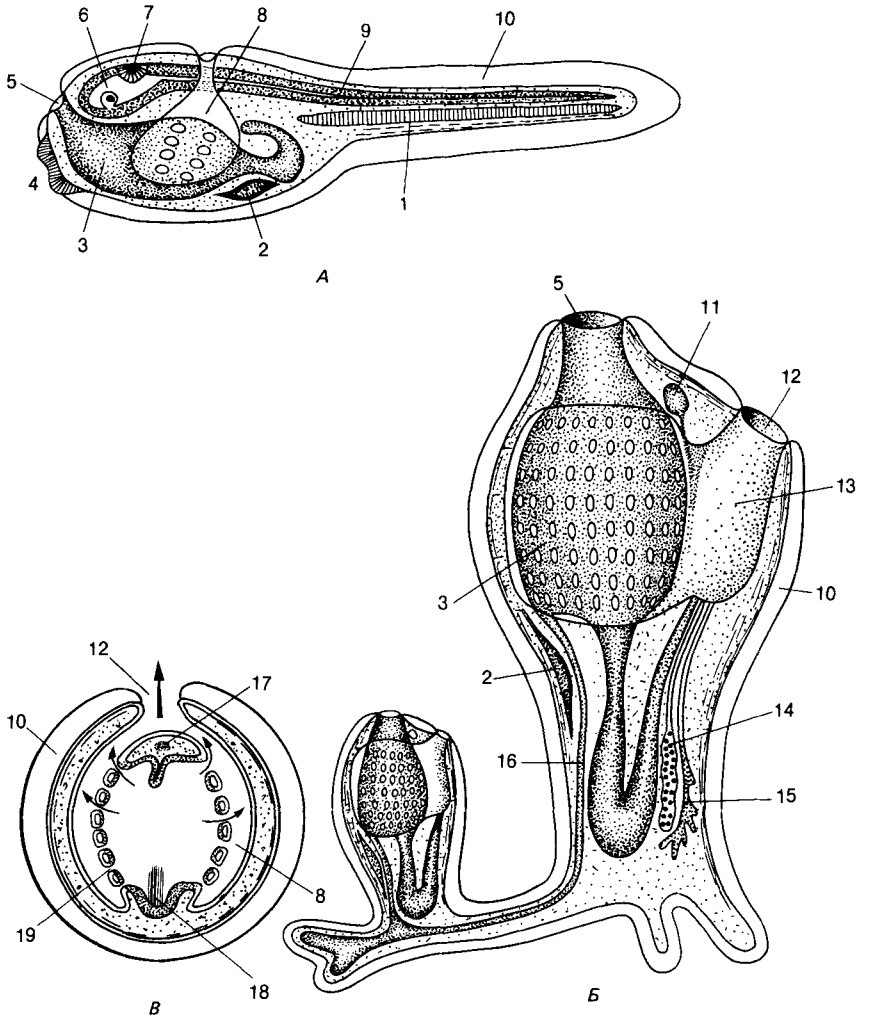


Рис. 249. Схема строения асцидии. *А* – личинка. *Б* – взрослая асцидия с отпочковывающейся на базальном выросте (столоне) дочерней особью. *В* – поперечный разрез через асцидию на уровне клоакального сифона (12). 1 – хорда; 2 – сердце; 3 – глотка с жабрами; 4 – прикрепительные сосочки; 5 – ротовое отверстие; 6 – мозг с органом равновесия на дне; 7 – глаз; 8 – околожаберная полость; 9 – нервная трубка; 10 – туника; 11 – ганглий, образующийся из мозга личинки; 13 – клоакальная полость; 14 – яичник; 15 – семенник; 16 – энтодермальный вырост глотки, проникающий в столон и образующий энтодерму почки; 17 – нервный тяж (остаток нервной трубки); 18 – гипобранхиальная борозда; 19 – жаберные щели

2. **Salpa** (сальпы, или бочоночники): свободноплавающие бочонковидные формы с чередованием полового и бесполого, размножающегося почкованием, поколений.

3. **Appendicularia** (аппендикулярии): мелкие планктонные организмы, достигающие половой зрелости в личиночном состоянии (см. неотения, с. 158).

Все оболочники живут в морях. Их эктодермальный эпителий выделяет *кутикулярную оболочку* (тунику), содержащую целлюлозу и покрывающую все тело животного. Мощно развитая глотка пронизана множеством жаберных щелей (*жаберный мешок*). Биением ресничек вода загоняется в ротовое отверстие (рис. 249, *А, Б*), а оттуда в глотку. В жаберных щелях происходит газообмен и, как через сито, отфильтровываются взвешенные пищевые частицы. На вентральной стороне глотки проходит экзокринная *гипобранхиальная борозда* (рис. 249, *В*), по которой пища поступает в переваривающую часть кишки. Эта борозда – гомолог щитовидной железы позвоночных. Оболочники уже способны извлекать из морской воды йод и включать его в молекулы тироксина (с. 203). Как и у *ланцетника* (с. 421), жаберные щели открываются не наружу, а в *околожаберную полость*, расширяющуюся на спинной стороне в клоакальную полость, куда открываются также задняя кишка и протоки половых желез (рис. 249, *Б, В*). Сходство с другими хордовыми обнаруживается прежде всего в хвосте личинки (рис. 249, *А*), где имеются хорда и нервная трубка (отсюда название Urochordata, что буквально означает «хвостохордовые»). Правда, целом, выделительная система и сегментированная мускулатура здесь отсутствуют. Органы чувств на переднем конце нервной трубки, по-видимому, не гомологичны глазам и лабиринту позвоночных. Строение свободноплавающей личинки можно рассматривать как предковое для этой группы. Во время метаморфоза асцидий хвост личинки рассасывается, как у головастика, и взрослому животному «достается» только передняя часть тела (рис. 249, *Б*). Оболочники – гермафродиты.

Acrania (бесчерепные)

«На мелководье у наших берегов живет мелкое похожее на рыбку существо длиной несколько сантиметров. Почти все время оно проводит, зарывшись в песок, так что наружу высовывается только острый передний конец тела. Лишь ночью или если его потревожить, оно показывается на глаза и плавает, быстро, но в то же время изящно змееобразно изгибаясь всем телом. Один взгляд на это неприметное существо должен вызвать почтительный трепет у наблюдателя, для которого наши представления об эволюции животного мира не пустые слова. Ведь это древнейшее животное имеет отношение к первоистокам позвоночных, от него именно или от близких к нему существ происходит этот тип, высшей ступенью которых мы обычно считаем человека. Понятно, что такой вывод требует известной осторожности; нельзя даже

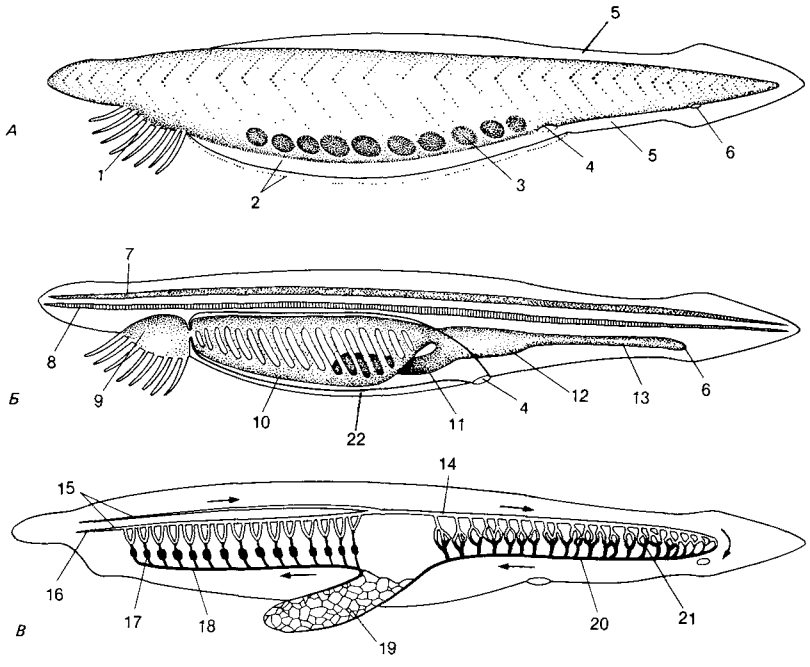


Рис. 250. Схема строения ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum*). *А* – внешний вид; показана сегментация мускулатуры и положение сегментарных половых желез. *Б* – нервная система, хорда, пищеварительная система. *В* – кровеносная система. 1 – ротовые щупальца; 2 – парные метаплевральные складки; 3 – гонады; 4 – атриопор; 5 – непарная плавниковая складка; 6 – анальное отверстие; 7 – нервная трубка; 8 – хорда; 9 – ротовая полость; 10 – глотка с жаберными щелями; 11 – печень; 12 – средняя кишка; 13 – задняя кишка; 14 – спинная аорта; 15 – корни спинной аорты; 16 – сонные артерии; 17 – луковички; 18 – брюшная аорта; 19 – капилляры воротной системы печени; 20 – подкишечная вена; 21 – кишечные капилляры; 22 – атриальная полость

предположительно сказать, что древнейшие предки позвоночных выглядели точно так же, как ныне живущий *Amphioxus*, который сам является результатом приспособления к совершенно определенным условиям существования. Тем не менее основные принципы их организации вполне сопоставимы».

Так выразительно представил читателю ланцетника (*Branchiostoma*, ранее *Amphioxus*) в своей «Жизни животных» А. Брем (1829–1884). Эта характеристика во многих отношениях справедлива и с современной точки зрения. Брем понимал, что ланцетника, несмотря на многие признаки, сближающие его с позвоночными, нельзя считать их прямым предком; так как его строение – результат особой специализации.

Головохордовые (хорда достигает переднего конца тела) насчитывают около 20 видов, среди которых наиболее известный – ланцетник. Это животное-подгонятель (фильтратор) длиной около 10 см ведет «полусидячий» образ жизни на песчаных морских мелководьях. При обсуждении его возможного значения для понимания филогенеза позвоночных следует четко разграничивать примитивные гомологичные и несравнимые органы. Из его гомономно сегментированной *мускулатуры* (рис. 250, *А*) можно вывести мускулатуру рыб. Правда, у ланцетника сегменты одной стороны тела смещены на полдлины по отношению к расположенным на противоположной половине. Эта асимметрия повторяется *спинномозговыми нервами*: сенсорный и двигательный нервы[1] каждого сегмента совершенно самостоятельны и отходят от спинного мозга, чередуясь в продольном направлении (рис. 251, *А*). Спинномозговые ганглии отсутствуют. Такие же раздельные спинномозговые нервы имеются и у наиболее примитивных позвоночных – круглоротых (с. 424). Расширение полости нервной трубки на переднем ее конце (рис. 250, *Б*) вряд ли можно сравнивать с головным мозгом черепных; нет у них и структур, гомологичных разбросанным вдоль спинного мозга ланцетника многочисленным *глазкам* с *пигментными бокалами* (рис. 135, *Г*). Отсутствие парных глаз и органа равновесия – другое важное отличие ланцетника. Полная гомология с черепными наблюдается в топографических связях хорды с нервной трубкой и мускулатурой, а также в основном плане строения *кровеносной системы* (рис. 250, *В*), хотя у ланцетника отсутствует центральный орган кровообращения, сердце, и нет форменных элементов крови. Печеночный вырост, пронизанный капиллярами воротной системы, вероятно, гомологичен печени позвоночных. Вполне сопоставимы в обоих подтипах и особенности развития *целома* (рис. 251, *Б*).

Эволюционно примитивным можно считать отсутствие сердца, функцию которого выполняют сократимые расширения (*луковички*, рис. 250, *В*) жаберных сосудов. Слабо развит также *эпидермис*, однослойный, как у беспозвоночных.

Мощная фильтрующая *глотка* с жабрами, напоминающая жаберный мешок оболочников (ср. рис 250, *Б* и 249), является адаптивным признаком бесчерепных. Здесь также имеется *гипобранхиальная борозда* (эндостиль), выделяющая слизь и загоняющая пищу в кишку (рис. 251, *А*). То, что этот орган, лежащий в дне глотки, гомологичен щитовидной железе позвоночных, показано на круглоротых (с. 424): у личинки миноги, также являющейся фильтратором, эта борозда открыта, как у ланцетника, и выделяет наружу слизь. Затем ее железы во время метаморфоза погружаются вглубь и превращаются в эндокринный орган. *Околожаберная* (атриальная) *полость* (рис. 251) функционально тождественна

[1] Как показывают последние исследования, так называемые «двигательные нервы» ланцетника представляют собой иннервационные отростки мышечных клеток, идущие к спинному мозгу. Таким образом, структура здесь в чем-то сходная с наблюдаемой у нематод. – *Прим. ред.*

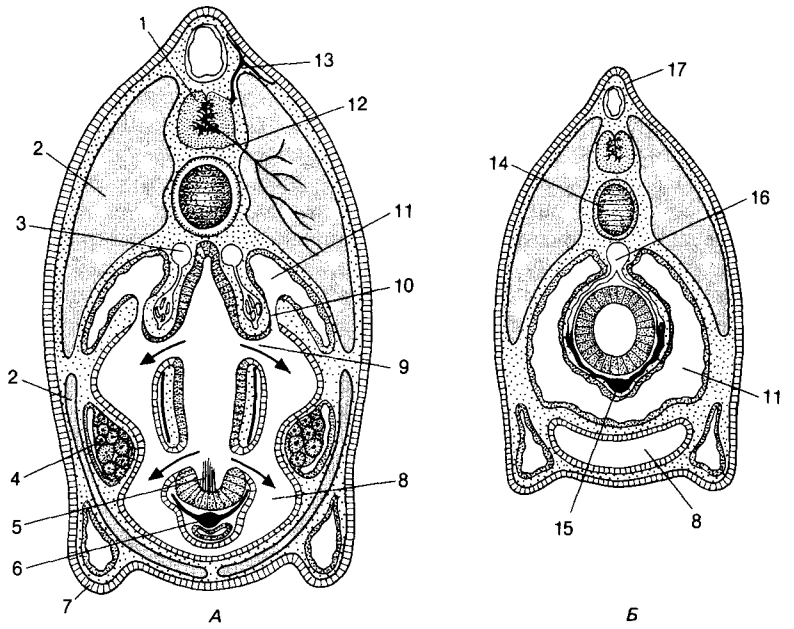


Рис. 251. Схемы поперечных разрезов *Branchiostoma lanceolatum*: *А* – на уровне жаберной области; *Б* – на уровне средней кишки. 1 – нервная трубка; 2 – мускулатура; 3 – корни спинной аорты; 4 – яичник; 5 – гипобранхиальная борозда (эндостиль); 6 – брюшная аорта; 7 – метаплевральные складки; 8 – околожаберная (атриальная) полость; 9 – жаберные щели; благодаря косому положению (см. рис. 250, *Б*) на одном поперечном срезе их видно более одной пары; 10 – нефридии; 11 – целом; 12 – вентральный (двигательный) спинномозговой нерв; 13 – дорсальный (смешанный) нерв (12 и 13 в действительности не могут отходить или соответственно подходить к спинному мозгу на одном поперечном срезе, как показано на схеме); 14 – хорда; 15 – подкишечная вена; 16 – спинная аорта; 17 – спинной плавник

присутствующей у оболочников, но не имеет гомологий у позвоночных. С другой стороны, отсутствие парных конечностей типично и для круглоротых. Парные метаплевральные складки (рис. 250, 251) иногда рассматриваются как предшественники парных плавников, однако без достаточной аргументации (с. 449).

Совершенно иначе, чем у позвоночных, устроена *выделительная система* ланцетника. Дорсально в области глотки расположены нефридии с ресничным пламенем (с. 198) – по одному на две жаберные щели. Более всего они сопоставимы с выделительной системой плоских червей (с. 361). Ни у одного из позвоночных не бывает также посегментно распределенных гонад. Яйца и сперматозоиды у раздельнополых ланцетников выделяются в околожаберную полость.

Своеобразная организация этих животных по-разному объясняется

различными авторами. Остается спорным, действительно ли они «бесчерепные», или же их череп редуцирован. Филогенетически эту группу следует рассматривать как тупиковую боковую ветвь хордовых. Будучи фильтраторами, как и оболочники, они утратили некоторые органы, развив в то же время целый ряд специализированных систем. Таким образом, о прямых предках позвоночных по-прежнему ничего не изветно.

Vertebrata (позвоночные)

Первая часть: планы строения, классы, отряды

Табл. 8 дает представление о систематическом разделении подтипа. Классы 1–3 объединяются в надкласс Pisces (*рыбы*)[1].

Таблица 8. Классы и группы позвоночных

1. Cyclostomata (круглоротые)				Agnatha (бесчелюстные)
2. Chondrichthyes (хрящевые рыбы)			Anamnia (анамнии)	
3. Osteichthyes (костные рыбы)				
4. Amphibia (земноводные, или амфибии)		Tetrapoda (четвероногие)		
5. Reptilia (пресмыкающиеся, или рептилии)	Sauropsida (зауропсиды, или ящерообразные)		Amniota (амниоты)	Gnathostomata (челюстноротые)
6. Aves (птицы)				
7. Mammalia (млекопитающие)				

Помимо общих признаков хордовых для позвоночных типичны следующие **черты организации** (рис. 252): расчленение тела на голову, туловище (с полостью тела) и хвост. Хорда, всегда закладывающаяся у эмбриона, в большей или меньшей степени вытесняется *позвоночником*, берущим на себя функцию осевого скелета. Позвонки охватывают спинной мозг и главные кровеносные сосуды нейральными и гемальными дугами; к ним же причленяются ребра (рис. 261). Передний конец осевого скелета преобразован в *череп*, включающий черепную коробку, или *нейрокраниум* (рис. 262), внутри которой находится головной мозг из пяти отделов (рис. 269), и *висцеральную* часть, служащую опорой для головной кишки (рис. 262). Нейрокраниум защищает также парные *глаза*, органы *обоняния* и *лабиринт*. У анамний – 10, у амниот – 12

[1] В надкласс рыб круглоротых обычно не включают, противопоставляя бесчелюстных остальным позвоночным. – *Прим. перев.*

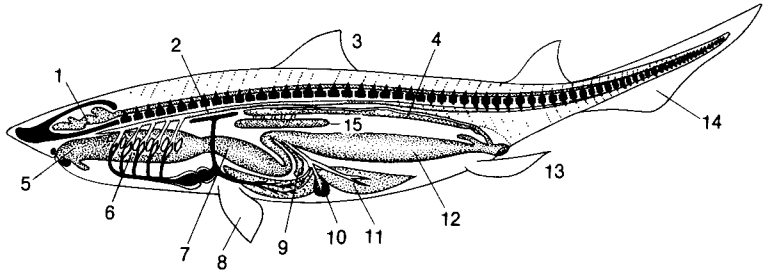


Рис. 252. Схема строения самца акулы: 1 – головной мозг; 2 – спинная аорта; 3 – спинной плавник; 4 – первичная почка; 5 – ротовая полость; 6 – глотка; 7 – желудок; 8 – грудной плавник; 9 – поджелудочная железа; 10 – желчный пузырь; 11 – печень; 12 – средняя кишка; 13 – брюшной плавник; 14 – хвостовой плавник; 15 – семенник

головных нервов (рис. 269). Отходящие от спинного мозга дорсальные (сенсорные) корешки сегментарных *спинномозговых нервов* образуют спинномозговые ганглии (рис. 128). *Пищеварительный тракт* расчленяется на головную (ротовая полость и глотка) и туловищную кишку, делящуюся на переднюю (пищевод и желудок), среднюю (тонкий кишечник) и заднюю (толстый кишечник). Печень (обычно с желчным пузырем) и поджелудочная железа – добавочные железы средней кишки. Замкнутая кровеносная система – с вентральным многокамерным сердцем, 4–7 артериальными дугами (рис. 270) и воротной системой (рис. 92). Красные кровяные тельца (эритроциты) содержат гемоглобин. *Селезенка* – орган кроветворения и депо крови. *Гонады* расположены дорсально в стенке целома (рис. 274); сперматозоиды выводятся через вольфов канал (рис. 274), служащий у анамний мочеточником и семяпроводом; мюллеров канал становится яйцеводом. Исходно мочеполовые протоки и задняя кишка открываются в клоаку. *Покровы* включают многослойный эпидермис с кожными железами и соединительнотканную дерму (рис. 257). Гормональная система имеет типичный набор эндокринных желез (с. 203)[1].

Agnatha (бесчелюстные)

а) **Cyclostomata** (круглоротые): *Myxine* (миксины) – морские формы, паразитирующие на рыбах; *Petromyzon* (миноги) – морские и пресноводные формы. б) **Ostracodermi** (щитковые) – вымершие силурийско-девонские мелкие рыбообразные формы с панцирями из костных пластинок.

Бесчелюстные – наиболее примитивные из позвоночных, не имеющие ни челюстей, ни парных плавников и представленные в настоящее время

[1] К характеристике позвоночных следует добавить, что у них развиты сложные органы дыхания и почки. – *Прим. перев.*

только *круглоротыми*. Минога в своем развитии проходит стадию слепой личинки-фильтратора (*пескоройки*), живущей в песке, как ланцетник (с. 419). В период метаморфоза к эктопаразитической взрослой особи у нее из эмбриональных рудиментов развиваются типичные для позвоночного глаза. Для миног характерны семь пар жаберных отверстий и одна непарная ноздря. Хрящевой скелет частично редуцирован (вероятно, вторично). Рот вооружен роговыми эпидермальными зубами (с. 438).

Chondrichthyes (хрящевые рыбы)

а) **Selachii** (акулы): почти все формы – морские. б) **Rajiformes** (скаты): морские уплощенные в дорсовентральном направлении формы: *Torpedo*, (электрический скат, с. 223). в) **Holocephali** (цельноголовые, или химеры): морские формы.

Основное отличие хрящевых рыб от бесчелюстных – наличие у них *челюстей* и *парных конечностей* (рис. 252). Впрочем, эти прогрессивные признаки впервые появились уже у древнейших пластинокожих, или панцирных, рыб (Placodermi), живших в девоне и к концу его вымерших. Отсутствие костей в скелете тоже нельзя считать примитивной чертой – вероятно, это вторичная редукция. Предполагают, что предки хрящевых рыб обладали костной тканью.

Глотка акул и скатов пронизана 5–7 жаберными щелями (рис. 252), причем первая из них рудиментарна (брызгальце, с. 445). Рот находится на нижней стороне рыла. Плавательного пузыря нет. Кожа несет плакоидные чешуи (кожные зубы, рис. 258). Акулы либо откладывают крупные богатые желтком яйца с роговой оболочкой, либо живородящи (с. 135). В любом случае им необходимо внутреннее оплодотворение, для чего часть брюшного плавника самца преобразована в пенис (с. 465). У акул чрезвычайно развиты обонятельные доли переднего мозга (макросматики, с. 269); для ориентации служит также высокодифференцированная система органов боковой линии (с. 279) и ампул Лоренцини (с. 287).

Osteichthyes (костные рыбы)

1. **Actinopterygii** (лучеперые): а) **Polypteri** (многоперые); б) **Chondrostei** (хрящевые ганоиды): *Acipenser* (осетр); в) **Holostei** (костные ганоиды): *Lepidosteus* (панцирная «щука»), *Amia* (ильная рыба); г) **Teleostei** (костистые рыбы): например, Clupeiformes (сельдеобразные): *Clupea* (сельдь); Salmoniformes (лососеобразные): *Salmo* (лосось); Esociformes (щукообразные): *Esox* (щука); Cypriniformes (карпообразные): *Cyprinus* (сазан); Siluriformes (сомообразные): *Silurus* (сом); Gadiformes (трескообразные): *Gadus* (треска); Perciformes (окунеобразные): *Perca* (окунь).

2. **Sarcopterygii** (мясистолопастные): а) **Crossopterygii** (кистеперые): *Latimeria*; b) **Dipnoi** (двоякодышащие).

Скелет костных рыб состоит преимущественно из костной ткани; в

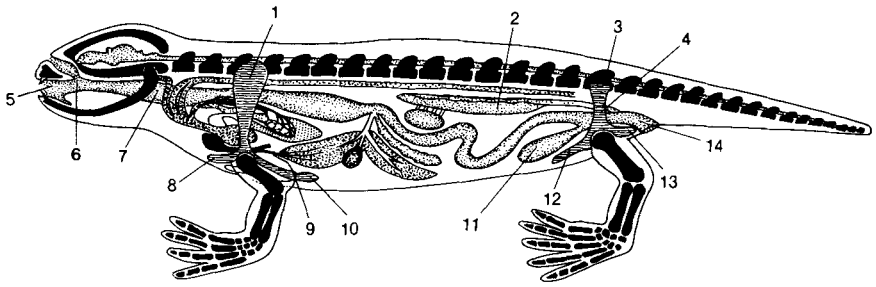


Рис. 253. Схема строения хвостатого земноводного (самец саламандры): 1 – лопатка; 2 – первичная почка; 3 – крестцовый позвонок; 4 – подвздошная кость; 5 – ротовая полость; 6 – хоана; 7 – глотка; 8 – прокоракоид; 9 – коракоид; 10 – грудина; 11 – мочевой пузырь; 12 – лобковый хрящ; 13 – седалищная кость; 14 – клоака

коже имеются мезодермальные костные чешуи. Рот конечный[1]. Жабр (прикрытых жаберными крышками) всего четыре пары. *Костистые рыбы* (около 15 000 современных видов) доминируют с мезозоя во всех типах водоемов и имеют большое значение для человека (ценная белковая пища). У хрящевых и костных ганоидов, доживших до нашего времени потомков древних форм, крупные чешуи покрыты эмалеподобным слоем ганоина[2]. Высоко ценится икра осетровых рыб, идущих на нерест из моря в реки. Двоякодышащие рыбы сейчас представлены всего тремя родами в реках Австралии (*Neoceratodus*), Африки (*Protopterus*) и Южной Америки (*Lepidosiren*). Они способны пережить период высыхания водоема, так как кроме жабр имеют парные или непарный выросты передней кишки, ячеистая поверхность которых служит им дополнительным органом воздушного дыхания. Эти «легкие» гомологичны легким наземных позвоночных и плавательным пузырям рыб. То, что у костистых рыб плавательный пузырь представляет собой не орган дыхания, а в основном гидростатический аппарат (с. 191), – результат вторичного преобразования предковых легких. Связь этого пузыря с передней кишкой (*воздушный канал*, с. 192) сохраняется у двоякодышащих и у ряда пресноводных костистых рыб (например, у карповых, – так называемые *открытопузырные* рыбы). У морских и у некоторых пресноводных костистых (например, у окуней) этот проток со временем зарастает (*закрытопузырные* рыбы).

К боковой ветви *кистеперых* принадлежит отловленная впервые лишь в 1939 г. у восточных берегов Южной Африки латимерия (*Latimeria chalumnae*). Близкие родичи этого «живого ископаемого» жили в палеозое и в раннем триасе. Кистеперые ближе всех других рыб к

[1] У некоторых видов, например у хрящевых ганоидов, рот нижний. – *Прим. ред.*

[2] Слой ганоина встречается у хрящевых ганоидов на хвостовых чешуях. – *Прим. перев.*

наземным позвоночным, прежде всего – по строению своих парных плавников. Из такого многолучевого плавника в ходе эволюции возникла пятипалая конечность наземных форм (с. 449). Как у кистеперых, так и у двоякодышащих имелись и другие предпосылки для перехода к наземной жизни, осуществленного земноводными; например носовая и ротовая полости этих хоановых рыб (Choanichthyes) связаны хоанами (рис. 253, 264), что позволяет воздуху поступать в легкие. Правда, латимерия представляет среди них исключение: ее носовые полости оканчиваются слепо.

Amphibia (земноводные)

а) **Labirinthodontia** (лабиринтодонты) – сборная группа вымерших земноводных, не имеющая таксономического значения. б) **Urodela** (хвостатые): *Triturus alpestris* (альпийский тритон), *Salamandra salamandra* (пятнистая саламандра), *Ambystoma mexicanum* (аксолотль); в) **Anura** (бесхвостые): *Rana esculenta* (прудовая лягушка), *Hyla arborea* (квакша обыкновенная), *Xenopus laevis* (шпорцевая лягушка), *Bufo bufo* (серая жаба); *Bombina variegata* (желтобрюхая жерлянка), *Alytes obstetricans* (жаба-повитуха); г) **Gymnophiona** (или Apoda, безногие).

Земноводные, древнейшие из наземных позвоночных, развились в девоне, по-видимому, из *кистеперых рыб*. До начала мезозоя преобладали различные *лабиринтодонты* (некоторые – величиной с крокодила), названные так из-за особой структуры зубов. Встречающиеся в наше время хвостатые, безногие и бесхвостые столь различны, что их возникновение от общего предка маловероятно; скорее всего оно полифилетическое. Следует отметить особый тип специализации червяг (безногих). Эти слепые существа живут как дождевые черви во влажной почве тропиков. Их конечности вторично редуцированы (конвергенция со змеями, с. 332).

Общие признаки, характерные для хвостатых и бесхвостых (рис. 253): личиночное развитие с жаберным дыханием в пресной воде (головастики лягушек), метаморфоз во взрослую форму, дышащую легкими (с. 157); пятипалая конечность; суставное сочленение между черепом и первым шейным позвонком (атлантом) с двумя мыщелками; кожа (рис. 257) влажная, богатая железами[1] (в противоположность пресмыкающимся); температура тела непостоянная (пойкилотермия); прочная связь тазового пояса с крестцовыми позвонками (в отличие от рыб).

Reptilia (пресмыкающиеся)

Упрощенно, если брать только современные группы, рептилий можно подразделить на: а) **Testudines** (черепахи): *Testudo graeca* (средиземно-

[1] У амфибий в отличие от рыб появляются многоклеточные железы, кожа голая. Имеется кожное дыхание. – *Прим. перев.*

морская черепаха), *Emis orbicularis* (болотная черепаха), морские черепахи; б) **Rhynchocephalia** (клювоголовые): *Sphenodon punctatus* (гаттерия) – древняя реликтовая форма из Новой Зеландии; в) **Crocodilia** (крокодилы): аллигаторы, кайманы, гавиал; г) **Sauria** (ящерицы): *Lacerta agilis* (прыткая ящерица), игуаны, вараны, хамелеоны, гекконы; д) **Ophidia** (змеи): ужи (Colubridae): *Natrix natrix* (обыкновенный уж); гадюки (Viperidae): *Vipera berus* (обыкновенная гадюка); ложноногие (Boidae): удав, питон.

Рептилии, по-видимому, происходящие от лабиринтодонтов, известны с каменноугольного периода и достигли расцвета в *мезозойскую эру*. Многие из их мезозойских отрядов (среди них и *динозавры*, достигавшие 30 м в длину) полностью вымерли, и экологические ниши этих форм в настоящее время заняты их прямыми потомками – птицами и млекопитающими. Образование особых эмбриональных оболочек (рептилии уже относятся к амниотам) позволило пресмыкающимся развиваться на суше, преодолев характерную для земноводных зависимость от воды. Вымершие *птерозавры* освоили и воздушную среду. Другие группы, например ископаемые рыбообразные *ихтиозавры*, вторично вернулись в воду, где им пришлось перейти к живорождению. Наиболее примитивные признаки сохранили черепахи, крокодилы и в особенности гаттерия. И напротив, ящерицы и змеи – это высокоспециализированные богатые формами (3000 и 2700 видов соответственно) группы. Всего 4250 видов млекопитающих считаются «наследниками господства» рептилий в мезозое.

Общие признаки пресмыкающихся: пойкилотермные амниоты, кожа без желез с роговыми эпидермальными чешуями и щитками; только один затылочный мыщелок[1].

Aves (птицы)

а) **Archaeornithes** («первоптицы»): *Archaeopteryx lithographica* (археоптерикс); б) **Odontornithes** («зубатые птицы»). Несколько ныне живущих групп (**Neornithes**): в) **Ratita** (бескилевые, или бегающие): страусы, киви; г) **Carinata** (килегрудые, или летающие): Falcones (дневные хищники), Striges (совы), Gallii (куриные), Anserés (пластинчатоклювые), Laro-Limicolae (ржанки, кулики, чайки и др.), Columbae (голуби), Pici (дятлы), Psittaci (попугаи), Passeres (воробьиные; к ним относятся наши певчие птицы).

Птицы – самый молодой класс позвоночных, развившийся из рептилий лишь во второй половине мезозойской эры. «Промежуточным звеном» является известный из юрского периода *археоптерикс*, «первоптица», обнаруженная всего в пяти экземплярах и соединяющая в себе признаки обоих классов («мозаичный» тип строения). От рептилий у него длинный хвост (20–21 позвонков), челюсти с зубами, брюшные

[1] А также наличие реберного дыхания и тазовой почки. – *Прим. перев.*

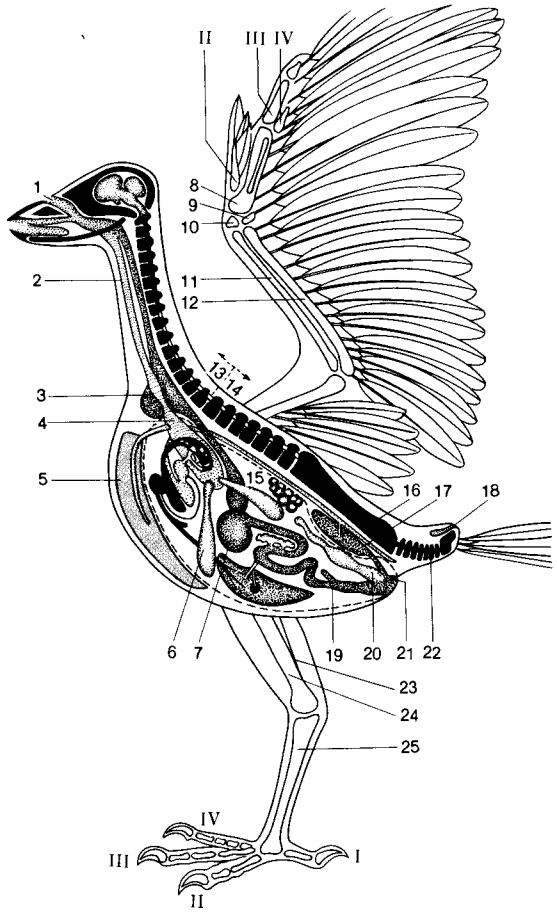


Рис. 254. Схема строения птицы (самка): 1 – ноздря; 2 – трахея; 3 – зоб; 4 – легкое; 5 – грудина; 6 – воздушный мешок; 7 – мускульный желудок; 8 – пряжка (пястно-запястная кость), 9 – гороховидно-локтевая кость запястья; 10 – ладьевидно-локтевая кость запястья; 11 – лучевая кость; 12 локтевая кость; 13 – шейные позвонки; 14 – грудные позвонки; 15 – железистый желудок; 16 – крестец; 17 – вторичная почка; 18 – копчиковая железа; 19 – слепая кишка; 20 – мюллеров канал (яйцевод); 21 – клоака; 22 – хвостовые позвонки; 23 – малая берцовая кость (редуцирована); 24 – тибиотарзус (результат слияния большой берцовой кости и четырех проксимальных элементов предплюсны); 25 – цевка (результат слияния костей 1, 2, 3 плюсны и дистальных элементов предплюсны); I, II, III, IV – номера соответствующих пальцев передней и задней конечностей

«ребра», не полностью сросшиеся косточки пясти, пальцы крыла с когтями, маленький мозг; птичьи признаки: перья, ключицы, сросшиеся в «вилочку», направленный назад первый палец на ноге, частично полые

кости. Археоптерикс, вероятно, передвигался по земле скачками, балансируя передними конечностями (крыльями) и используя их для ловли насекомых. К настоящему полету птицы могли перейти как от прыжков с земли, так и от планирования с деревьев.

Не летающие *бегающие* птицы в систематическом отношении неоднородны. Их следует рассматривать как полифилетическую сборную группу, возникшую от способных к полету предков. Чрезвычайно богата формами эволюционно прогрессивная группа *килегрудных* птиц (рис. 254). Киль на грудине служит для прикрепления обеспечивающей полет мускулатуры. Воробьиные – самая богатая видами группа среди множества их отрядов. Гомойотермия позволила птицам освоить недоступные для рептилий зоны с холодным климатом (полярные области, высокогорья). В целом же оба класса зауропсид настолько близки между собой, что птиц можно считать «оперенными теплокровными пресмыкающимися». Некоторые *общие признаки* современных птиц (рис. 254, 268, *А*): гомойотермные оперенные амниоты, передние конечности преобразованы в крылья, межпредплюсневый пяточный сустав, редукция хвоста, полые кости, беззубые челюсти, вытянутые в одетый роговым покровом клюв, только один затылочный мыщелок, в коже только копчиковая железа, крупные яйца с белковой и известковой оболочками, мощное развитие базальных ганглиев переднего мозга (рис. 126, *Д*, 127, *Г*). У самок нормально развит только левый яичник[1] (с. 462).

Mammalia (млекопитающие)

а) **Prototheria,** или **Monotremata** (первозвери, однопроходные, или клоачные): ныне только три рода: *Tachyglossus, Zaglossus* (ехидна и проехидна), *Ornithorhynchus,* или *Platypus* (утконос). б) **Metatheria,** или **Marsupialia** (сумчатые). в) **Eutheria**, или **Placentalia** (высшие звери, или плацентарные): **Insectivora** (насекомоядные): например еж, крот, землеройки; **Chiroptera** (рукокрылые): летучие мыши, крыланы; **Primates** (приматы): Prosimiae (полуобезьяны), Platyrrhina (широконосые обезьяны Нового Света), Catarrhina (узконосые обезьяны Старого Света): Hylobatidae (гиббоны), Pongidae (человекообразные обезьяны): орангутан, шимпанзе, горилла, Hominidae (люди, древние люди); **Edentata** (неполнозубые): муравьеды, ленивцы, броненосцы; **Pholidota** (ящеры); **Lagomorpha** (зайцеобразные); **Rodentia** (грызуны): белки, бобр, мыши, крысы, дикобразы; **Cetacea** (китообразные): зубатые киты, например дельфины, и беззубые (усатые) киты; **Carnivora** (хищные): собаки, медведи, куницы, кошки, гиены; **Pinnipedia** (ластоногие); **Proboscidea** (хоботные): слоны; **Sirenia** (сирены): ламантины; **Perissodactyla** (непарнокопытные): лошади, тапиры, носороги; **Artiodactyla** (парнокопытные): например свиньи, бегемоты, верблюды, олени, жирафы, антилопы, быки.

[1] Кроме того, полностью разделены артериальная и венозная кровь, т. к. сохранена только одна дуга аорты, а сердце – четырехкамерное. – *Прим. перев.*

Млекопитающие развились (вероятно, полифилетически) на рубеже палеозоя и мезозоя (пермь – триас) из зверообразных рептилий (Therapsida), очень рано обособившихся в отдельную эволюционную ветвь. Современные отряды млекопитающих сформировались в третичном периоде; при этом многие группы вымерли.

Однопроходные – реликтовые формы, распространение которых ныне ограничено Австралией и Новой Гвинеей. С рептилиями их сближают следующие признаки: откладывание крупных богатых желтком яиц, вынашиваемых затем в сумке (у ехидны) или насиживаемых (у утконоса), плечевой пояс с коракоидом (с. 451), клоака. Признаки млекопитающих: волосяной покров, гомойотермия (еще несовершенная), млечные железы, гетерогаметия самцов (с. 66).

Сумчатые рождают недоразвитых детенышей (беременность короткая), которых донашивают, выкармливая молоком, в сумке или между кожными складками на брюхе. В настоящее время они встречаются только в Австралии и Южной Америке; только один малоспециализированный вид, северный опоссум (*Didelphys marsupialis*), расселился и по Северной Америке. Разнообразные сумчатые смогли сохраниться лишь там, где географическая изоляция избавила их от конкуренции с плацентарными млекопитающими. Между двумя Америками в критическую для них эпоху не было сухопутной связи, а Австралия отделилась от остального мира еще в мезозое, т. е. до того, как туда могли проникнуть плацентарные. В Австралии среди сумчатых известны хищники (сумчатый волк, сумчатые куницы), насекомоядные (сумчатый крот, сумчатая землеройка, сумчатый муравьед, сумчатая летяга), плодо- и листоядные (древесные кенгуру, коала) и, наконец, крупные травоядные (кенгуру). Эта *адаптивная радиация* (с. 332) четко демонстрирует, как в Австралии специализированные сумчатые сумели освоить все те экологические ниши, которые на других материках оказались занятыми плацентарными.

Высших зверей можно лишь условно называть плацентарными, так как и у ряда сумчатых эмбриональные оболочки плода вступают в связь со стенкой матки, а плацента образуется даже у некоторых акул (с. 135). Однако у высших зверей она наиболее совершенна. Исходное число зубов плацентарных – 44. Как мы увидим позднее (с. 441), зубная система млекопитающих, как и их пятипалая конечность (с. 450), сильно варьирует.

Наименее специализированы среди плацентарных *насекомоядные*, для которых характерны следующие примитивные признаки: полная зубная формула, обоняние как главный сенсорный инструмент (макросматики), детеныши рождаются слепыми и голыми (гнездовой тип), стопохождение, пятипалые конечности.

Перешедшие вторично к водному образу жизни *ластоногие* и еще более измененные в связи с этим *китообразные* ведут свое происхождение от *хищных*. Сходство между китообразными и *сиренами* исключительно конвергентное. Оба отряда «вернулись в воду» независимо

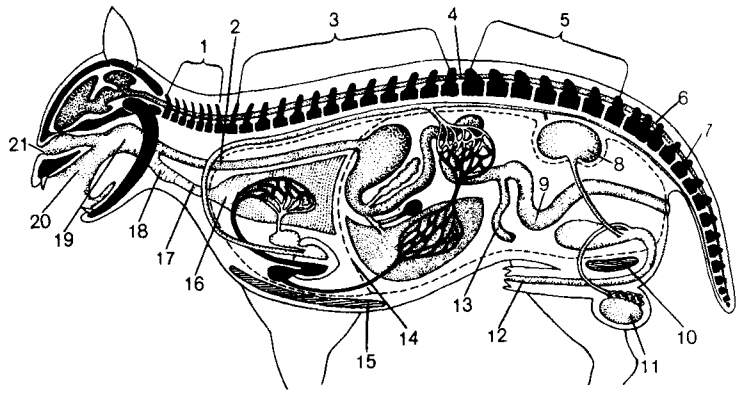


Рис. 255. Схема строения млекопитающего (самец): 1 – шейные позвонки; 2 – пищевод; 3 – грудные позвонки; 4 – спинной мозг; 5 – поясничные позвонки; 6 – крестцовые позвонки; 7 – хвостовые позвонки; 8 – вторичная почка; 9 – задняя кишка; 10 – вентральная часть таза; 11 – семенник; 12 – пенис; 13 – слепая кишка; 14 – диафрагма; 15 – грудина; 16 – легкое; 17 – трахея; 18 – гортань; 19 – глотка; 20 – ротовая полость; 21 – ноздря

друг от друга, причем предки *сирен*, вероятно, были близки к ветви *хоботных*. *Зайцеобразные* отличаются от *грызунов* зубами: у них позади каждого верхнего резца находится еще по одному мелкому второму резцу (двупарнорезцовые), отсутствующему у грызунов (парнорезцовые, табл. 10). Сильная специализация в строении скелета конечностей и зубов характерна для *парно-* и *непарнокопытных*.

За исключением приспособлений к полету, *рукокрылые* по многим признакам близки к своим предкам насекомоядным, давшим начало нескольким отрядам. Так, индо-малайские тупайи (Tupaiidae) связывают их с *полуобезьянами* и далее – с обезьянами. Эволюция людей началась от предков, общих с современными человекообразными, около 20 млн. лет назад. Род *Homo*, согласно новейшим ископаемым находкам, существует примерно 2,5 млн. лет. Тогдашний человек прямоходящий (*Homo erectus*) жил, вероятно, одновременно с *австралопитеками* (Australopithecinae), очень близкими к нашим предкам (с. 476).

Основные признаки млекопитающих (рис. 255, частично исключая однопроходных): гомойотермные амниоты; кожа с волосяным покровом, молочными, потовыми и сальными железами; гетеродонтная зубная система с двумя генерациями зубов – молочными и постоянными (рис. 259); вторичный челюстной сустав (с. 448); два затылочных мыщелка; у подавляющего большинства семь шейных позвонков; брюшная полость отделена от грудной диафрагмой; мощное развитие паллиума как коры переднего мозга (рис. 126,*Е*; 127,*Д*)[1].

[1] Следует добавить, что у млекопитающих полностью разделены артериальная и венозная кровь. – *Прим. перев.*

Вторая часть: сравнительная морфология некоторых систем органов

Покровы, кожа

Кожа защищает тело от повреждений и инфекций. Ее пигмент задерживает вредное для клеток излучение. Кровеносные капилляры и потовые железы участвуют в *терморегуляции* (с. 200), которой способствуют также образование и перераспределение пигментов. Кожа рыб и амфибий принимает участие в *дыхании* и *осморегуляции* (с. 164). Здесь же расположены *осязательные, температурные* и *болевые* рецепторы, а у рыб и *вкусовые*. Твердые образования, такие как когти и копыта, служат «инструментами» и оружием. У амфибий кожные железы выделяют сильные защитные яды (используемые некоторыми племенами для смазывания стрел). Кожа – носитель особого цветного узора и различных визуальных «меток» (гребень петуха, седалищные мозоли у обезьян), являющихся ключевыми стимулами, важными в меж- и внутривидовых отношениях, особенно между полами (с. 300).

План строения

Всегда многослойный *эпидермис* подстилает толстая соединительнотканная собственно кожа, или *дерма*. Нижний (*ростковый*) слой клеток эпидермиса сохраняет в течение всей жизни животного способность к пролиферации, постоянно обновляя клетки наружных слоев, которые слущиваются по отдельности или сбрасываются все вместе (линька).

Производные рогового слоя

У всех наземных позвоночных в наружных (дистальных) клетках эпидермиса образуется структурный белок *кератин*, постепенно вытесняющий цитоплазму и ядро клетки, что ведет к ее отмиранию. Так возникает *роговой слой*, производные которого весьма различны. Этот слой у земноводных еще очень тонкий, но мощно развит у рептилий, образуя чешуи и щитки. За счет него возникают когти, ногти, кожистые мозоли, папиллярный рисунок (отпечатки пальцев), клюв, копыта и рога. Особая морфогенетическая роль этого слоя проявляется при образовании перьев и волос гомойотермных позвоночных.

Перья на начальных стадиях развития очень напоминают чешуи рептилий. Сперва эпидермис приподнимается крупным дермальным сосочком (рис. 256,*В*). Затем эта закладка погружается основанием в дерму, которая в виде сосочка пера вдается внутрь его эпидермальной части (рис. 256,*Г*). На рис. 256,*Д* показаны строение и этапы образования контурных (кроющих, маховых и рулевых) перьев. Под чехликом, позднее сбрасывающимся, происходит крайне сложное расчленение эпидермиса. От центрального стержня отделяются *бородки первого порядка*, на которых сидят *бородки второго порядка*, скрепленные крю-

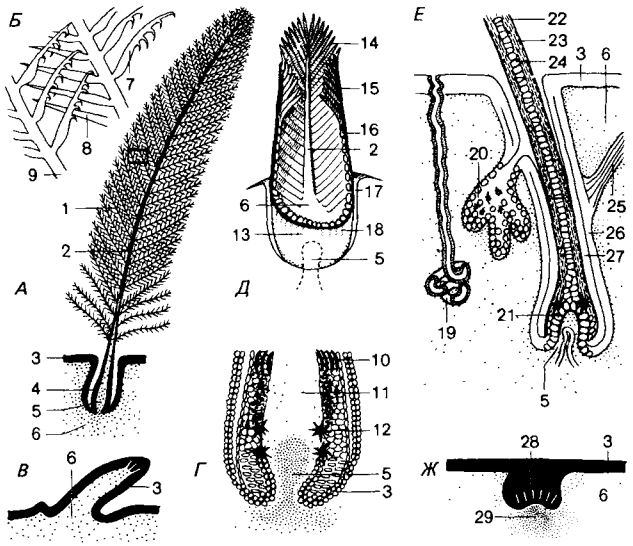


Рис. 256. Строение и развитие пера (*А–Д*) и волоса (*Е, Ж*). *А* – контурное перо: 1 – опахало; 2 – стержень; 3 – эпидермис; 4 – очин; 5 – сосочек пера; 6 – дерма. *Б* – тонкое строение пера (прямоугольник на рис. *А*); 7 – дистальная бородка второго порядка с крючочками; 8 – проксимальная бородка второго порядка; 9 – бородка первого порядка. *В* – закладка пера. *Г* – зона роста пера: 10 – образование кератина; 11 – душка пера; 12 – пигментные клетки (по Rawles). *Д* – развитие контурного пера (по Portmann); 13 – вентрально; 14 – образование бородок; 15 – чехлик; 16 – закладка бородок первого и второго порядков; 17 – сумка пера; 18 – воротничок. *Е* – волос: 19 – потовая железа; 20 – сальная железа; 21 – зона роста; 22 – кожица (кутикула); 5 – сосочек волоса с кровеносным сосудом; 23 – корковый слой; 24 – сердцевина; 25 – мышца волосяной сумки; 26 – наружное влагалище; 27 – внутреннее влагалище. *Ж* – закладка волоса: 28 – эпидермальное утолщение; 29 – мезодермальный волосяной сосочек

чочками в плотную несущую поверхность (рис. 256,*А, Б*). Перья развиваются из росткового слоя, как и у волос, находящегося в основании сумки, и здесь же снабжаются из хроматофоров пигментом (меланином, рис. 256,*Г*).

Волосы млекопитающих не гомологичны ни перьям птиц, ни чешуям рептилий. Их закладка начинается с эпидермальной точки (рис. 256, *Ж*), а дерма начинает участвовать в процессе позже, при образовании небольшого волосяного сосочка (рис. 256,*Е*). К волосяной сумке крепятся гладкие мышцы (при их сокращении у животных волосы встают «дыбом», а у человека как атавизм появляется «гусиная кожа»). В рыхлой сердцевине волоса находится воздух. Если (обычно в старости) продуцирование пигмента прекращается, волос в результате полного отражения света выглядит белым. Кроме теплоизоляционной (остевые и

подшерстковые волосы) волосам присуща и осязательная фукция (*вибриссы*, в частности, усы кошки). Сумка вибриссы погружена в кровяной синус и связана с особыми механорецепторами.

Кожные железы

Все они эпидермального происхождения. По типу секреции среди них различают голокринные, апокринные и мерокринные (с. 176, рис. 88). У рыб и личинок земноводных в ростковом слое образуются только *одноклеточные* железы (исключение – светящиеся органы глубоководных рыб), так называемые клетки Лейдига, расположенные среди других эпидермальных клеток и к моменту выделения секрета оказывающиеся на поверхности кожи. Во время метаморфоза эти клетки исчезают и заменяются многоклеточными железами: голокринными *ядовитыми* и мерокринными *слизистыми* (рис. 257). У пресмыкающихся лишь в некоторых группах встречается небольшое количество специализированных желез, выделяющих, кстати, и пахучие вещества. Бедна железами и кожа птиц, имеющих лишь парную *копчиковую железу* (рис. 254), жировой водоотталкивающий секрет которой служит для смазывания оперения.

У млекопитающих развились три типа желез: голокринные *сальные*, апо- и мерокринные *потовые* (рис. 256,*Е*) и апокринные *млечные*. Про-

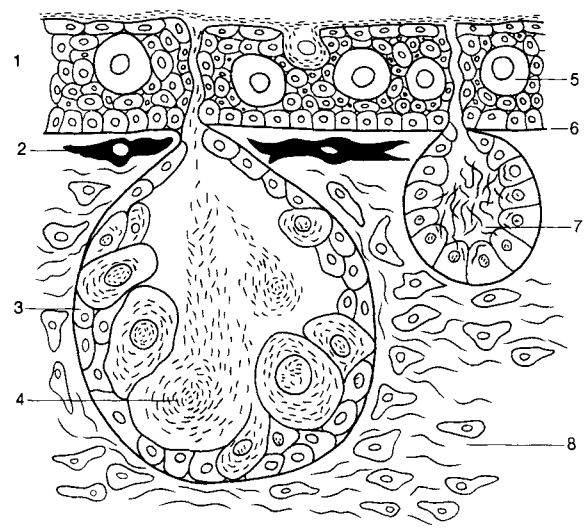


Рис. 257. Кожа саламандры во время метаморфоза (полусхематично): 1 – эпидермис; 2 – пигментная клетка; 3 – замещающие клетки; 4 – ядовитая железа с разрушающимися клетками; 5 – клетки Лейдига; 6 – базальная пластинка; 7 – слизистая железа; 8 – дерма. Многоклеточные железы полностью формируются лишь ко времени исчезновения клеток Лейдига

Таблица 9. Состав молока

	Б[1]	Л[1]	Ж[1]	t[2]
Человек	1,3	7,5	3,3	180
Лошадь	2,8	5,8	1,2	60
Корова	3,4	4,7	3,7	47
Овца	4,9	4,6	6,2	15
Кролик	10,5	2,0	16,5	6
Дельфин	4,0	1,0	44,0!	?

[1] Содержание, %: Б – белка; Л – лактозы (молочный сахар); Ж – жира

[2] t – Время в сутках, необходимое для удвоения веса новорожденного

токи млечных желез однопроходных открываются на небольшом углублении, млечном поле, откуда детеныши слизывают молоко. У остальных млекопитающих млечные железы с сосками, число которых различно и коррелирует с плодовитостью вида. Исследование развития этих желез в эмбриогенезе позволяет понять причину различий в их числе и месте расположения. Сначала вдоль всего тела закладываются парные *млечные валики*. Затем в зависимости от отряда в разных их областях формируется различное число желез (в подмышечной впадине у слонов, на груди у приматов и сирен, на брюхе у хищных и свиней, в паху у копытных). Такой способ закладки объясняет и встречающиеся иногда у человека дополнительные млечные железы и соски.

Образование и секреция молока контролируются гормонально. Кровь приносит к железам его «строительный материал» – аминокислоты, глюкозу и уксусную кислоту. В самих железах происходит синтез, накопление и выделение трех питательных компонентов молока: белка, лактозы и жира, процентное содержание которых различно у разных видов (табл. 9). При этом содержание белка прямо коррелирует со скоростью роста детенышей.

Окраска

Окраска может возникать за счет наполнения *кровью* кожных сосудов (петушиный гребень), *физической* структуры мутных сред, тонких пластинок и решеток, а также благодаря *пигментам*. Физическим строением перьев обусловлена, например, их синяя переливчатая окраска. Зеленый пигмент у позвоночных встречается редко; зеленый цвет попугаев и квакш возникает в результате комбинации желтого пигмента и синего «структурного» цвета. Белый цвет перьев и волос связан с эффектом полного отражения падающих лучей. У всех позвоночных пигменты сначала содержатся в *хроматофорах*, пигментных клетках, продуцируемых нервным гребнем (с. 129). У рыб, земноводных и рептилий пигмент так в них и остается, а у птиц и млекопитающих отдается клеткам эпидермиса, перьям и волосам (рис. 256,*Г*). К *пигментам*, обычно накапливающимся в виде зернистых структур, относятся желтые, коричневые и черные меланины (в меланоцитах), оранжевые каротиноиды и птеридины и желтый рибофлавин. Благодаря перемещению пигментных гранул внутри звездчатых хроматофоров анамнии и рептилии (донные рыбы, квакши, хамелеоны) способны быстро *менять окраску*. Такое изменение управляется либо непосредственно нервной системой, либо антагонистическими гормонами гипофиза и эпифиза (с. 203). Птицы и млекопитающие реагируют на перемену освещенности значительно медленнее – приспособлением скорости синтеза меланина в пигментных клетках.

Окостенения дермы

Из мезенхимы дермы развиваются *чешуя рыб* и *покровные кости* (с. 442) всех позвоночных. Эти твердые образования у древних рыб и

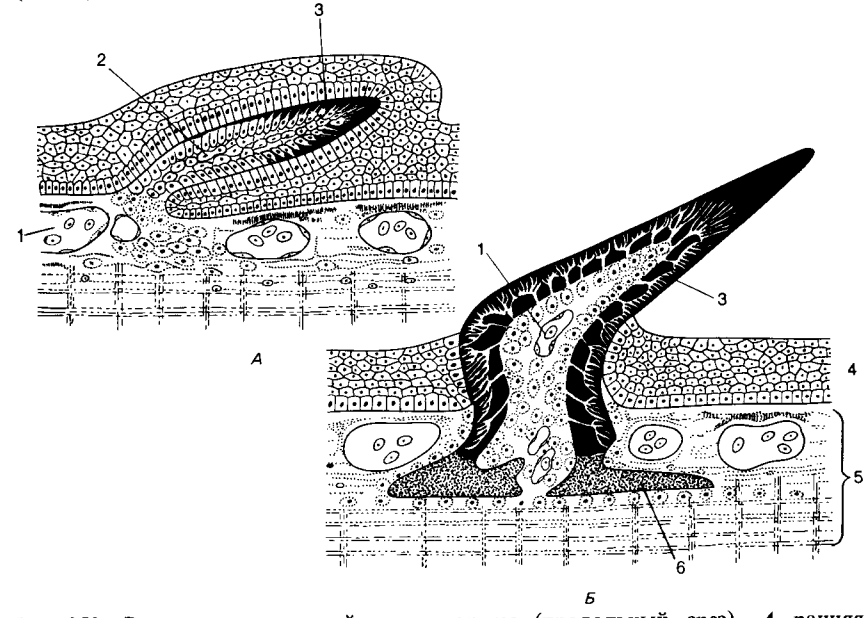


Рис. 258. Развитие плакоидной чешуи акулы (продольный срез). *А* – ранняя стадия: дермальный сосочек врастает в эпидермис; самые верхние клетки сосочка располагаются в виде эпителиального слоя и становятся одонтобластами (2), выделяющими дентин (3), пронизанный канальцами, содержащими отростки одонтобластов. *Б* – сформированная чешуя; внутри дентинового зуба находится полость пульпы: 1 – кровеносный сосуд; 4 – эпидермис; 5 – дерма, образующая пульпу дентинового зуба; 6 – базальная пластинка из дентина

амфибий иногда превращались в мощный кожный панцирь. И сейчас еще крупные костные пластинки подстилают эпидермальный роговой панцирь черепах. *Чешуя костных рыб* представлена плоскими костными пластинками, покрытыми эпидермисом. С чисто эпидермальными роговыми чешуями рептилий здесь имеется лишь некоторая функциональная аналогия. У *плакоидных чешуй акул и скатов* на базальной пластинке сидит зубовидный отросток, прорывающий эпидермис (рис. 258). По способу развития и строению эти образования соответствуют зубам всех позвоночных (с. 438). Таким образом, зубы ротовой полости можно считать гомологичными прежнему покрову из кожных зубов. Действительно, по краям челюстей у акул внешние плакоидные чешуи постепенно видоизменяются, переходя в ротовые зубные ряды.

Зубы

Для захватывания и пережевывания пищи, а иногда и для защиты от врагов челюстноротые (с. 425) обладают ротовыми зубами, крепость которых обусловлена близким к кости материалом, *дентином*, покрытым еще более прочной *эмалью*. Настоящие зубы, по всей видимости, первично отсутствуют у круглоротых (с. 424); рот этих бесчелюстных примитивных позвоночных вооружен *роговыми зубцами*. Сходные образования встречаются также в ротовом аппарате личинок амфибий. Вторично беззубы черепахи, птицы, однопроходные, усатые киты и отдельные неполнозубые (с. 430), например муравьеды. Вместо зубов у них развиваются либо роговые клювы, либо мощные роговые пластинки (китовый ус). В то время как у современных птиц отсутствуют даже эмбриональные закладки зубов, такие *рубименты*, свидетельствующие об имевших зубы предках (с. 470), можно наблюдать на челюстях черепах, однопроходных и китов. Зубы у млекопитающих расположены только на межчелюстной, верхнечелюстной и зубной костях (с. 447, рис. 264), а у рыб, амфибий и примитивных рептилий – и на других участках ротовой полости, например на нёбе и сошнике (рис. 263).

В *образовании зубов* млекопитающих (рис. 259) участвуют два зачатка. В зубной пластинке, возникшей из клеток нервного гребня (с. 129), *одонтобласты* выделяют вокруг полости пульпы будущего зуба основную массу дентина, т. е. «зубной кости». *Зубная пластинка* растет от эпидермиса вглубь, образуя ряд эмалевых органов, покрывающих как литейные формы дентиновые зачатки. Внутренний слой *адамантобластов* эмалевого органа поверх нарастающего дентина откладывает слои эмали.

Кроме дентина и эмали в состав зуба у млекопитающих входит и костный *цемент* (рис. 259, *В*), покрывающий либо весь зуб, либо только его корень. У высокоспециализированных коренных зубов грызунов и копытных цементом заполнены промежутки между складами эмали. В результате жевания на коронке зуба возникает всегда остающаяся

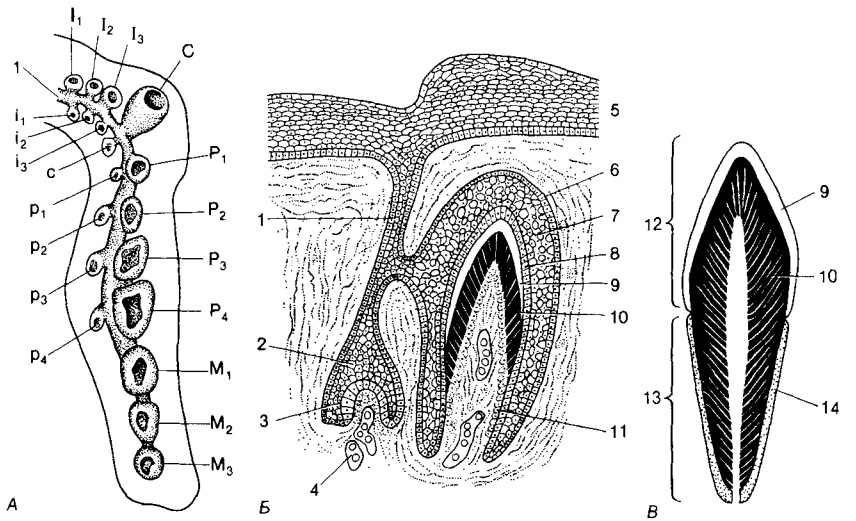


Рис. 259. Зубы млекопитающих. *А* – зубная пластинка половины нижней челюсти эмбриона свиньи, вид снизу, схематично (по Fleischmann). Закладки зубов: I_1, I_2, I_3 – резцы; С – клык; P_1, P_2, P_3, P_4 – предкоренные молочной генерации; M_1, M_2, M_3 – коренные; i_1 – i_3, с, p_1 – p_4 – соответствующие закладки постоянных зубов. *Б* – поперечный разрез через зубную пластинку эмбриона с молочным зубом и соответствующей закладкой постоянного (на уровне С – с). *В* – продольный разрез сформированного резца. 1 – зубная пластинка; 2 – эмалевый орган; 3 – закладка постоянного зуба; 4 – кровеносный сосуд; 5 – эпидермис; 6 – наружный эпителий эмалевого органа; 7 – эмалевая пульпа (рыхлая внутренняя клеточная масса эмалевого органа); 8 – адамантобласт; 9 – эмаль; 10 – дентин; 11 – одонтобласты; 12 – коронка; 13 – корень; 14 – цемент

острой поверхность стачивания (рис. 282), на которой выступают твердые эмалевые гребни, в то время как дентин и еще более мягкий цемент стираются.

Примитивными считают острые конические «хватательные» зубы, типичные для рыб, амфибий и большинства рептилий (например, крокодилов и ящериц). Зубную систему этих животных называют *гомодонтной* в противоположность *гетеродонтной* у млекопитающих, челюсти которых несут четыре типа зубов (спереди назад): резцы (incisivi, I), клыки (canini, C), предкоренные (praemolares, P) и коренные (molares, M) (рис. 259, 260). Исходно млекопитающие имели 44 зуба, однако у большинства из них это число в той или иной степени редупировано, так как эмалевые органы дифференцируются не по всей зубной пластинке (рис. 260 и табл. 10).

Как ножницы действуют *«хищнические» зубы* хищных – P_4 верхней челюсти и расположенный против него M_1 нижней (рис. 260, *Б*). Огромные *бивни* слонов – модифицированные верхние резцы (их дентин – знаменитая слоновая кость). *Вторично гомодонтны* зубатые киты (конвергенция

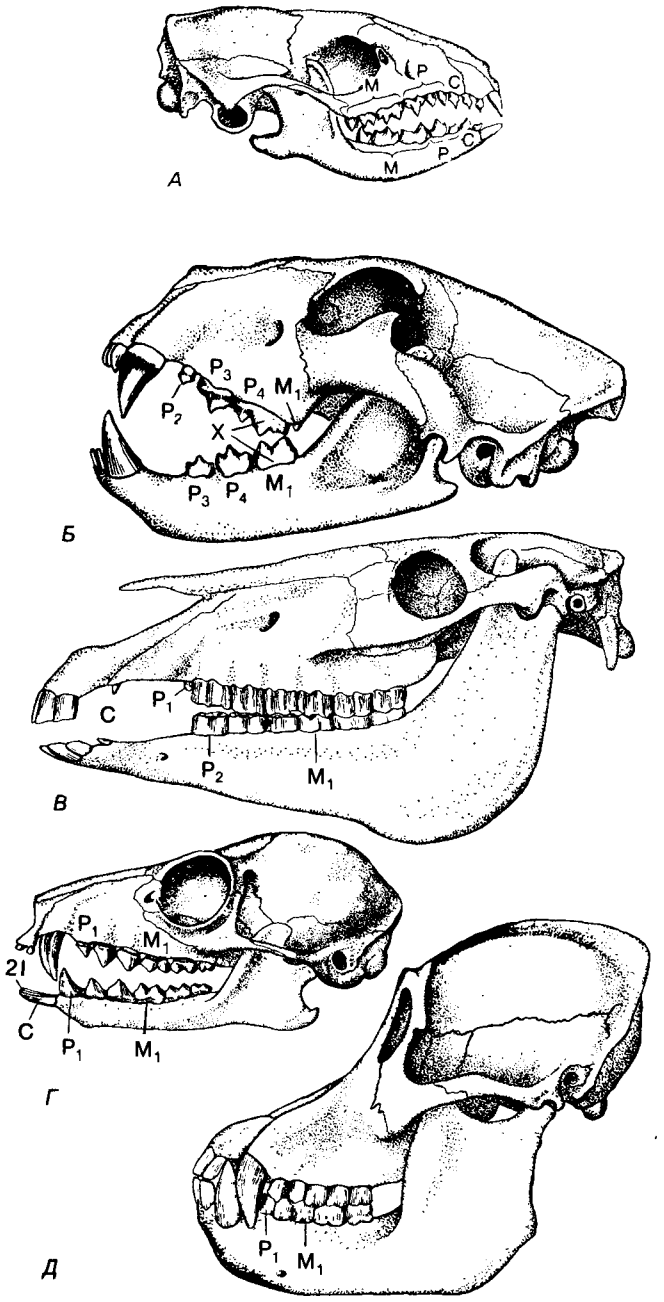


Рис. 260. Черепа млекопитающих: *А* – еж; *Б* – лев; *В* – лошадь; *Г* – лемур; *Д* – орангутан. С – клыки; I – резцы; М – коренные; Р – предкоренные; Х – хищнические зубы (рис. 260, *Б*)

Таблица 10. Зубные формулы млекопитающих[1)]

$\frac{3143}{3143} = 44$:	крот	$\frac{3133}{3133} = 40$:	лошадь
	свинья		(рис. 260, *В*)
$\frac{3142}{3143} = 42$:	собака	$\frac{0033}{3133} = 32$:	корова
$\frac{2123}{2123} = 32$:	человек	$\frac{1033}{0033} = 26$:	слон
	человекообразные обезьяны (рис. 260, *Д*)		
$\frac{3131}{3121} = 30$:	лев	$\frac{1003}{1003} = 16$:	крыса
	(рис. 260, *Б*)		домовая мышь

[1)] Цифры приводятся только для одной стороны рта. Слева (от срединной линии) направо (к заднему концу верхней и нижней челюстей) записываются количества: I (0–3), C (0, 1), P (0–4) и M (1–3). Указывается число постоянных зубов

с рыбьим типом строения); у дельфинов бывает до 250 однородных конических зубов.

У большинства млекопитающих сменяют друг друга две генерации зубов (*дифиодонтизм*): молочные зубы вытесняются постоянными (исключение – коренные; рис. 259, *А*). У некоторых грызунов и у зубатых китов всего одна зубная генерация, а у рыб, амфибий и рептилий использованные зубы постепенно и многократно заменяются новыми (*моно-* и *полифиодонтизм* соответственно).

Зубы адаптивно дифференцировались в очень широких пределах в зависимости от способов добывания и переработки пищи, а также защиты от врагов. По их строению вполне можно делать выводы об общей организации животного, что особенно важно для палеонтологов, поскольку от вымершего вида часто остаются только зубы. Преобразования зубной системы в ходе эволюции всегда коррелируют с изменениями в строении черепа, особенно его лицевой области (рис. 260, 282), а также со структурами, определяющими механику движения челюстей. Однозначно действующие *аллометрические отношения* (с. 451) гарантируют гармоничное протекание эволюционных перестроек различных систем органов.

Скелет

Функции и типы скелетных образований

Как опорное образование скелет определяет общий облик животного. В то же время на его строении сказываются и особенности мягких частей, придающих телу окончательную форму. Поэтому палеонтологи часто могут по ископаемым костным остаткам достаточно полно и достоверно реконструировать организацию вымерших существ. Скелет служит местом прикрепления мускулатуры, защищает легкоранимые органы и в результате быстрого обновления своих компонентов (с. 168) участвует в метаболизме (прежде всего, разумеется, в минеральном обмене).

В состав скелета иногда независимо друг от друга входят соединительная ткань, хрящ и кость (с. 22), однако чаще они в нем тесно взаимосвязаны. По способу образования различают *покровные* и *замещающие кости*. Первые возникают прямо из скелетогенной мезенхимы дермы. Эти «кожные кости» часто лежат снаружи, выполняя роль экзоскелета. Так, например, образуется бóльшая часть крыши черепа (рис. 264,*А*). Замещающие кости возникают на месте эмбрионально-личиночных хрящевых структур (например, зачаточного осевого черепа) в результате вытеснения костными клетками хрящевой ткани. Из замещающих костей построен осевой скелет (позвоночник, основание черепа), скелет конечностей и основная часть висцеральных дуг.

Позвоночник

От медиального края сомитов (с. 125) мезенхимные клетки в виде *склеротомов* поступают в пространство между миотомом и хордой (рис. 64). Каждый склеротом разделяется на две части (рис. 261,*А*), затем задние его половинки из каждого сегмента объединяются с передними половинками из сегмента, лежащего позади, образуя один позвонок. Этим обеспечиваются *межсегментное расположение* позвонков и оптимальная возможность для прикрепления мускулатуры. *Двойная закладка* сохраняется у круглоротых; на каждый мышечный сегмент у них приходится по две одинаковых нейральных дуги, защищающих спинной мозг. У позвоночных более высокоорганизованных классов производные соседних склеротомов полностью сливаются, так что, как правило, не остается и следа их былой самостоятельности.

Одним из признаков класса является степень и способ вытеснения эмбриональной хорды *телами позвонков*. Их еще нет у круглоротых и хрящевых ганоидов, хорда которых в течение всей жизни сохраняет роль осевого скелета. У подавляющего большинства рыб образуются вогнутые спереди и сзади *амфицельные* тела позвонков, а остатки хорды занимают пространство, не вытесненное ни хрящем, ни костью (рис. 261,*Б*). У амфибий и рептилий между телами позвонков развились суставные поверхности, а сами тела могут быть либо *процельными* (спереди

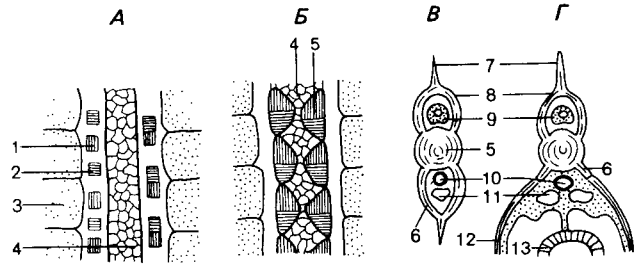


Рис. 261. Развитие и строение позвонков рыб. *А* – ранняя двойная закладка склеротомов (1 – передний; 2 – задний) в каждом сегменте; слева – ранняя, справа – более поздняя стадии; 3 – миотом; 4 – хорда. *Б* – межсегментное развитие тел позвонков (5) путем объединения двух склеротомов соседних сегментов. Остатки хорды заполняют промежутки между амфицельными позвонками. *В* – хвостовой позвонок. *Г* – туловищный позвонок: 6 – нижние дуги; 7 – кишка; 8 – нейральные дуги; 9 – спинной мозг; 10 – спинная аорта; 11 – задние кардинальные вены; 12 – ребра; 13 – остистый отросток

вогнутыми, сзади выпуклыми), либо *опистоцельными* (спереди выпуклыми, сзади вогнутыми). Остатки хорды, как правило, находятся в центре тела позвонка. Сложные *седловидные* суставные поверхности характерны для тел позвонков птиц. Позвонки млекопитающих спереди и сзади плоские. Между такими *ацельными* (платицельными) позвонками лежат соединительнотканные *межпозвоночные диски* (мениски) с остатком хорды в центре (*ядро диска*). Нередко ткань диска выпячивается наружу и давит на корешки спинномозговых нервов (ущемление). Межпозвоночные диски упруги и могут слегка прогибаться. Для обеспечения подвижности и прочности осевого скелета позвонки млекопитающих несут еще особые сочленовные отростки.

Постоянные элементы позвоночника – *нейральные дуги*, окружающие спинномозговой канал (рис. 261,*В, Г*). Между ними выходят спинномозговые нервы. Позвонки несут также нижние отростки, образующие в хвостовой области рыб *гемальные дуги* с каналом для крупных кровеносных сосудов[1]. В туловищном отделе их концы не смыкаются и служат для прикрепления ребер.

Позвоночник – сериально гомологичная (гомономная) структура (с. 330), преобразовавшаяся в разных отделах тела в соответствии с различными выполняемыми функциями. Дифференцировка его на *отделы* представлена для разных групп животных в табл. 11. Крестцовые позвонки имеются только у четвероногих и в зависимости от типа движения могут сливаться в крестцовую кость различной длины. К ней прочно присоединяется подвздошная кость тазового пояса (рис. 268,*Б*).

---

[1] Гемальный канал образуется и у других позвоночных, за исключением бесхвостых земноводных и птиц. – *Прим. перев.*

Таблица 11. Отделы позвоночника[1)]

Костистые рыбы	Т							;	Х
Амфибии	А;	Г				;	К	;	Х
Зауропсиды	А, Э + Ш;	Г				;	К	;	Х
Млекопитающие	А, Э + Ш;	Г	;	П	;		К	;	Х
(Человек)	(7)	(12)		(5)			(5)		(4)

[1)] Г – грудной; К – крестцовый; Т – туловищный; Х – хвостовой; Ш – шейный с атлантом (А) и эпистрофеем (Э), обеспечивающими вращение головы; П – поясничный

Сильная статическая нагрузка при двуногом хождении (например, у птиц) приводит к объединению в крестцовом отделе до 20 и более позвонков. Для млекопитающих характерен поясничный отдел.

Грудная клетка с *ребрами* и *грудиной* (рис. 268,*А*) функционально-морфогенетически относится к системе осевого скелета, а не к плечевому поясу, что подтверждается и генетическими исследованиями. Встречаются мутации, приводящие к уродствам позвоночника и грудной клетки, но не отражающиеся на конечностях и их поясах (например, летальный фактор «лосевидный теленок» у крупного рогатого скота). При мутациях других генов подавляется развитие конечностей с поясами, хотя позвоночник и грудная клетка развиваются нормально (например, «обтекаемая свинья»).

Череп

Нейрокраниум окружает головной мозг и защищает важнейшие органы чувств. Спереди назад в нем выделяют следующие отделы: обонятельный, глазничный, слуховой и затылочный (рис. 262). *Висцеральный череп* своими дугами охватывает ротовую полость и глотку. Эти дуги наиболее четко представлены в хрящевом черепе акулы (рис. 262).

Правда, у акул нет предчелюстной висцеральной дуги, следы существования которой заметны у других позвоночных. Губные хрящи у них (рис. 262) не относят к настоящим дугам; они лишь поддерживают верхний край рта. Так как висцеральный череп четко сегментирован, возникает вопрос, существовала ли исходная сегментация и у нейрокраниума. Согласно *позвоночной теории*, выдвинутой впервые И. В. Гете (1749–1832) и Л. Оценом (1779–1857), черепная коробка является выростом позвоночника и должна быть соответственно сегментирована. Эти представления, правда, оказались в какой-то степени справедливы только для самой задней, затылочной, ее части. Впрочем, мы должны быть благодарны великому Гете за сам термин «*морфология*». Они с

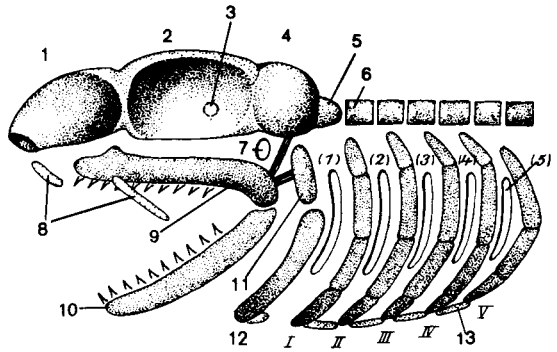


Рис. 262. Схема хрящевого черепа акулы. Отделы нейрокраниума: обонятельный (1), глазничный (2), слуховой (4), затылочный (5); 3 – отверстие для зрительного нерва; 6 – первый позвонок. Висцеральный череп: 8 – губные хрящи; челюстная дуга из нёбноквадратного (9) и меккелева (10) хрящей, между ними – первичный челюстной сустав; подъязычная дуга из гиомандибулярного хряща (11) и гиоида (12); I – V – жаберные дуги; (*1*) – (*5*) – жаберные щели; 7 – брызгальце; 13 – соединительный хрящ (копула)

Оценом указали также независимо друг от друга на наличие *межчелюстной* кости в черепе человека.

У костистых рыб и четвероногих хрящевой *эмбриональный череп* преобразуется в *костный* за счет развития замещающих и покровных костей. Названия отдельных элементов сложной структуры последнего даны на рис. 262–264. В области нёбноквадратного хряща образуются покровные пред- или межчелюстная и верхнечелюстная кости с зубами. Суставная головка верхней челюсти развивается из замещающей квадратной кости. В эмбриональной нижней челюсти формируются обычно три кости, из которых сочленовная кость образует с квадратной *первичный челюстной сустав*. Независимо от хрящевой закладки возникают крупные покровные кости крыши черепа и элементы твердого нёба: сошник, нёбные и крыловидные кости (рис. 264). Последние располагаются между основанием черепа и верхней челюстью[1)].

Между челюстной дугой и следующей за ней гиоидной, или подъязычной, дугой лежит первая из глоточных щелей, открывающаяся у акул и скатов наружу в виде *брызгальца* (рис. 262). У костных рыб она исчезает.

[1)] Квадратная, крыловидная и нёбная кости образуются в области нёбноквадратного хряща (первичной верхней челюсти), тогда как предчелюстная и верхнечелюстная (вторичная верхняя челюсть) относятся, по-видимому, к предчелюстной дуге. Правда, по представлениям Стеншё, передняя часть нёбноквадратного хряща и будет остатком предчелюстной дуги. Кстати, зубы у низших четвероногих присутствуют на сошнике, нёбных и крыловидных костях. – *Прим. перев.*

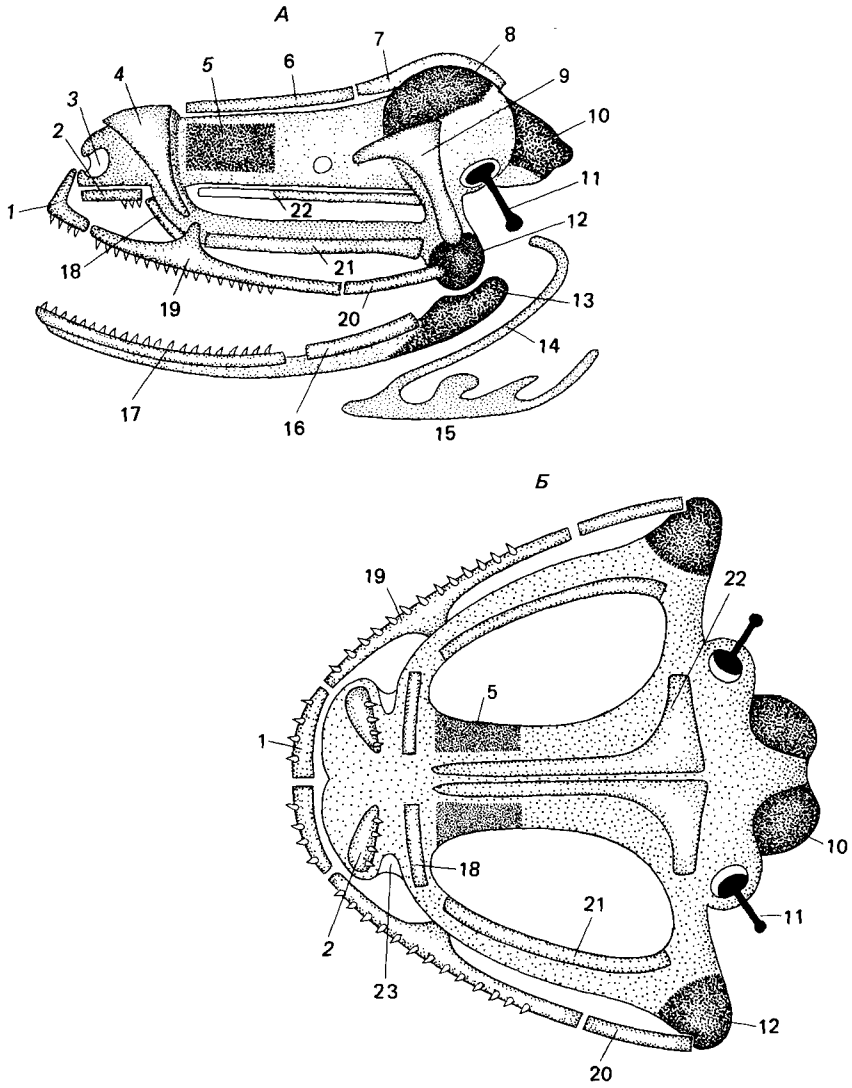


Рис. 263. Схема черепа земноводного: *А* – вид сбоку; *Б* – вид снизу. Хрящевой зачаточный череп показан точками, замещающие кости – черным цветом, покровные кости – белым. Замещающие кости нейрокраниума: глазнично-клиновидная[1] (5), передиеушная (8), боковая затылочная (10). Покровные кости нейрокраниума: сошник (2), носовая (4), лобная (6), теменная (7), парасфеноид (22); 23 – первичные хоаны. Нёбноквадратный хрящ срастается с обонятельным и слуховым отделами мозгового черепа; здесь развивается замещающая квадратная кость (12). Слуховую капсулу прикрывает чешуйчатая кость (9). В нижней челюсти можно видеть замещающую сочленовную кость (13) и покровные – зубную (17) и угловую (16) – кости. Покровные кости губных хрящей – межчелюстная (1) и верхнечелюстная (19) – связаны с квадратной костью покровной квадратно-челюстной[2] (20). Элементы подъязычной дуги: гиомандибулярная кость = столбик (11), гиоид (14) = передние рожки подъязычной пластинки (15); 3 – иосовая полость; 18 – нёбная кость; 21 – крыловидная кость

[1] Эту сложиую кость обычно называют клино-обонятельной, или поясковой. - *Прим. перев.*

[2] Эту кость обыкновенно называют квадратно-скуловой. – *Прим. перев.*

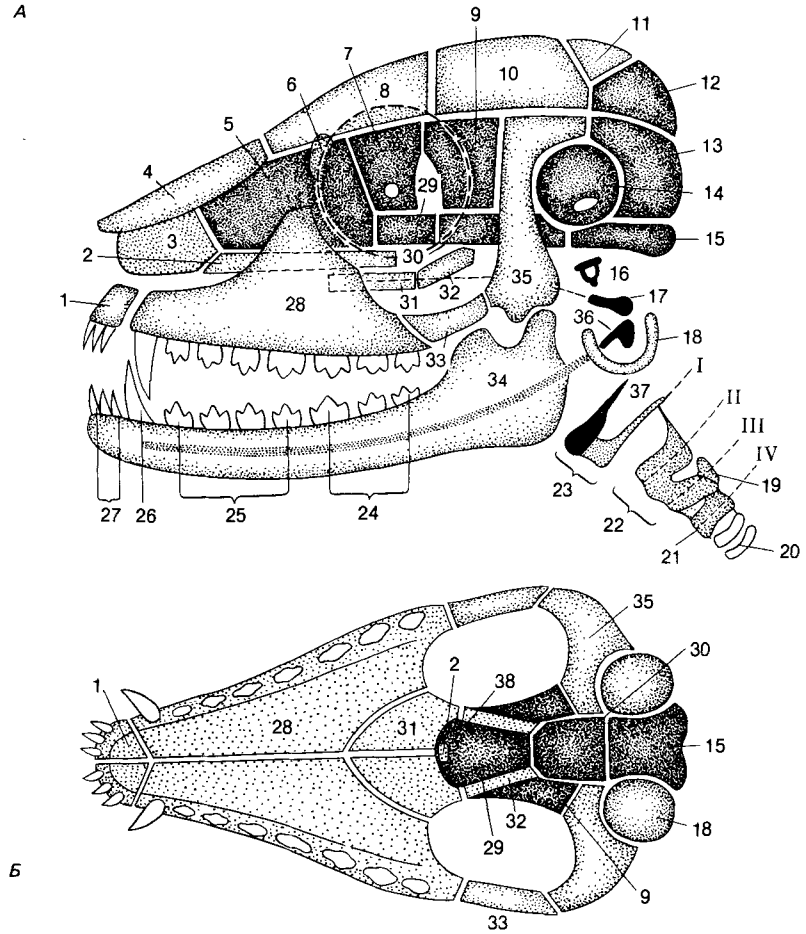


Рис. 264. Схема черепа млекопитающего: *А* – вид сбоку; *Б* – вид снизу. 38 – вторичные хоаны. Замещающие кости и остатки хрящевого зачаточного черепа показаны темным, покровные кости – светлым. Замещающие кости нейрокраниума: решетчатая (5), глазо-, крыло-[1], передне- и основная клиновидные (7, 9, 29, 30), каменистая (14), верхне-, боковая и основная затылочная кости (12, 13, 15). Остатки хрящевого черепа: носовая перегородка (3). Покровные кости нейрокраниума: носовая (4), слезиая (6), лобная (8), темеиная (10), межтеменная (11)[2], чешуйчатая (35), сошник (2). Висцеральный череп: нёбноквадратный хрящ полиостью редуцируется, и на его месте (показано штриховой линией) иаходятся покровные иёбная (31) и крыловидная (32) кости; квадратная кость = наковальня (17). Меккелев хрящ также редуцируется; сочленовная кость = молоточек (36); зубная (34) образует вторичный челюстиый сустав с чешуйчатой. Межчелюстная (1) и верхнечелюстная (28) образуют верхнюю челюсть, которая скуловой костью (33) связана с чешуйчатой. Из элементов подъязычной дуги образуются стремя = столбик = гиомандибулярная кость (16) и передиие рожки подъязычной кости (37). Первая пара жаберных дуг (I) образует задние рожки подъязычной кости, прирастающие вместе с передними рожками к телу этой кости (23). Вторая пара жаберных дуг (II) образует переднюю часть щитовидного хряща (22) гортани, третья (III) – заднюю часть этого хряща и черпаловидный хрящ (19) гортани, а четвертая (IV) – перстневидный хрящ (21) гортани; 20 – хрящевые кольца трахеи. Барабанная кость (18) защищает наружный слуховой проход, образуя также раму, на которой натянута барабанная перепонка; 24 – коренные; 25 – предкоренные; 26 – клыки; 27 – резцы

[1] Традиционное название «крылоклиновидная» крайне неудачно, так как на самом деле эта замещающая кость не что иное, как восходящий отросток нёбноквадратного хряща, т.е. висцеральная по своему происхождению. – *Прим. перев.*

[2] Межтеменные кости – остаток древиего, самого заднего ряда покровных костей крыши черепа, имевшегося у кистеперых рыб и стегоцефалов и сохранившегося у млекопитающих, что подчеркивает древность этого ствола амниот. – *Прим. перев.*

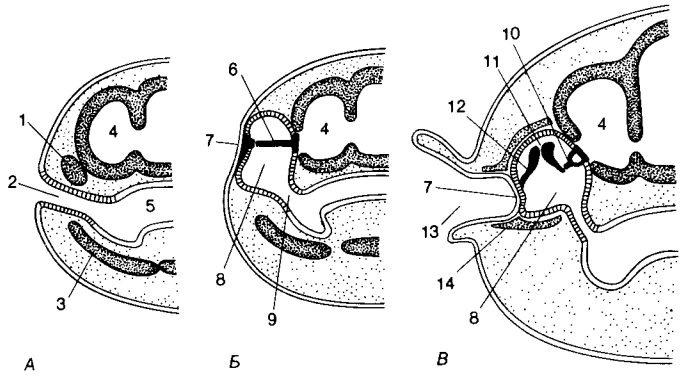


Рис. 265. Схема развития среднего уха в ряду позвоночных: *А* – рыба (акула); *Б* – земноводные и зауропсиды; *В* – млекопитающие. 1 – гиомандибулярный хрящ; 2 – брызгальце; 3 – гиоид; 4 – слуховая капсула черепа; 5 – ротовая полость; 6 – столбик; 7 – барабанная перепонка; 8 – среднее ухо; 9 – евстахиева труба; 10 – стремя; 11 – наковальня; 12 – молоточек; 13 – наружный слуховой проход; 14 – барабанная кость. У костных рыб висцеральная щель между челюстной и подъязычной дугами, являющаяся брызгальцем у акуловых рыб (рис. 262) или евстахиевой трубой у наземных позвоночных, зарастает

а у четвероногих становится полостью *среднего уха* и *евстахиевой трубой*, закрываясь снаружи барабанной перепонкой (рис. 265).

Жаберные дуги, следующие за гиоидной у рыб и личинок амфибий, несут органы водного дыхания – *жабры*. Этих дуг у хрящевых рыб 5–7 (рис. 252, 262), у современных костных рыб 4, а у личинок амфибий 3. Между ними находятся жаберные щели. Вентрально пары дуг связаны непарными копулами. У четвероногих нижняя часть гиоидной дуги и остатки жаберных превратились в *подъязычный аппарат* и *хрящи гортани* (рис. 264).

Удивительные преобразования привели к возникновению *слуховых косточек* среднего уха наземных позвоночных. Сначала гиомандибулярный элемент рыб сдвигается в барабанную полость, где становится единственной слуховой косточкой амфибий и зауропсид, палочковидным *столбиком* (рис. 263, 265), приобретающим у млекопитающих своеобразную форму (*стремя*, рис. 264). Кроме того, у последних закладки квадратной и сочленовной костей смещаются в среднее ухо, образуя здесь *наковальню* и *молоточек* (рис. 154,А). *Барабанная кость*, на которой натянута барабанная перепонка, вероятно, гомологична *угловой*. Такое перемещение квадратной и сочленовной костей (т. е. редукция первичного челюстного сустава) привело к формированию у млекопитающих *вторичного челюстного сустава*[1]. По вымершим зверообразным рептилиям можно проследить отдельные стадии этого процесса.

[1] Появление его связано с развитием дифференцированной зубной системы и сложных жевательных движений. – *Прим. перев.*

Новый сустав образовался между чешуйчатой костью нейрокраниума и единственной сохранившейся у млекопитающих костью нижней челюсти – зубной. Доказательство гомологии слуховых косточек и элементов висцерального скелета древних рыбообразных предков – *блестящее достижение сравнительной анатомии*, показывающее, насколько консервативны однажды возникшие в ходе эволюции элементы (с. 469). Новообразования – вещь довольно редкая. Куда чаще прогресс идет за счет изменения уже имеющихся деталей.

Конечности и их пояса

У наиболее примитивных позвоночных (бесчелюстные, с. 424) для передвижения служат только непарные плавники или общая плавниковая складка. Парные конечности (грудные и брюшные плавники, рис. 252) впервые появляются у *челюстноротых* (рыб, с. 425). Происхождение этих структур обсуждалось различными «*теориями конечностей*», ни одна из которых не была достаточно обоснованной. Так, предполагалось, что пояса конечностей и сами они являются производными переместившихся назад жаберных дуг, однако против этого говорят наблюдения за онтогенезом. Согласно теории боковых складок, две пары рыбьих плавников возникли путем локальной дифференцировки единых вентральных складок, тянувшихся с обеих сторон вдоль всего тела. Это мнение подкрепляется наличием дополнительных парных плавников между грудными и брюшными плавниками у некоторых ископаемых панцирных рыб (Placodermi, с. 425)[1]. Легче вывести *пя-*

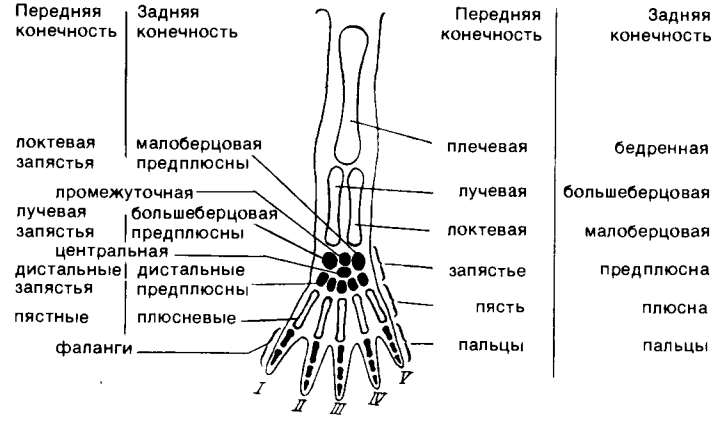


Рис. 266. Схема строения пятипалой конечности: косточки запястья (предплюсны), а также фаланги пальцев показаны черным цветом

[1] Речь идет о так называемых акантодах (Acanthodii), выделяемых в особую группу челюстножаберных рыб. – *Прим. перев.*

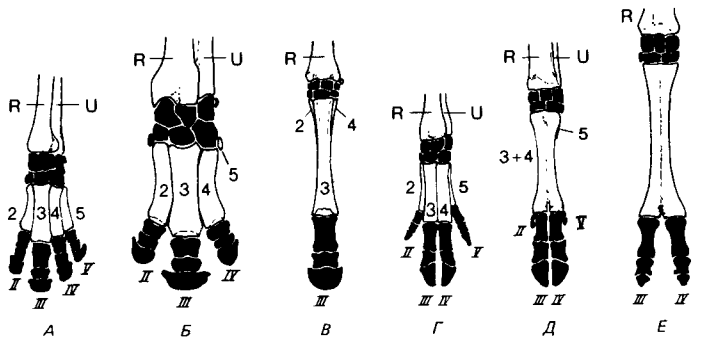


Рис. 267. Скелет левой передней конечности разных копытных. Непарнокопытные: *А* – тапир, *Б* – носорог, *В* – лошадь. Парнокопытные: *Г* – свинья, *Д* – корова, *Е* – верблюд. Кости предплечья и пясти показаны белым, запястья и пальцев – черным. R – лучевая; U – локтевая; 2–5 – кости пясти; II–V – пальцы

типалую конечность наземных позвоночных из многолучевого рыбьего плавника. Здесь промежуточным звеном являются кистеперые (с. 426). Ниже обсуждаются только конечности наземных групп.

Общий план строения такой конечности представлен на рис. 266. Функционально и морфологически она преобразовывалась различными путями:

1. *Редукция числа лучей.* У копытных при этом прослеживаются два основных эволюционных ряда. У непарнокопытных усиливался и принимал на себя все больший вес тела средний (III) луч (рис. 267,*А – В*), причем у лошадей он остался единственным, который касается земли. Этапы этого эволюционного процесса известны по многочисленным находкам вымерших третичных форм (рис. 282). У парнокопытных наиболее развиты III и IV лучи (рис. 267,*Г – Е*), а в крыле птиц сохранились II – IV (рис. 254).

2. *Полная или частичная редукция конечностей,* происходящая конвергентно (с. 332) у червяг, безногих ящериц и у змей; редукция только задних конечностей наблюдается у китов и сирен (при сохранении рудиментов таза).

3. *Удлинение элементов,* обычно коррелирующее с редукцией лучей. У копытных увеличиваются в длину прежде всего пястные и плюсневые кости с одновременным переходом от примитивного стопохождения (сохраняется у насекомоядных, медведей, приматов) через пальцехождение (например, у собак и кошек) к фалангохождению (например, лошадь). При этом создаются идеальные предпосылки для бега (длинное плечо рычага и малая площадь опоры на землю). Удлиняется и плюсна у птиц, принимая участие в образовании сложного элемента – цевки. У птерозавров и рукокрылых между туловищем и удлиненными пальцами натянута летательная перепонка, в то время как у птиц в создании летательной поверхности принимает участие и удлиненное предплечье с крепящимися к нему маховыми перьями (рис. 254).

4. *Слияние элементов,* обычно коррелирующее с их удлинением. У коровы и верблюда пястные кости III и IV сливаются в одну мощную кость (кость бегунов) (рис. 267,*Д, Е*). В цевке птиц во время онтогенеза происходит объединение хрящевых зачатков плюсневых костей I – III между собой и с дистальными предплюсневыми элементами (рис. 254). Проксимальные предплюсневые кости сливаются при этом с дистальным концом большой берцовой в тибиотарзус. Таким образом, голеностопный сустав у птиц заменяется межпредплюсневым.

5. *Укорочение элементов (иногда с уменьшением подвижности в суставе).* Наблюдается, например, в роющих конечностях крота, но особенно выражено в передней конечности ихтиозавров (с. 428) и китов. В их «плавниках» косточки соединены практически неподвижно, так что они могут работать только как жесткие весла.

6. *Увеличение числа фаланг* (гиперфалангия). В то время как у ихтиозавров и китов плечо и предплечье очень коротки, удлинение гребущей кисти достигается за счет увеличения числа фаланг (до 20!).

7. *Увеличение числа лучей* (полидактилия). Такая модификация пятипалой конечности не обнаружена ни в одном из эволюционных рядов. Однако некоторые мутации (обычно доминантные) ведут у всех четвероногих к полидактилии. Часто такие гомозиготы обладают и другими тяжелыми уродствами и потому нежизнеспособны.

Увеличение и уменьшение размеров определенных органов, как правило, закономерным образом коррелирует с ростом тела. Эта связь описывается формулой $y = b \cdot x^k$, где y – величина органа, x – размер тела, b и k – константы. Если $k = 1$, рост называется *изометрическим*: часть тела растет линейно пропорционально целому. Если $k > 1$, говорят о положительной, а при $k < 1$ – об отрицательной **аллометрии**. Положительно-аллометрически увеличивалась в эволюции лошади длина конечностей и лицевой части черепа (рис. 282). Отдаленные предки ее были коротконоги и не крупнее лисицы; при постоянном k, равном приблизительно 1,2, сформировались современные крупные лошади, ноги которых стали не только абсолютно, но и относительно гораздо длиннее. Так же изменялись рога оленей, причем абсолютно и относительно самыми крупными они были у гигантского большерогого оленя ледниковой эпохи. Аллометрические отношения могут ограничивать сверху общие размеры организма, если при постоянно высоком k отдельные части тела становятся «непереносимыми» для животного в буквальном смысле слова. Отрицательно-аллометрически увеличиваются в онтогенезе человека его мозг и череп: ребенок относительно большеголов по сравнению с взрослым. Различия в аллометрических зависимостях часто служат палеонтологам первым указанием на разные эволюционные тенденции внутри группы организмов.

Сериально гомологичны не только передняя и задняя конечности, но и их пояса (плечевой и тазовый соответственно), состоящие из трех пар костей каждый. Полный *плечевой пояс* (рис. 268, *А*) имеется у амфибий, зауропсид и однопроходных. У всех остальных млекопитающих редуцируется

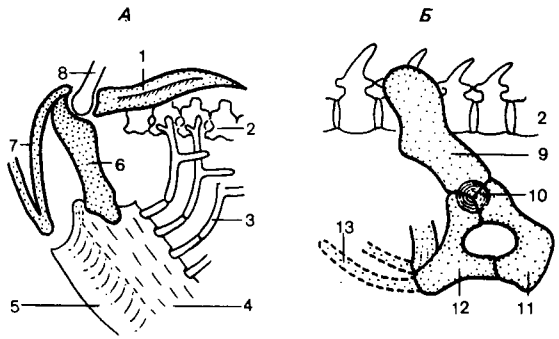


Рис. 268. *А*. Плечевой пояс птицы: 1 – лопатка; 2 – позвоночник; 3 – ребра с крючковидными отростками; 4 – грудина с килем (5); 6 – коракоид; 7 – ключицы, сросшиеся в вилочку; 8 – плечо. *Б*. Тазовый пояс млекопитающего: 9 – подвздошная кость; 10 – вертлужная впадина для головки бедра; 11 – седалищная кость; 12 – лобковая кость (срастается с лобковой костью противоположной стороны тела); 13 – сумчатая кость

цирован коракоид, а ключица сохраняется главным образом у летающих (рукокрылые), роющих (крот) и лазающих, хватаясь за ветви (приматы), форм. Полностью исчезает ключица там, где конечности совершают в основном маятникообразные движения вдоль продольной оси тела (копытные, хищные). Здесь плечевой пояс подвижно (без прочной связи с грудной клеткой и позвоночником) лежит в окружающей мускулатуре. Лопатка всегда присутствует.

Весьма невелики адаптивные модификации *тазового пояса*. Три основных его элемента (рис. 268, *Б*) всегда присутствуют. У сумчатых и однопроходных к нему добавляются сумчатые кости (с. 430). О связи таза с крестцовым отделом позвоночника уже говорилось (с. 443).

Нервная система

Головной и спинной мозг всех позвоночных построены по одному плану (рис. 269). У представителей всех классов пять отделов головного мозга. Их функциональная морфология уже обсуждалась (с. 240, рис. 126, 127). В отхождении головных и спинномозговых нервов, а также элементов вегетативной нервной системы (рис. 128) консервативно сохранены предковые особенности.

Проведение полной сериальной гомологии между **12 головными** (рис. 269) и сегментарными спинальными нервами удается далеко не всегда. Уже *обонятельный* (I) и зрительный (II) нервы не сравнимы с периферическими. Первый состоит из аксонов клеток обонятельного эпителия, направляющихся к обонятельным долям переднего мозга, а второй – чисто мозговой тракт, связывающий промежуточный мозг с его выпятившейся наружу частью – сетчаткой (рис. 137, *А*, *Б*). Особое место как чисто сенсорный занимает и *равновесно-слуховой* нерв (VIII). С

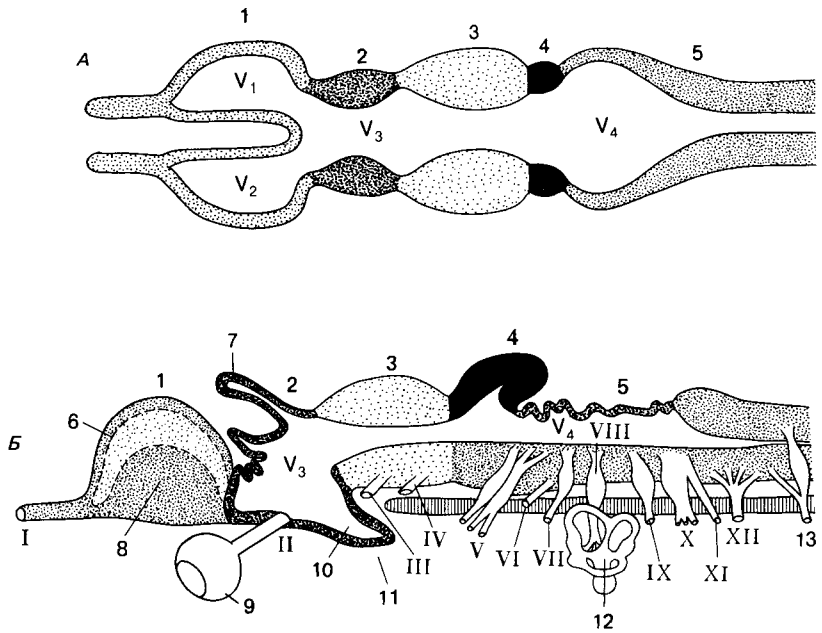


Рис. 269. Схема строения головного мозга позвоночных. *А* – фронтальный разрез. *Б* – сагиттальный разрез, на котором показано отхождение головных нервов. 1 – передний мозг; продольный срез проходит между парными передними мозговыми пузырями (полушариями), однако показано внутреннее строение правого полушария: плащ (6) и базальный ганглий (8) (ср. поперечный срез на рис. 127); 2 – промежуточный мозг с дорсальным выпячиванием, эпифизом (7), и вентральным выпячиванием, воронкой (10), к которой прилегает гипофиз (11); по бокам показаны глаза (9); на фронтальном срезе в стенках промежуточного мозга можно видеть зрительные бугры (см. с. 241); 3 – средний мозг; 4 – мозжечок; особо развито дорсальное выпячивание; 5 – продолговатый мозг с тонкой крышей над ромбовидной ямкой. Внутри мозга находится система полостей, местами расширяющихся в желудочки мозга: V_1, V_2 – боковые желудочки полушарий переднего мозга; V_3 – третий желудочек, полость промежуточного мозга; V_4 – четвертый желудочек. Головные нервы: I – обонятельный, II – зрительный, III – глазодвигательный, IV – блоковый, V – тройничный, VI – отводящий, VII – лицевой, VIII – равновесно-слуховой, IX – языкоглоточный, X – блуждающий, XI – добавочный; XII – подъязычный; 12 – слуховой лабиринт, 13 – первый спинномозговой нерв (ср. рис. 126)

сегментарным висцеральным черепом связана группа так называемых «жаберных» нервов. Среди них *тройничный* (V) обслуживает челюстную, *лицевой* (VII) – подъязычную, *языкоглоточный* (IX) – первую жаберную дугу и *блуждающий* (X) – остальные висцеральные дуги. Три двигательных нерва – *глазодвигательный* (III), *блоковый* (IV) и *отводящий* (VI) – иннервируют мышцы глаза и могут, по-видимому, считаться

производными самостоятельных двигательных нервов, которые у (неизвестных) предков обслуживали исходно сегментарную мускулатуру головы. *Добавочный нерв* (XI) стал самостоятельным лишь у амниот (у анамний он еще представляет собой ветвь блуждающего), а *подъязычный* (XII) только у амниот становится головным, объединив несколько исходно спинальных нервов, вторично вошедших в черепную капсулу.

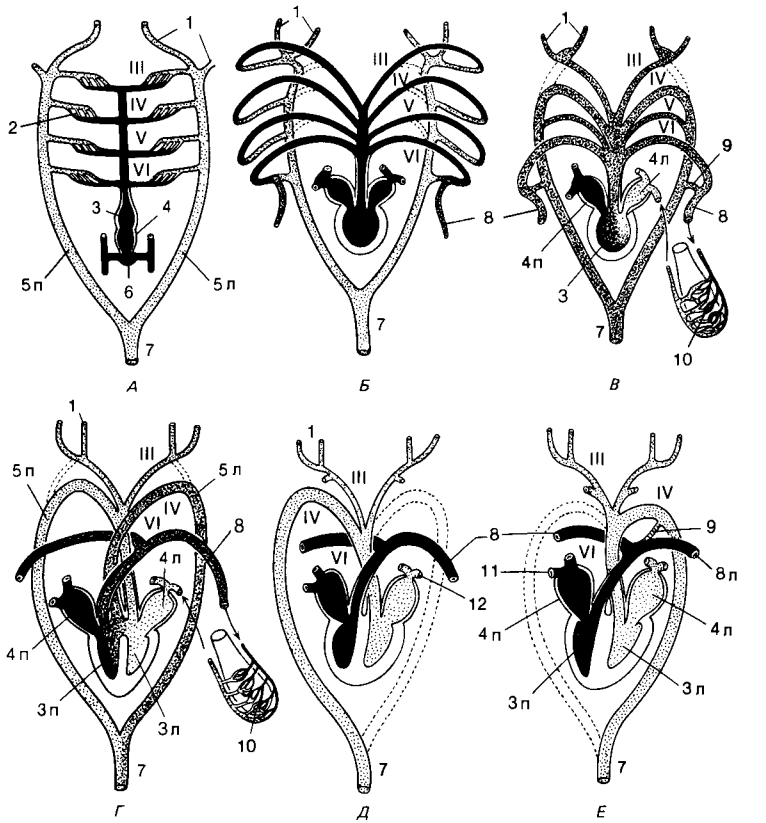


Рис. 270. Схема строения сердца и артериальных дуг в разных классах позвоночных: *А* – рыбы; *Б* – личинки земноводных; *В* – хвостатые земноводные после метаморфоза; *Г* – пресмыкающиеся; *Д* – птицы; *Е* – млекопитающие. Венозная кровь показана черным цветом. Парные структуры обозначены соответственно п (правая) и л (левая). 1 – сонные артерии; 2 – жаберные капилляры; 3 – желудочки сердца; 4 – предсердня; 5 – корни спинной аорты; 6 – венозный синус; 7 – спинная аорта; 8 – легочные артерии; 9 – боталлов проток; 10 – легочные капилляры; 11 – вены тела; 12 – легочные вены. III, IV, V, VI – артериальные дуги (нумерация с учетом передних пар, редуцировавшихся в ходе эволюции). На рис. *А* в венозный синус впадают кювьеровы протоки, возникающие при слиянии кардинальных вен (см. рис. 278); на рис. *В* между III и IV пунктиром показаны сонные протоки, рудименты корней спинной аорты

Кровеносная система

Общий план строения кровеносной системы позвоночных, за исключением отсутствия сердца, характерен уже для ланцетника (рис. 250, *В*), однако в различных классах этих животных можно наблюдать существенные модификации в строении сердца, артериальной и венозной систем (рис. 270).

Сердце

У *рыб* (рис. 270, *А*) вены от тела и печени впадают в сердце, включающее последовательно четыре отдела: кровь поступает сначала в *венозный синус*, откуда в также тонкостенное *предсердие*, затем в мускулистый *желудочек* и, наконец, в сократимый *артериальный конус* (или в *луковицу аорты*, на рис. 270, *А* не показано). У *амфибий* (рис. 270, *Б*, *В*) два предсердия, причем в левое впадают легочные вены, а в правое – вены тела. В неразделенном желудочке артериальная кровь (из легких) частично смешивается с венозной (из тела). Пока еще не очень понятный распределительный механизм приводит к тому, что при сокращении желудочка голова снабжается наиболее оксигенированной, тело – «смешанной», а легкие – самой бедной кислородом кровью.[1] Эмбрионально закладывающийся венозный синус включается в правое предсердие. У *рептилий* в желудочке развивается перегородка (рис. 270, *Г*), которая полная только у крокодилов, а у представителей остальных отрядов ее неполнота приводит к некоторому смешиванию крови у места отхождения артерий. У *птиц* и *млекопитающих* завершается полное разделение сердца на левую (артериальную) и правую (венозную) половины (рис. 92, 270, *Д*. *Е*).

Артериальная система

У *рыб* от луковицы аорты (или артериального конуса) венозная кровь направляется вперед в непарную *брюшную аорту*, от которой отходят парные приносящие *жаберные артерии* (рис. 270, *А*). Из них две передние, закладывающиеся эмбрионально, редуцируются, и у хрящевых рыб функционируют 5–7 (рис. 252), а у костных – только четыре пары этих сосудов (рис. 270, *А*, III–VI). Они распадаются на жаберную капиллярную сеть, где кровь обогащается кислородом. Выносящие жаберные артерии впадают в корни спинной аорты, от которых вперед ответвляются наружные и внутренние сонные артерии, снабжающие голову. Сзади корни объединяются в *спинную аорту*, несущую кровь к туловищу, хвосту и внутренним органам.

У личинок *амфибий* только III–V пара жаберных артерий распа-

[1] В действительности благодаря кожному дыханию в правом предсердии кровь уже смешанная, а у зимующих под водой лягушек в левом – венозная, так что у них механизм, вероятно, иной. – *Прим. перев.*

дается на капилляры (рис. 270, *Б*), а VI идет к еще не функционирующим легким. В ходе метаморфоза (рис. 270, *В*) жабры редуцируются, III пара начинает питать сонные артерии, а IV становится парными дугами аорты. Пятая пара редуцируется у бесхвостых, но сохраняется у хвостатых земноводных. Шестая пара функционирует как легочные артерии, еще связанные через *боталлов проток* с корнями аорты. Эти четыре артериальные дуги ответвляются от общего *ствола*, гомологичного артериальному конусу и брюшной аорте рыб. В связи с частично кожным дыханием у амфибий развивается крупная *кожная артерия*, которая фукционально «верно» ответвляется от легочных артерий, несущих венозную кровь.

У *рептилий* общий артериальный ствол разделяется на две перекрещивающиеся дуги аорты и легочную артерию (III, IV, VI) (рис. 270, *Г*). Сонные артерии отходят от правой дуги, несущей более оксигенированную кровь, чем левая.

У *птиц* система устроена, как у рептилий, но левая дуга в онтогенезе редуцируется (рис. 270, *Д*).

У *млекопитающих* сохраняется левая дуга, причем у зародыша боталлов проток до самого рождения поставляет в нее кровь из легочной артерии (рис. 270, *Е*).

Развитие кровеносной системы, прослеженное нами от рыб через амфибий и рептилий к гомойотермным позвоночным, в общих чертах повторяется в онтогенезе (рис. 278). В ходе эволюции повышалась *интенсивность циркуляции крови*. У рыб прямое действие сердечных сокращений кровь испытывала только в жаберных капиллярах, а в артериях и капиллярах тела она текла при пониженном давлении из-за высокого сопротивления этой капиллярной сети. В двух кругах птиц и млекопитающих (рис. 92) полностью сохраняется давление, создаваемое желудочками сердца. Этот прогресс достигнут через промежуточные звенья амфибий и рептилий, у которых из-за частичного смешивания артериальной и венозной крови оптимальный вариант циркуляции еще не найден.

Венозная система

У всех позвоночных в эмбриогенезе повторяется исходный план строения венозной системы, когда на уровне сердца парные передние и задние *кардинальные вены* объединяются с каждой стороны в короткие *кювьеровы протоки*, проводящие кровь в венозный синус (рис. 270, *А*, 278). Сюда же впадает *печеночная вена*, собирающая кровь из капилляров *воротной системы печени*, снабжающейся *воротной веной* (рис. 250, *В*). В ходе филогенеза и онтогенеза позвоночных редуцирующиеся кардинальные вены заменяются спереди *яремными*[1] и *передними*

[1] Собственно говоря, яремные вены – это и есть филогенетически передние кардинальные. – *Прим. перев.*

(верхними) полыми венами, собирающими кровь от головы и передних конечностей, а сзади – системой *задней (нижней) полой вены*, к которым добавляется печеночная. Кроме воротной системы печени у анамний (и частично у птиц) имеется *воротная система почек*, пропускающая кровь от задней половины тела, прежде чем та попадает в сердце[1]. У млекопитающих это дополнительное сопротивление отпадает и кровь от задних конечностей прямо течет в заднюю полую вену.

Мочеполовая система

Между выделительной и половой системами нет функционально необходимой связи, и у беспозвоночных, за исключением аннелид[2] (с. 375), они развиваются совершенно независимо (рис. 216, 225). Характерное для позвоночных объединение их в единую мочеполовую систему основано на том, что соответствующие органы закладываются в непосредственной близости друг от друга и для выведения мочи и гамет оказалось возможным использовать общие каналы.

Выделительная система

У примитивных позвоночных, вероятно, в каждом туловищном сегменте имелось по паре нефронов, формировавшихся в области стебельков сомитов и открывавшихся в целом воронкой (*нефростомом*) (см. рис. 271, *Б*, слева). Примерно такая зачаточная почка (*голонефрос*) развивается у личинок миксин (с. 424). В процессе эволюции она расчленяется на расположенную спереди головную почку (*предпочку*, или *пронефрос*) и лежащий позади *опистонефрос*, который, несколько схематизируя, можно затем подразделить на туловищную, или *первичную* (*мезонефрос*), и тазовую, или *вторичную* (*метанефрос*), почки (см. нефрон, рис. 100, *Г*). Имеются и переходы между этими системами (например, у костных рыб).

Закладка, строение, расположение и функции трех генераций почек рассмотрены в табл. 12 и на рис. 271, 274.

Первичный мочеточник, *вольфов канал* тянется от головной почки назад до клоаки. Он индуцирует образование мезонефроса и становится его выводным протоком. От первичного ответвляется вторичный *мочеточник*, формирующийся в области несегментированной мезодермы боковой пластинки. Он расширяется в почечную лоханку, а затем разветвляется на множество собирательных трубочек. Этот процесс индуцирует образование нефронов тазовой почки, что в свою очередь стимулирует дальнейшую дифференцировку почечной лоханки и со-

[1] Воротная система почек развита и у рептилий, у костистых рыб – частично, а полностью редуцируется лишь у млекопитающих, почки которых снабжаются только артериальной кровью. – *Прим. перев.*

[2] Тесная связь половой и выделительной систем характерна также для моллюсков, щупальцевых, полухордовых и др. – *Прим. ред.*

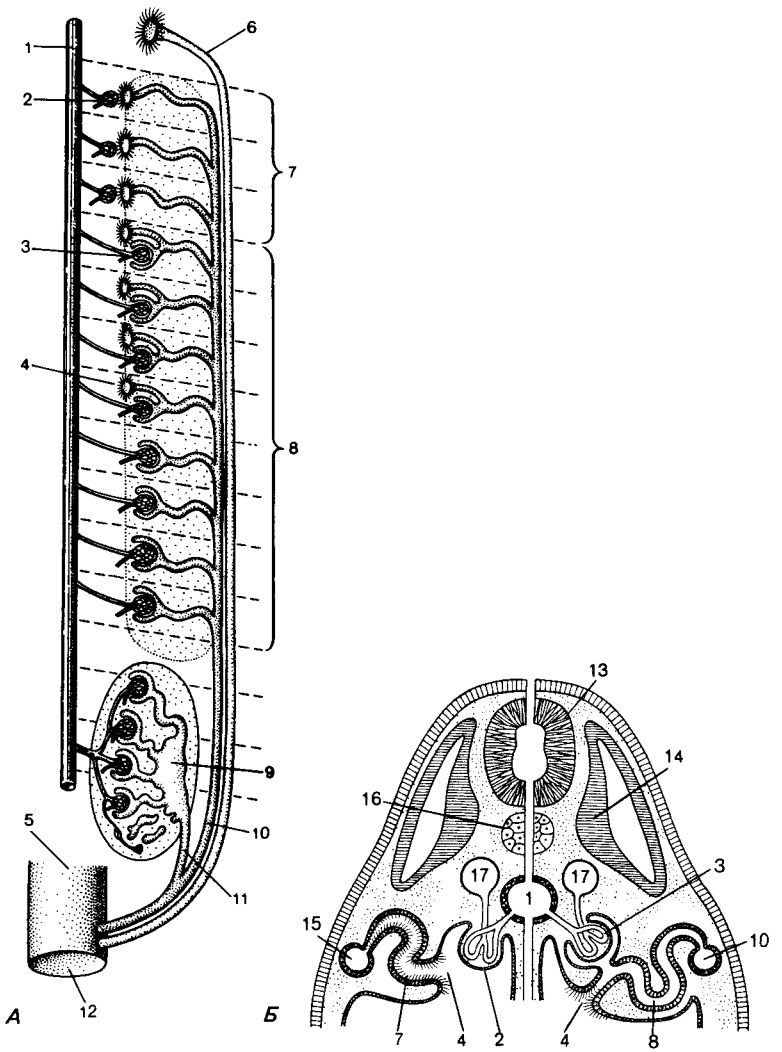


Рис. 271. Схема строения почек позвоночных. *А* – последовательно расположенные генерации почек. *Б* – схематичный поперечный разрез через эмбрион акулы (слева – на уровне головной почки; справа – на уровне туловищной почки). 1 – спинная аорта; 2 – внешний мальпигиев клубочек; 3 – мальпигиев клубочек в боуменовой капсуле; 4 – воронки канальцев головной и туловищной почек; 5 – задняя кишка; 6 – мюллеров канал; 7 – головная почка; 8 – туловищная почка; 9 – тазовая почка; 10 – проток туловищной почки (вольфов канал); 11 – вторичный мочеточник; 12 – клоака; 13 – спинной мозг; 14 – мышечный сегмент; 15 – проток головной почки (вольфов канал); 16 – хорда; 17 – задние кардинальные вены

Таблица 12. Выделительная система позвоночных (без учета костных рыб)

Генерация почки	Место закладки и число нефронов	Отношения с		Протоки	Время функционирования	
		целомом	кровеносной системой		Амфибии (акулы)[1]	Амниоты
Предп-, или головная почка (пронефрос)	Стебелек сомита, 1 нефрон на сегмент	1 мерцательная воронка на сегмент	Внешние клубочки	Вольфов канал	Функционирует у личинки; 2–3 нефрона у амфибий	У эмбриона рано редуцируется; около 7 нефронов у человека
Первичная, или туловищная почка (мезонефрос)	Стебелек сомита, число нефронов вторично увеличено	Воронки развиты не у всех нефронов	Внутренние клубочки в боуменовых капсулах	Вольфов канал	После метаморфоза = опистонефрос	Функционирует у эмбриона и плода; у взрослых – придаток семенника
Вторичная, или тазовая почка (метанефрос)	Боковая пластинка, до 1 млн. нефронов на почку (у человека)	Воронок нет	Как в туловищной почке	Мочеточник – мочевой пузырь – мочеиспускательный канал мочеполовой синус[2] (рис. 274, *Г*, *Е*)		У взрослого организма

[1] У акул в задней части почечного зачатка формируются новые канальцы, соответствующие метанефросу. – *Прим. перев.*

[2] Мочеполовой синус свойствен только млекопитающим. *Прим. перев.*

бирательных трубочек, пока вся система выведения мочи полностью не сформируется (с. 150).

Половой аппарат

К нему относятся половые железы (*гонады*), их *выводные протоки*, различные *вспомогательные железы* (например, семенные пузырьки и *предстательная железа* у млекопитающих), а также *копулятивные органы*. Гонада включает два компонента: *половые* и соматические клетки. Ее *соматическая часть* продуцирует у самок фолликулярные клетки (рис. 62), у самцов - семенные канальцы и интерстициальные клетки (интерстиций семенника), а кроме того, образует половые гормоны (с. 205).

У всех позвоночных и у многих беспозвоночных *первичные половые клетки* находятся сначала вне соматической части гонады (рис. 272, 61, 67). У лягушки они сперва лежат в вентральной энтодерме, затем мигрируют в дорсальную стенку кишки, а оттуда вверх по брыжейке к закладкам половых желез, находящимся в стенке целома в виде половых складок (рис. 272, *В*). Для будущих половых клеток лягушек и насекомых (рис. 61) характерны РНК-содержащие цитоплазматические включения (так называемые тельца зародышевых путей).

У млекопитающих первичные половые клетки сначала можно об-

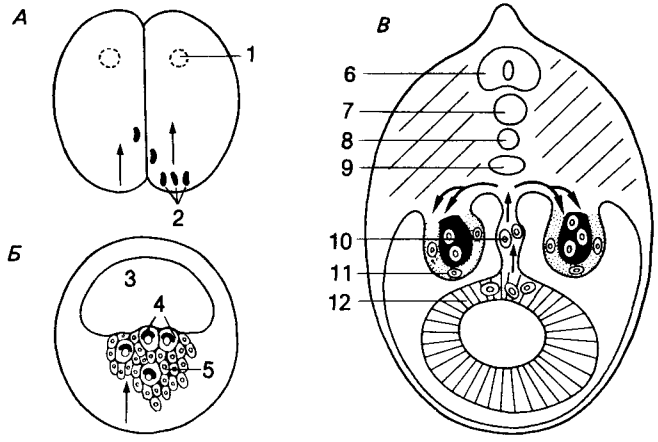


Рис. 272. Зародышевый путь у травяной лягушки. *А* - тельца зародышевого пути (2) на вегетативном полюсе (стадия двух бластомеров); 1 - ядро клетки. *Б* - первичные половые клетки (4) с тельцами зародышевого пути внедряются между энтодермальными клетками (5) в области бластоцеля (3). *В* - миграция первичных половых клеток (показано светлым) из дорсальной стенки кишечника (12) по брыжейке (10) в мозговое вещество (показано черным) и корковый слой (пунктир) эмбриональных гонад (11); 6 - нервная трубка; 7 - хорда; 8 - спинная аорта; 9 - задняя полая вена (по Bounoure, Hadorn)

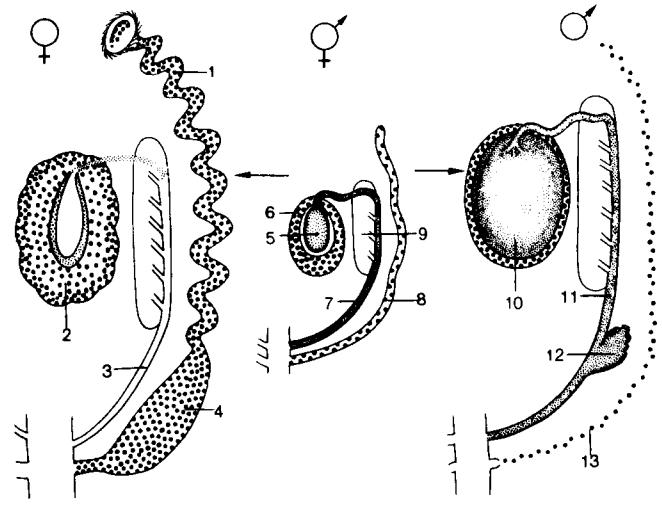
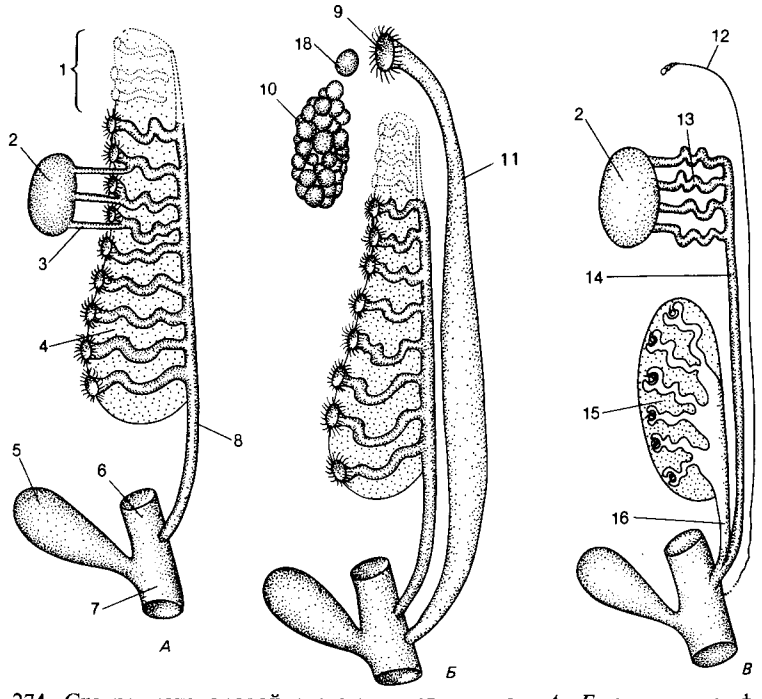


Рис. 273. Бисексуальная эмбриональная закладка половой системы амфибий (в центре) с мозговым веществом (5), корковым слоем (6), вольфовым каналом (7), мюллеровым каналом (8) и туловищной почкой (9). Слева - развитие в самку: 1 - яйцевод; 2 - яичник; 3 - мочеточник; 4 - матка. Справа - развитие в самца: 10 - семенник; 11 - мочеточник-семяпровод с семенным пузырьком (12); 13 - рудиментарный мюллеров канал. Женские закладки и органы показаны крупными точками, мужские - мелким пунктиром; туловищная почка и мочеточник - светлые (по E. Hadorn)

наружить во внезародышевой энтодерме области отхождения аллантоиса или желточного мешка. Путь миграции этим амебоидно движущимся клеткам указывает особый клеточный аффинитет (с. 127). У птиц первичные половые клетки также пассивно транспортируются по сосудам желточного мешка от краевой энтодермы зародышевого диска (рис. 67) к закладке половой железы, где активно находят «свое место», проходя сквозь эндотелий сосудов. Этот поиск тоже стимулируется клеточным аффинитетом, кстати, малоспецифичным у представителей разных классов, поскольку гонада цыпленка «притягивает» первичные половые клетки имплантата мыши.

Соматическая часть гонад у зародышей закладывается *бисексуально* (рис. 273). Ее *корковый слой*, который может развиться в яичник, окружает мозговое вещество, ответственное за развитие семенника. В какую сторону пойдет дальнейшее развитие, определяют хромосомные факторы. Первичные половые клетки, расположенные в корковом слое, превращаются в оогонии, а затем в яйцеклетки; те же из них, что находятся в пролиферирующей мозговой части, развиваются в сперматогонии и спермии. Таким образом, пол гонады в целом определяется полом первичных половых клеток. Бисексуальны закладки не только гонад, но и их выводных протоков. Рядом с *вольфовым каналом* (пер-



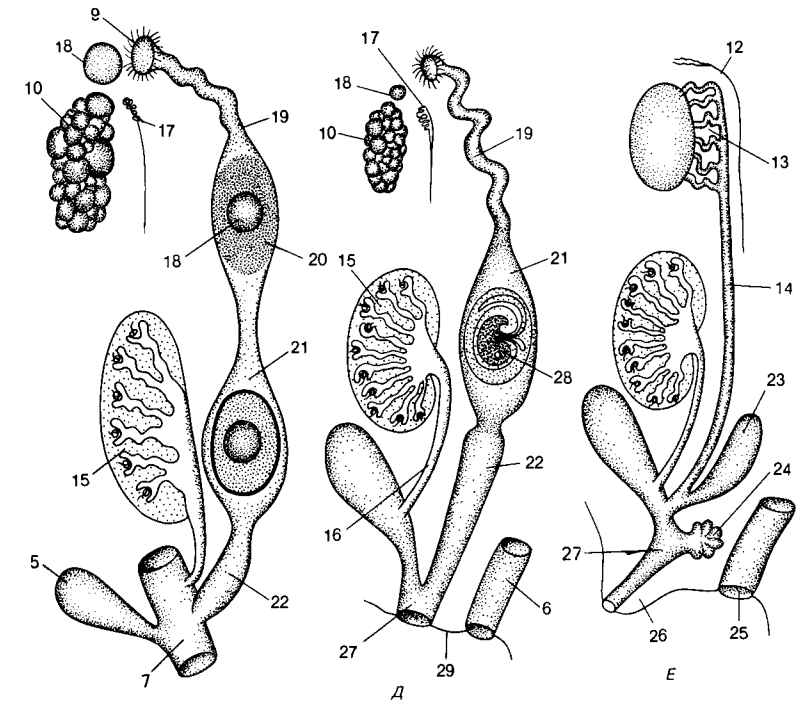


Рис. 274. Схемы мочеполовой системы позвоночных. *А*, *Б* – акулы и амфибии (*А* – самцы, *Б* – самки). *В*, *Г* – зауропсиды (*В* самцы, *Г* – самки). *Д*, *Е* – млекопитающие (*Д* самки, *Е* – самцы). 1 – головная почка; 2 – семенник; 3 – выносящие протоки; 4 – туловищная почка; 5 – мочевой пузырь; 6 – прямая кишка; 7 – клоака; 8 – проток мезонефроса; 9 – воронка яйцевода; 10 – яичник; 11 – мюллеров канал; 12 – рудиментарный мюллеров канал у самца; 13 – придаток семенника (преобразованная туловищная почка); 14 – семяпровод; 15 – тазовая почка; 16 – вторичный мочеточник; 17 – рудиментарная туловищная почка у самок амниот; 18 – яйцеклетка; 19 – яйцевод; 20 – белковая оболочка, выделяемая железами стенки яйцевода; 21 – матка; 22 – влагалище; 23 – семенной пузырек; 24 – предстательная железа; 25 – анус; 26 – пенис; 27 – мочеполовой синус; 28 – эмбрион в матке, окруженный эмбриональными оболочками; 29 – промежность

вичным мочеточником) параллельно ему закладывается второй – *мюллеров*[1]. Гормональные вещества, выделяемые корковым слоем или мозговым веществом эмбриональной гонады, определяют дальнейшую судьбу этих протоков (рис. 273). Если ответственные за пол гены или половые гормоны не дают ясного «указания», то на основе бисексуальной закладки может развиться интерсексуальный организм.

Самцы жаб обычно имеют остатки коркового слоя в виде *биддерова органа*. Если удалить семенники, то этот «латентный» орган развивается в функционирующие яичники. Поскольку мюллеровы каналы не редуцированы, такой самец может с успехом оставить потомство уже как самка. У самок птиц развивается только левый яичник (с. 430). После его удаления оставшаяся на бисексуальной стадии правая рудиментарная гонада преобразуется в гермафродитную железу или в функционирующий семенник.

У *самцов* акул и амфибий[1] (рис. 274, *А*) семенная жидкость из семенников поступает по *семявыносящим канальцам* в переднюю часть туловищной почки, а затем по вольфову каналу, служащему одновременно *мочеточником*, выводится в клоаку. У амниот (рис. 274, *В*, *Д*) туловищная почка работает как выделительный орган только в эмбриональном периоде, а во взрослом состоянии служит *придатком семенника*, накапливая и выделяя семя. Вольфов канал при этом становится только семяпроводом. У многих млекопитающих семенники из первоначального положения у дорсальной стенки полости тела периодически или навсегда опускаются в кожный мешок – мошонку (рис. 255).

[1] Иногда мюллеров канал с его воронкой считают пронефрическим протоком. – *Прим. перев.*

[1] А также у осетровых и двоякодышащих рыб. – *Прим. перев.*

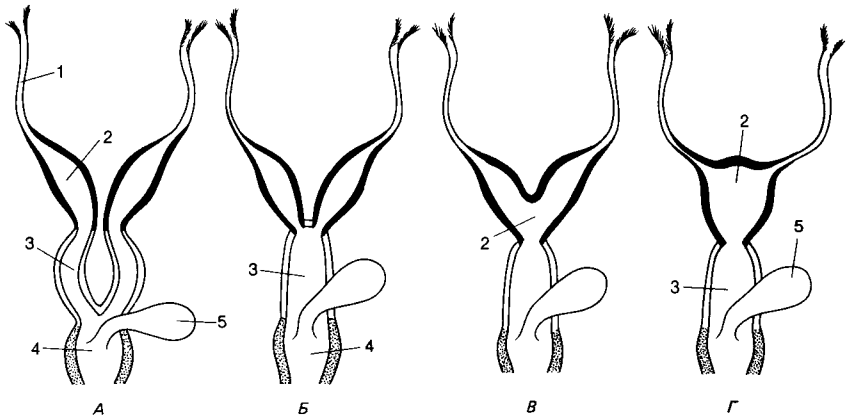


Рис. 275. Женские половые протоки млекопитающих. *А* – сумчатые (двуутробные); у кенгуру между парными влагалищами и непарным мочеполовым синусом находится еще непарный влагалищный синус. *Б–Г* – плацентарные (одноутробные): *Б* – двойная матка (многие грызуны); *В* – двурогая матка (насекомоядные, хищные, полуобезьяны, киты, копытные); *Г* – простая матка (рукокрылые, обезьяны, человек). 1 – яйцевод; 2 – матка; 3 – влагалище; 4 – мочеполовой синус; 5 – мочевой пузырь

Это приводит к тому, что сперматозоиды созревают при температуре на несколько градусов меньшей, чем в полости тела.

У *самок* позвоночных туловищная почка не связана с половым аппаратом. Вскоре после рождения (вылупления из яйца) она редуцируется. Яйца попадают из полости тела через воронку яйцевода в парный *яйцевод* (*мюллеров канал*, рис. 254, 271, 274, *Б*, *Г*, *Е*). Только у части костных рыб мюллеровы каналы заменяются выводными протоками иного рода. Простой яйцевод амфибий у амниот расчленяется на яйцевод, *матку* и *влагалище* (рис. 274, *Г*, *Е*)[1]. У некоторых рептилий и у птиц один из участков яйцевода выделяет белковую оболочку, окружающую крупные богатые желтком уже оплодотворенные яйцеклетки, а в матке образуется яичная скорлупа. Из-за чрезвычайно крупных размеров яиц у птиц не только яичник, но и мюллеров канал развиваются лишь с левой стороны, а справа остается неразвитый эмбриональный зачаток. Самые примитивные млекопитающие (*однопроходные*) также откладывают яйца со скорлупой, но у остальных, живородящих, эмбрионы развиваются в матке.

Почти у всех позвоночных от хрящевых рыб до птиц выводные протоки выделительной и половой систем ведут в *клоаку* (рис. 274, *А–Г*). Особым отверстием (*половой порой*) могут открываться наружу

[1] Такое деление, строго говоря, справедливо только для млекопитающих. – *Прим. перев.*

только особые половые протоки костных рыб. Мочевой пузырь представляет собой вентральное выпячивание клоаки. У некоторых зауропсид, выделяющих очень концентрированную кашицеобразную мочу, он редуцируется. У млекопитающих, за исключением однопроходных, эмбриональная закладка клоаки разделяется затем на вентральную часть (мочеполовой синус) и на дорсальную заднюю (прямую) кишку с анальным отверстием, разделенные *промежностью*. В мочеполовой синус открываются мочеиспускательный канал, идущий от мочевого пузыря, и половой проток (рис. 274, *Г*, *Е*). Среди млекопитающих у однопроходных и сумчатых мюллеровы каналы остаются совершенно разделенными (*двуутробные* животные), так что от мочеполового синуса отходят два влагалища (рис. 275, *А*). У плацентарных (*одноутробных*) нижние отделы мюллеровых каналов всегда срастаются в общее влагалище. Матки при этом остаются полностью разделенными (*двойная матка*, рис. 275, *Б*), срастаются только в нижней части (*двурогая матка*, рис. 275, *В*) или на всем протяжении (*простая матка*, рис. 275, *Г*).

Копулятивные (совокупительные) органы. У водных форм семя может просто изливаться из клоаки, а в случае наружного оплодотворения так же выводятся из организма и яйца. Внутреннее оплодотворение возможно и без специальных копулятивных органов благодаря сложным формам поведения при спаривании. Однако уже у акул в такие органы преобразованы два луча брюшных плавников. У ящериц и змей копулятивные органы также парные, однако у крокодилов и черепах образуется непарный *пенис*, который среди птиц имеется только у страусов и уток. У млекопитающих он развивается под влиянием мужских половых гормонов из индифферентного полового бугорка, который у самок становится *клитором*. Гормонально обусловлено и развитие вспомогательных желез – предстательной и семенных пузырьков, выделения которых содержат добавки к эякуляту, необходимые для того, чтобы сперматозоиды были способны к оплодотворению.

8. Эволюция

Понятие вида и таксономия

Вид образован совокупностью популяций особей, сходных по существенным признакам строения и жизнедеятельности, способных при скрещивании между собой давать плодовитое потомство, также имеющее характерные для данного вида признаки. Сходство между особями одного вида основано на общности их видоспецифичного наследственного субстрата. Хотя причисление к одному виду экземпляров, которые в любом случае имеют индивидуальные особенности, основано, как и всякое обобщение, на определенном абстрагировании, вид все же остается объективно существующим в природе репродуктивным сообществом располагающим общим генофондом и воспроизводящим его.

Разграничение видов и всех других систематических категорий (таксонов) является задачей *таксономии*. Из приведенного выше биолого-генетического определения вида следует, что главный критерий при этом – наличие скрещиваемости или нескрещиваемости, однако как плодовитость получаемого потомства, так и связанные с ней генетические и хромосомные особенности родителей находят ограниченное применение в таксономических исследованиях. На практике классификация основана преимущественно на морфологическом сходстве между особями. Таксономические признаки при этом должны быть в первую очередь качественными, а если это невозможно, количественными.

Привлечение электронно-вычислительной техники сделало возможным развитие *нумерической таксономии*, основанной на одновременной обработке большого количества признаков, выраженных в цифровой форме. При этом признаки (параметры) исследуемых видов, рассматриваются в многомерном пространстве, где отдельным видам соответствуют множества («облака») точек. Расстояние между этими множествами дает меру сходства между видами (рис. 276). Чем больше использовано признаков, тем с большим основанием сходство позволяет судить о филогенетическом родстве.

Внутри одного вида различают подвиды, которые, как правило, населяют разные территории в качестве географических рас. Хотя разные подвиды, составляющие один *политипический вид*, отличаются друг от друга по частотам определенных аллелей, они еще способны в случае контакта скрещиваться, давая полноценное потомство. Это, например, характерно для всех человеческих рас, относящихся, таким

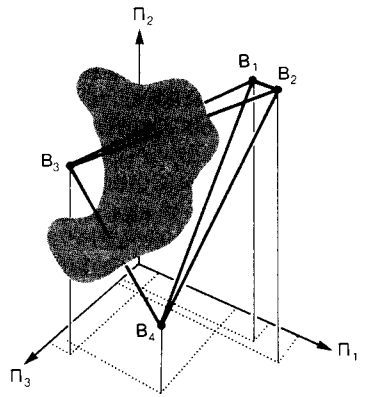


Рис. 276. Схема нумерической классификации четырех видов ($В_1$–$В_4$), для которых количественно выражены три признака (параметры $П_1$–$П_3$). Темная поверхность символизирует границу, отделяющую $В_3$ от остальных видов. Ей соответствует алгоритм, по которому можно определить положение любых особей $В_3$ (или другого вида) в пространстве $П_1$–$П_3$. Наименьшее «расстояние» по признакам $П_1$–$П_3$ между видами $В_1$ и $В_2$

образом, на правах подвидов к одному виду *Homo sapiens*. Скрещивание между подвидами ведет к обмену генами (с. 483). В пределах подвида генетическая изменчивость все еще велика, причем такой генетический *полиморфизм* может включать различия по крупным группам генов или только по отдельным аллелям (например, группы крови у человека).

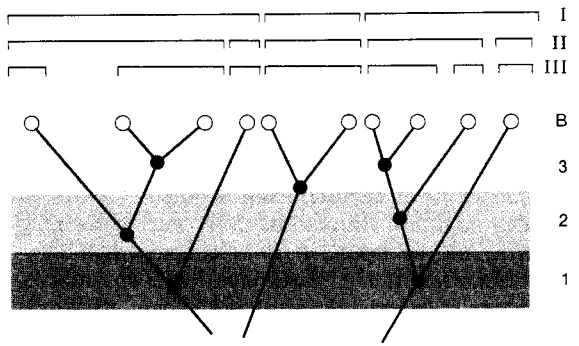


Рис. 277. Филогенетические отношения и систематическое положение десяти видов (В). Пунктиром обозначены три следующих друг за другом периода (1, 2, 3), наложенных на филогенетическую схему. Квадратные скобки соответствуют возрастающим по рангу систематическим единицам (III, II, I). Чем дальше во времени отстоит общий предок двух видов (●), тем менее они родственны друг другу и тем выше ранг объединяющей их систематической категории.

Виды, совпадающие по многим существенным признакам, но все же репродуктивно изолированные друг от друга, объединяются в *роды*. По мере ступенчатого расширения критериев сходства близкие между собой роды соединяются в *семейства*, семейства в *отряды*, отряды в *классы*, классы в *типы*. Иерархическое соподчинение этих *таксонов* должно указывать на степень филогенетического родства. В построенной таким образом *естественной системе* (с. 468) объединение видов в таксон высшего ранга говорит о наличии у них общей исходной формы в определенное геологическое время (рис. 277), причем чем дальше от современности момент расхождения родственных форм, тем выше должен быть ранг охватывающей виды систематической категории.

Видам даются двойные названия. Такая *биноминальная номенклатура* введена Линнеем (1707–1778), который в своей «Системе природы» (Systema naturae») описал и дал названия 4235 известным в то время видам животных, классифицировав их согласно казавшимся ему важными анатомическим критериям. К настоящему времени описано более полутора миллионов видов животных (ср. табл. 5). Первое слово в биноминальном (двойном) названии соответствует родовой принадлежности (например, *Homo*), а второе обозначает собственно вид внутри данного рода (например, *sapiens*). Для подвидов употребляется триноминальная (тройная) номенклатура (например, *Homo sapiens neandertalensis*). К двойным или тройным названиям присоединяется фамилия автора (обычно сокращенная), впервые описавшего этот вид или подвид, например *Homo sapiens* L. – в случае Линнея. К видовым названиям применяется *правило приоритета* – признается название только того автора, который первым достаточно полно описал вид и опубликовал его «диагноз».

Эволюция как реальность; признаки и доказательства

Смысл *эволюционного учения* состоит в том, что виды, существующие на данном временном отрезке (рис. 277, 281), произошли от существовавших ранее, причем этот *филогенез* идет от простых форм жизни к более сложным и специализированным. Эволюцию как исторический процесс, идущий миллионы лет, невозможно как целое ни прямо проследить, ни воспроизвести экспериментально. Поэтому ее реальность доказывается, а ход, насколько это возможно, реконструируется на основании имеющихся указаний и свидетельств.

Естественная система

Сама возможность построения иерархической классификации организмов (таксономия) по различным уровням сходства объяснима только тем, что категории этой системы отражают в той или иной степени близкое или отдаленное филогенетическое «*кровное родство*». В противоположность другим классификациям (например, почтовых марок, форм земного рельефа, сооружений) система организмов априорно основана на природных процессах. Именно в их выявлении состоит смысл таксономических исследований. Результаты такой работы можно представить в форме *филогенетических деревьев*, наглядно показывающих в наиболее удачных случаях непосредственную связь отдельных видов. Обычно при изучении генеалогии таксонов получают не просто ветвящиеся деревья с продолжающимися до современности ветвями, а сложные «кусты», большинство разветвлений которых слепо кончается вымершими формами (с. 476).

Сравнительная морфология и гомологии

Для каждого таксона (класса, типа и т. д.) можно обнаружить общий *план строения*. Естественно, у самых высших таксонов (типов, табл. 5, с. 331) они отличаются друг от друга сильнее всего. В пределах плана строения могут варьировать только определенные структуры. Так, скелет конечностей всех четвероногих выводится из основной пятипалой схемы (рис. 266), мозг всех позвоночных – из пятичленного зачатка (рис. 126, 269), разнообразнейшие по функциям специализированные ротовые придатки насекомых (рис. 229–233) – результат преобразования трех исходных пар головных конечностей. Такого рода связи позволяют трактовать совершенно различные по облику структуры как гомологичные по своей природе. В целом *установление гомологий* (с. 330) можно считать свидетельством общего филогенетического прошлого. Например, если доказано (с. 449), что три слуховые косточки млекопитающих представляют собой не принципиально новые элементы, а преобразования частей скелета, присутствовавших уже в висцеральном черепе рыб, то вполне логично выводить млекопитающих от рыбообразных предков. Широко распространено среди животных «случайное совпадение» числа элементов, для которого трудно найти удовлетворительное функциональное объяснение. Почему у жирафа, как и у крота или кита, шея образована семью позвонками; почему тело самых разных пиявок состоит из 32[1)] сегментов (с. 377); почему реснички, жгутики, хвосты сперматозоидов у животных всех типов и даже у подвижных растительных клеток построены по общей 9 + 2-схеме (рис. 19, 106)? Объяснить такие гомологии можно только предположив, что эти структуры в ходе эволюции были «изобретены» всего один раз (т. е. являются *монофилетическими*).

В более широких масштабах о происхождении по крайней мере всех эукариот от общих предковых форм свидетельствуют следующие признаки: типичные для всех клеток структурные элементы (органеллы, рис. 1), универсальность генетического кода (с. 82), однотипность

[1)] Тело пиявок состоит из 33 сегментов (только у *Acanthobdella* из 30). – *Прим. перев.*

строения хромосом, митотического и мейотического циклов (с. 35), а также биохимических процессов энергетического обмена (цикл Кребса, АТР и т. д., с. 168).

Онтогенетические данные

Карл фон Бэр (с. 118) первым обнаружил, что в ходе эмбрионального развития появляются сначала общие признаки типа, затем последовательно класса, отряда и, наконец, вида. Это означает, что эмбрионы разных животных с одним планом строения гораздо более сходны между собой, чем взрослые особи. Геккель (1834–1919) вывел отсюда свой *«биогенетический закон»*, согласно которому в онтогенезе происходит рекапитуляция (повторение) филогенеза (с. 346). Однако этому представлению противоречит то, что и у ранних стадий развития всегда появляются специализированные и адаптивные признаки (с. 400). В результате эмбрионы разных видов все-таки различны, и ни гаструла, ни трохофора (рис. 68) или плутеус (рис. 80) в их нынешнем состоянии не тождественны взрослым предкам современных форм.

Однако, несмотря на эти ограничения, эмбрионы или личинки одного типа или класса в общих чертах построены по одному плану. Так, в онтогенезе всех позвоночных появляются или лишь закладываются жаберные щели или карманы, а эмбриональная кровеносная система даже у млекопитающих повторяет особенности кровообращения рыб (рис. 278). Появление в эмбриогенезе структур, использующихся только непрямым путем или только по окончании часто сложной перестройки, можно расценивать как проявление *консервативно сохраняющегося наследственного материала*, полученного от предков.

В жизненном цикле многие высокоспециализированные паразиты проходят личиночные стадии, соответствующие по строению каким-либо родственным или, возможно, предковым свободноживущим формам. Без таких эволюционных свидетельств, в частности, не-

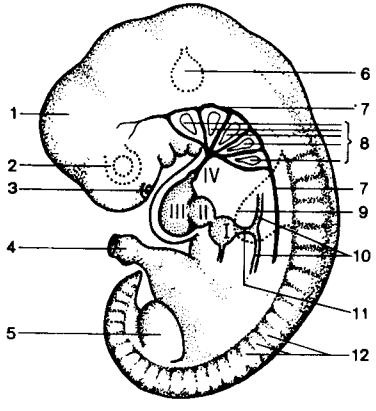


Рис. 278. Эмбрион человека (полусхематично) унаследовал от рыбоподобных предков пять жаберных карманов (8) и шесть артериальных дуг (показаны черным). В действительности эти структуры появляются не одновременно, а по очереди: передние дуги и карманы уже рудиментарны, когда задние только возникают. I – венозный синус; II – предсердие; III – желудочек сердца; IV – аорта; 1 – средний мозг; 2 – глаз; 3 – обонятельная закладка (плакода); 4 – пуповина; 5 – задний конец тела; 6 – закладка лабиринта; 7 – корень аорты; 8 – жаберные карманы; 9 – передний конец тела; 10 – кардинальные вены; 11 – кювьеров проток; 12 – сомиты

возможно было бы отнести полностью дедифференцированную взрослую саккулину (рис. 178) к ракообразным.

Рудиментарные органы

Часто в ходе филогенеза происходит полная или частичная редукция органов, хорошо развитых у предков. Эти структуры закладываются у эмбрионов как нефункциональные рудименты, а потом либо исчезают в процессе онтогенеза (зубы черепах, беззубых китов и однопроходных), либо сохраняются и во взрослом состоянии. К ним относят, например, остатки тазового пояса китообразных, рудименты крыльев у киви (с. 428), задних конечностей у удавов, грифельные кости (вторая и четвертая плюсневые) в ноге лошади (рис. 267, *B*). Все эти структуры недвусмысленно указывают на эволюционно исходные формы.

«Филогенетические деревья» молекулярных структур

Поскольку любая эволюция основана на мутациях (с. 478), сейчас предпринимаются попытки установить, как много наследуемых изменений появилось в определенных макромолекулах различных видов за период их дивергентного развития со времени происхождения от общего предка. Как первичные генные продукты для этих целей подходят белки, выполняющие у многих или у всех эукариот гомологичные функции. В частности, изучены аминокислотные последовательности в молекулах *цитохрома С*, переносчика электронов в окислительном метаболизме всех животных и растений (104 аминокислоты, АК), *гемоглобина* (141 или 146 АК в глобиновых цепях, рис. 44) и *фибринопептида* (20 АК), отщепляющегося при свертывании крови от фибриногена. Если, к примеру, у одного вида определенное положение в полипептидной цепочке занято треонином, а у другого в том же месте находится изолейцин, это считается результатом одной вызвавшей замену мутации (с. 84). Разница в числе АК, не совпадающих у двух видов, может расцениваться как мера их родства. На рис. 279 представлено построенное с помощью ЭВМ филогенетическое дерево, отражающее различия в аминокислотном составе цитохрома С. Можно видеть, например, что 14 мутаций одного общего предкового белка привели к ветви позвоночных, а 8 – к классу насекомых. Человек и макак-резус с этой точки зрения различаются только одной заменой. Если таким же способом исследовать множество других белков, можно получить филогенетическое дерево, демонстрирующее степень *генотипического родства* точнее, чем любые другие методики. Сейчас уже известно, что молекулярные родословные поразительным образом подтверждают филогенетические связи, предложенные на основе классических методов сравнительной морфологии.

Сравнительные исследования аминокислотных последовательностей позволяют получить важные сведения о *скорости молекулярной эволю-*

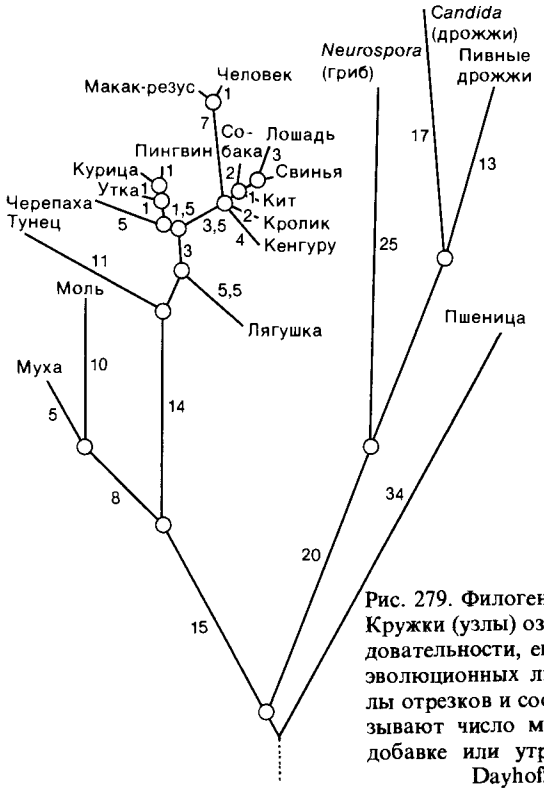


Рис. 279. Филогенетическое дерево цитохрома С. Кружки (узлы) означают аминокислотные последовательности, еще общие для ответвляющихся эволюционных линий. Длины связывающих узлы отрезков и соответствующие им цифры показывают число мутаций, приводящих к замене, добавке или утрате одной аминокислоты (по Dayhoff). См. также рис. 280

ции. Как показано на рис. 280, эти скорости неодинаковы для трех изученных белков и не менялись в течение миллионов лет, о чем говорит прямолинейный ход графиков, отражающих накопление различий в последовательностях в зависимости от времени. В цитохроме С за 600 млн. лет со времени разделения ветвей, приведших к насекомым и позвоночным, сменилось или добавилось только 30% аминокислот. Это означает одно молекулярное событие за 20 млн. лет, т. е. приблизительно одну замену за этот период времени. Соответствующий «элементарный период эволюции» для гемоглобина составляет 5,8, а для фибринопептида – 1,1 млн. лет. Эти оценки даже приблизительно не отражают числа мутаций, частота которых на несколько порядков выше, поскольку учитывают только замены, сохраненные отбором. Кроме того, различия в скоростях эволюции вряд ли основаны на неодинаковой интенсивности мутационного процесса. Скорее можно допустить, что у трех рассмотренных типов молекул различные пределы допустимых изменений последовательностей. Цитохром С – более древний «испытанный» фермент, высокоэффективная функциональная

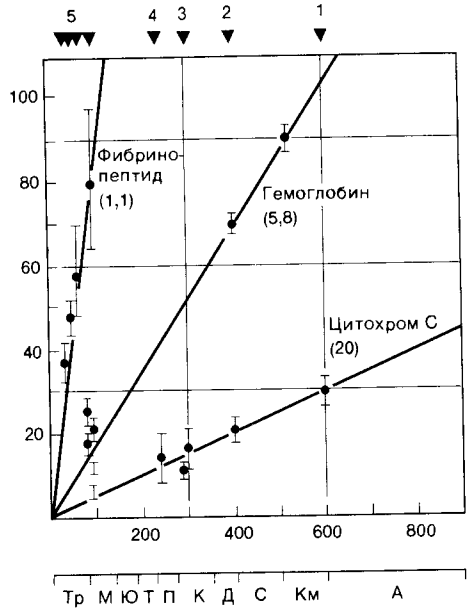


Рис. 280. Различия в аминокислотном составе и скорости эволюции фибринопептида, гемоглобина, цитохрома С. В скобках – элементарные периоды эволюции (млн. лет). Сравнение разных классов: насекомые – позвоночные (1), рыбы – рептилии (2), рептилии – млекопитающие (3), рептилии – птицы (4) и отдельных отрядов млекопитающих (5). Ось ординат – процент несовпадающих аминокислот. Ось абсцисс – время (млн. лет) с момента филогенетического разделения соответствующих групп животных. Геологические периоды: А – алгонк, Км – кембрий, С – силур, Д – девон, К – карбон, П – пермь, Т – триас, Ю – юра, М – мел, Тр – третичный период (по Dickerson)

структура которого сформировалась с возникновением эукариот более 10^9 лет назад, оставив возможность лишь для очень незначительных изменений или улучшений. Очевидно, гемоглобин и особенно фибринопептид в большей степени, чем цитохром С, способны переносить аминокислотные замены без ущерба для своих функций. И все же цитохромы лошади и человека различаются по 12 из 104 АК, тогда как у человека и шимпанзе они идентичны.

Ископаемые остатки как документы

Самым прямым свидетельством филогенеза являются палеонтологические находки, показывающие, что чем больше возраст осадочных отложений, тем сильнее захороненные в них организмы отличаются от ныне живущих. Именно поэтому сохранившиеся остатки используют как руководящие ископаемые при стратиграфических исследованиях (с. 339). По ископаемым можно непосредственно проследить отличия примитивных форм от более высокоорганизованных. Кроме того, они дают информацию о *первом появлении* новых классов. Для позвоночных это показано на рис. 281. По всей совокупности ископаемых, относящихся к определенному периоду истории Земли, можно видеть, что видовое богатство, а часто и размеры животных некоторых классов сильно уменьшились со времени их «расцвета» в палеозое (круглоротые, хрящевые рыбы) или мезозое (рептилии), тогда как костные

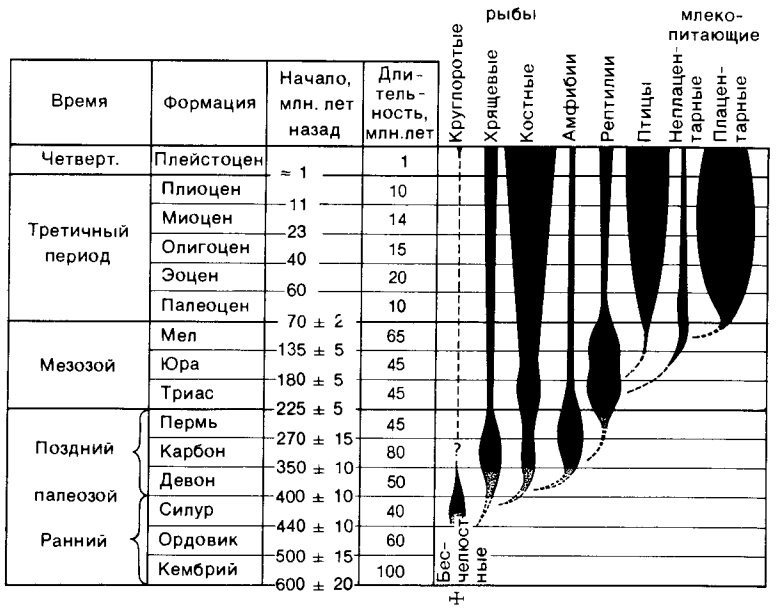


Рис. 281. Геологические формации, время существования, филогенетические связи и относительное разнообразие основных групп позвоночных в истории Земли (по Romer, Simpson, Schindewolf). Под неплацентарными понимаются однопроходные и сумчатые. Цифры, полученные с помощью радноизотопного анализа (по Holmes, 1960), отражают примерное время начала формаций и их примерную длительность. Четверт. – четвертичный период

рыбы, птицы и плацентарные млекопитающие стали наиболее разнообразными классами позвоночных именно в настоящее время.

Древнейшие ископаемые, представленные примитивными бактериями и сине-зелеными водорослями (прокариотами), известны из пород возрастом 3 млрд. лет. Многочисленные остатки эукариот начинают попадаться только с кембрия (рис. 281). Поскольку в эту эпоху уже сформировались все *основные планы строения*, палеонтология не в состоянии сделать вывод о филогенетических связях и общих предках различных типов животных. Палеонтологическая летопись полна пробелов и с точки зрения более поздних этапов эволюции, хотя отдельные группы ископаемых, так называемые *мозаичные типы* (с. 428), позволяют проследить переходы от одного класса к другому, в частности кистеперые (с. 426) – между рыбами и земноводными, лабиринтодонты – между земноводными и пресмыкающимися (с. 427), зверообразные Therapsida (с. 431) – между рептилиями и млекопитающими, археоптерикс – между пресмыкающимися и птицами (с. 428).

Для некоторых групп по ископаемым можно проследить на протяжении крупных временны́х отрезков почти *полные эволюционные ряды*.

Примерами служат эволюция аммонитов (с. 404), а также *родственных современным лошадям непарнокопытных* (рис. 282).

В третичном периоде в Северной Америке появились многочисленные роды и виды последних, причем их общие размеры увеличивались с течением времени параллельно с редукцией пальцев (рис. 282). Одновременно с этим их конечности и лицевой череп по отношению к нейрокраниуму непропорционально удлинялись (проявление положительной аллометрической связи, с. 451). Филогенетические линии большинства лошадиных заканчиваются слепо (с. 469); успешными

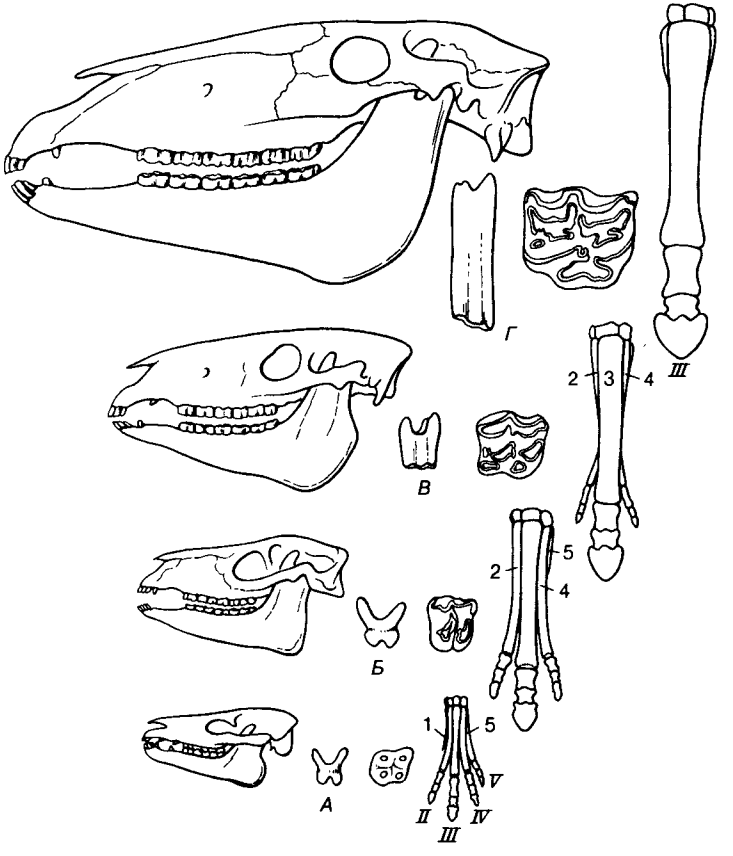


Рис. 282. Этапы филогенеза лошадей. Слева – череп: увеличение общих размеров, удлинение лицевой части и одновременно зубного ряда. Посередине – M_1 (см. рис. 260,*В*): увеличение высоты коронки параллельно с расширением и усложнением жевательной поверхности. Справа – скелет конечности: переход от пятипалого к однопалому состоянию. *А* – *Eohippus (Hyracotherium*, эоцен); *Б* – *Mesohippus* (олигоцен; *В* – *Merychippus* (миоцен); *Г* – *Equus* (плиоцен – современность) (по Osborn, Matthew и др.)

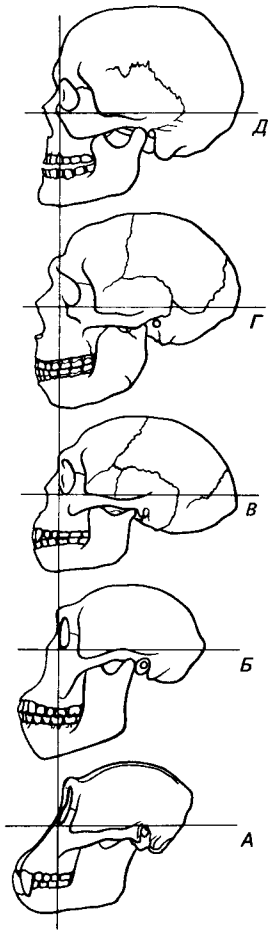


Рис. 283. Черепа шимпанзе (*А*) и гоминид (*Б–Д*): *Б – Australopithecus; В – Homo erectus; Г – Homo sapiens neandertalensis; Д – Homo sapiens sapiens* (по Colbert, Dobzhansky)

оказались только ведущие к современным лошадям, ослам и зебрам, непосредственные предки которых некогда покинули американскую прародину, заселив Евразию и Африку.

История происхождения Homo sapiens, в течение многих десятилетий известная крайне неудовлетворительно, только в самое последнее время все более проясняется благодаря многочисленным находкам остатков скелета и орудий труда древнего человека и его предков. Как уже говорилось (с. 432), приматов выводят от малоспециализированных насекомоядных среднего мела. Уже в середине третичного периода линия людей (*гоминид*) отделилась от линии, ведущей к современным человекообразным обезьянам. При этом определяющим этапом стал переход к обитанию на открытых пространствах с растительностью саваннового типа. Этот переход совершил *рамапитек*, известный, к сожалению, только по зубам и обломкам челюсти (прежде всего из Индии). Дальнейший прогресс в направлении к современному человеку связан с прямоходящими *австралопитеками*, объем мозга которых еще едва ли превышал 800 см^3. Эти «предлюди» обитали в Восточной Африке. Поскольку сейчас считается твердо установленным, что 2,5 млн. лет назад (с. 432) род *Homo* существовал одновременно и совместно (симпатрично) с видами рода *Australopithecus* в районе озера Рудольфа, австралопитек, по-видимому, был не прямым предком, а скорее «двоюродным братом» *Homo erectus*, хотя по другим данным род *Homo* все же происходит от одного из видов *Australopithecus*. В любом случае *Homo erectus* (объем головного мозга до 1200 см^3), распространенный главным образом в Юго-Восточной Азии и Китае, уже может считаться прямым предком *Homo sapiens* (средний объем мозга современных европейцев: женщины – 1350 см^3, мужчины – 1500 см^3). Переход к *H. sapiens* произошел 300–400 тыс. лет назад. Как и его предки (виды *Australopithecus* и *H. erectus*), *H. sapiens* всегда был политипическим видом (с. 466),

состоящим из многих рас. Так, в Евразии до середины вюрмского оледенения (примерно 50 тыс. лет назад) одновременно существовали два его подвида (с. 468) – *H.s. sapiens* и *H.s. neandertalensis* (неандерталец). Возможно, при этом возникали смешанные популяции и происходил обмен генами, т.е. в генотипе современного человека вполне могут присутствовать гены, унаследованные от вымершего неандертальца.

Существенную роль в становлении человека сыграли руки, высвободившиеся при переходе к прямохождению, и прежде всего увеличение объема мозга (рис. 283). Это оказалось предпосылкой для все большего использования орудий труда и развития понятийной речи. Только благодаря языку стала возможной передача следующим поколениям индивидуального опыта (и социальных традиций) в качестве «*наследственности*» второго рода (*память вместо генов*). Правда, зачатки передачи опыта отмечаются уже у обезьян. Макаки одной из японских популяций переняли от какого-то первого «изобретателя» способ отмывания в морской воде грязного картофеля или засоренных песком рисовых зерен. Живущие на воле шимпанзе также, по-видимому, могут передавать друг другу навыки использования орудий труда.

Факторы эволюции

Эволюция как исторический процесс так хорошо документирована, что стала неопровержимой реальностью для любого современного человека, знакомого с аргументами естествознания. Биологию сейчас интересуют более сложные проблемы – выяснение причин, условий и механизмов филогенетических преобразований.

История

Пионер учения об эволюции Ламарк (1744–1829) в своей «Философии зоологии» (1809) не только выдвинул сам принцип происхождения одних животных от других, но и по-своему объяснил появление приспособительных функциональных типов. Он исходил из положения о том, что особи реагируют на действия внешней среды, а их органы – на упражнение или неупражнение улучшением «рабочих характеристик», т.е. *функциональными приспособлениями*, которые закрепляются наследственно. При длительном воздействии определенного фактора в ряду поколений прослеживаются направленные изменения (ортогенез). Однако экспериментами пока ни в одном случае не удалось доказать постулируемого ламаркизмом «*наследования приобретенных признаков*». Индивидуальные реакции организмов на внешние воздействия являются модификациями (с. 98), не имеющими обратной связи с генотипом.

Правда, в определенных случаях (прежде всего у простейших) на-

блюдалось, как некоторые модификации, вызванные внешними факторами (например, добавкой к культуральной среде мышьяка), сохранялись в следующих поколениях после прекращения действия модифицирующего агента. Однако постепенно такие *устойчивые модификации* полностью исчезали. Возможно, здесь играют роль нестабильные реакционные системы цитоплазмы, наследуемые дочерними клетками при делении родительских.

Сейчас в связи с развитием молекулярно-генетических исследований все варианты ламаркизма (в том числе психоламаркизм) сталкиваются с большими трудностями. Ведь нужно постулировать существование механизма, изменяющего структуру ДНК параллельно соматическим адаптациям и в соответствующем им направлении. Однако, как могли бы соматические модификации (например, пигментация, развитие мышц) в качестве приобретенных признаков накапливаться в молекулярном веществе наследственности, находящемся в клетках зародышевого пути, ламаркизм объяснить не в состоянии.

Дарвин (1809–1882) опубликовал свой главный труд с многозначительным названием «О происхождении видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» в 1859 г. Важнейшие положения этого исчерпывающего и образцово документированного трактата остаются основой любого современного эволюционного учения. Дарвин исходил из того, что особи всех видов наследственно неоднородны, а каждый вид, как правило, производит больше потомства, чем может выжить и приступить к размножению. Естественный отбор в ходе «борьбы за существование» всякий раз способствует сохранению носителей свойств, наиболее соответствующих жизненным условиям определенного биотопа. Так появляются приспособления в строении и поведении животных. Естественный отбор чаще всего ведет к возникновению новых видов именно тогда, когда при смене геологических эпох изменяются условия среды. В результате бурного развития биологии и, в частности, появления генетики дарвиновские представления в настоящее время отчасти модифицировались, однако в главном они доказали свою жизнеспособность и были успешно развиты. Сейчас в качестве факторов эволюции общепризнаны мутации, рекомбинации, отбор, изоляция и дрейф генов.

Мутации

Мутации представляют собой ненаправленно возникающее *генетическое «сырье»* (с. 69). Эти изменения наследственного вещества возникают, по-видимому, спонтанно, но могут вызываться и внешними факторами. Возможность прямой связи между типом мутации и вызывающим ее фактором или условиями среды остается недоказанной. Не появляется соответственно направленных мутаций и в ответ на имеющиеся потребности.

Мутации *ненаправлены* и в большинстве случаев вредны для организма (с. 76), поэтому естественно думать, что далеко не каждое изменение сохраняется в генотипе. Предыстория наследственного вещества организма, вероятнее всего, ограничивает возможности его мутационных изменений. Кроме того, мутации возникают в живых системах, располагающих разнообразными регуляционными механизмами, которые контролируют случайные новообразования и поддерживают уже имеющуюся организацию. Генетической предысторией и регуляцией, по-видимому, можно объяснить, почему в эволюционных рядах (например, лошадей, рис. 282) случайный мутационный процесс способствует только определенному направлению развития. Очевидно, такой часто прослеживаемый «*ортогенез*» надо считать результатом долговременного существования одинаковых условий отбора, не нуждающимся в виталистическом или телеологическом объяснении. Кроме того, направленность эволюции часто поддерживается аллометрическими отношениями (с. 451), обеспечивающими согласованное изменение многих коррелирующих между собой структур, когда мутация затрагивает только одну переменную (например, размер тела).

Посредством мутации могут быть изменены *все признаки*, касающиеся формы, размера, строения, окраски, а также особенностей обмена веществ, поведения и психической конституции. Мутациями вызываются поразительные фенотипические перестройки; однако для эволюции важны и мелкие мутации, не имеющие видимых последствий.

Среди мутаций, обусловливающих молекулярную эволюцию (с. 471) повсеместно распространенных активных веществ или, например, антигенов групп крови, могут быть и несущественные для организма. Так возникает *полиморфизм* (с. 78, 101), разнообразие, не связанное с разницей в функциональном значении наследственного материала, однако позволяющее виду увеличить свою адаптивную пластичность. При этом у него появляются возможности (преадаптации, с. 168) изменять жизненные требования или осваивать новые экологические ниши (с. 321).

Многие мутации обратимы (с. 76), однако эволюционные процессы как на видовом, так и на более высоком уровнях *необратимы (закон Долло)*. Обратный филогенез от птиц к рептилиям или от китов к наземной предковой форме совершенно невозможен, потому что вероятность случайного (и идущего в противоположной временной последовательности) появления всех необходимых для этого обратных мутаций практически равна нулю. К тому же невероятно обращение всех условий отбора. По этой причине невозможно новое прогрессивное развитие сильно редуцированных или полностью утраченных органов или обратная эволюция паразитов к свободноживущему состоянию (с. 327). Лошадь никогда уже не станет снова пятипалой, а эволюция ленточных червей никогда больше не превратит их в водных турбеллярий.

Во многих случаях генетическое многообразие популяции поддерживается специальными механизмами, среди которых можно упомянуть *сбалансированный полиморфизм* (с. 79) и подавление межхромосомных рекомбинаций *инверсиями* (с. 69). Так, в виде неделимых блоков сохраняются и наследуются определенные, полезные в особых ситуациях группы генов.

Рекомбинации

Как правило, в пределах одного вида встречается множество различных аллелей и их групп. Многие из таких генов передаются из поколения в поколение в виде рецессивных факторов гетерозиготных особей. За счет скрещивания носителей разных мутаций генофонд вида постоянно «перетасовывается», давая новые сочетания. Такие рекомбинации увеличивают объем «экспериментального материала», поставляемого мутациями. В этом большое биологическое значение *половых процессов*.

Естественный отбор

Отбором определяется сохранение и дальнейшее распространение мутаций, а также генных и хромосомных комбинаций. К его факторам относятся кроме абиотических условий существования внутри- и межвидовая конкуренция за пищу и жизненное пространство (с. 321). При этом для поиска пищи, избегания врагов, а также для успешного спаривания важны прежде всего поведенческие признаки. Отбор действует на уровне фенотипа и лишь опосредованно способствует или препятствует сохранению связанного с ним генотипа. Однако его положительное или отрицательное воздействие на особей будет иметь значение для эволюции только тогда, когда отразится на *численности их потомства*. Только разница в успехе размножения вызывает *сдвиги в частотах генов* внутри популяции (с. 79).

Селективная ценность генотипа относительна, поскольку, конкурируя с другими, в одних условиях он может иметь преимущество, в других проигрывать (с. 322), а в третьих окажется нейтральным, т. е. не испытает каких-либо особых воздействий. Таким образом, разнообразие «генного пула» вида важно только в качестве преадаптационной, латентной возможности реакции, позволяющей использовать шансы для занятия возникающей новой экологической ниши.

Даже незначительные генотипически обусловленные преимущества в оставлении потомства при постоянном направлении отбора ведут к систематическому увеличению доли в популяции благоприятствуемого аллеля за счет менее выгодного и поэтому постепенно вытесняемого из нее (рис. 284). В *популяционной генетике* (с. 77) разработаны общие математические модели динамики таких эволюционных процессов, подтверждаемые наблюдениями в природе.

Если отдельные особи в популяции насекомых случайно и преадаптивно оказываются генотипически устойчивыми по отношению к какому-нибудь (немутагенному) *инсектициду*, например ДДТ (дихлордифенилтрихлорэтан), то после обработки биотопа этим веществом селективное преимущество устойчивых форм проявится очень быстро и четко, поскольку чувствительные насекомые вряд ли смогут размножаться. При сохраняющемся давлении отбора у выживающих особей увеличивается степень устойчивости к яду, что свидетельствует о совместном действии нескольких факторов устойчивости, скомбинированных в одну полигенную (с. 94) группу. Показано, что у дрозофилы частью сцепленные между собой, частью локализованные в разных хромосомах гены устойчивости к ДДТ усиливают друг друга. Если высокоустойчивые линии какое-то время размножаются, не испытывая действия яда, сопротивляемость к нему популяции опять понижается, поскольку теперь гены устойчивости уже не имеют селективного преимущества или даже невыгодны в нормальных условиях.

Аналогичным примером является быстрое увеличение численности бактериальных штаммов, устойчивых к сульфонамидам или антибиотикам. В данном случае прямо доказано, что невосприимчивые к ним генотипы уже присутствуют перед применением осуществляющих отбор лечебных препаратов.

Следующий пример показывает, насколько действенным может быть изменение среды для *формообразования*. Сто лет назад в непромышленных областях Англии встречалась почти исключительно светлоокрашенная форма березовой пяденицы (*Biston betularia*). Ныне деревья и стены покрыты там черным слоем копоти, и аллель темной окраски крыльев почти вытеснил «светлый аллель», в результате чего в здешней популяции этого вида сейчас до 90% темноокрашенных бабочек. То, что в данном случае к изменению частот аллелей привело быстрое действие отбора, доказывается выпуском в природу и повторным отловом представителей обеих форм. В промышленной зоне хищниками (птица-

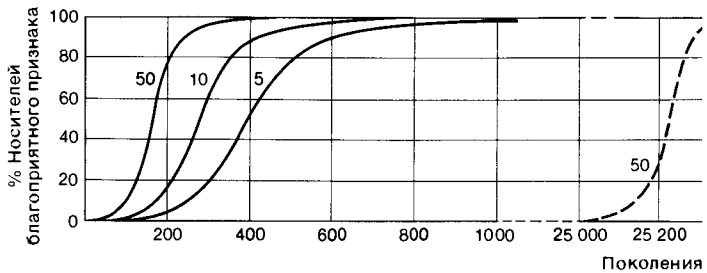


Рис. 284. Расчет действия отбора в популяции с постоянной численностью и *доминантным* мутантным признаком (—) при 50, 10 и 5 потомках на одного родителя, а также в аналогичной популяции с *рецессивным* мутантным признаком (- - - -) при 50 потомках на одного родителя. В исходной популяции частота мутантного аллеля 1/1000. Селективное преимущество составляет 1/100, т. е. мутанты оставляют на 1% больше потомства, чем дикий тип (по Mittmann)

ми) уничтожаются преимущественно светлые, а в еще незагрязненных местностях – в основном темные бабочки.

Животноводство и *растениеводство* самым выразительным образом показывают, насколько сильно может менять отбор облик организмов. Так, большие различия между карликовым пинчером и сенбернаром или между пони и першероном достигнуты за отрезок времени, несравнимо меньший чем миллионы лет, потребовавшиеся для естественной эволюции. При *искусственном отборе* человек целенаправленно подбирает пары производителей для получения породы с определенными признаками, что обеспечивает быстрый успех. В противоположность этому при естественном отборе спаривание в условиях панмиксии носит случайный характер (с. 79).

При действии на популяцию отбора могут иметь определенное значение и ненаследуемые *модификации* (с. 98). В рамках обусловленной средой модификационной изменчивости постоянно появляются особи, способные существовать на границе переносимых видов условий. Такие максимально устойчивые животные могут проникать в биотопы, где факторы окружающей среды (например, климат) далеки от оптимальных для вида в целом. Эти *пионерные особи* в ходе дальнейшего мутационного процесса имеют повышенные шансы основать новую «*климатическую расу*», как бы «удерживая плацдарм» для обладателей более приспособленных генотипов.

Естественный отбор выполняет две функции. Во-первых, он действует *стабилизирующе-консервативно*, защищая эволюционно оправдавший себя наследственный материал от распространения неблагоприятных новых мутаций. В последнее время эта «оздоровительная» роль отбора у человека ограничена развитием медицины, естественно, в той мере, в какой врачебная помощь может обеспечить нормальную жизнь носителям ранее неполноценных генотипов.

Во-вторых, отбор действует *направляюще-творчески*, благоприятствуя новым генам и генным комбинациям, ведущим к повышению приспособленности и уровня организации в целом, что расширяет адаптивные возможности животных. В ходе такого отбора множество разнообразных случайных мутаций и рекомбинаций приводит к направленной эволюции, прослеживаемой на многих хорошо документированных примерах (рис. 282, 283).

Изоляция

Для образования новых видов недостаточно мутаций, рекомбинаций и отбора; необходимо действие еще одного эволюционного фактора – изоляции. Генетически разнородные (политипические) виды обычно распространены по крупным ареалам, а в мелких областях занимают множество различных биотопов (*экологических ниш*, с. 321). Если вид заселяет целый континент или весь земной шар, он подразделяется на географические расы, т.е. подвиды с некоторым генетическим своеобразием. Такие комплексы рас среди птиц образуют, например, ворона (*Corvus corone*), серебристая чайка (*Larus argentatus*) и большая синица (*Parus major*). Их географические расы различаются по окраске, размерам, пропорциям тела и особенностям репродуктивного поведения. Там, где ареалы подвидов соприкасаются, их представители скрещиваются. В таких пограничных зонах между соседними расами еще происходит постоянный обмен генами, а появляющиеся гибриды плодовиты. Однако, если экспериментально свести вместе особей разных подвидов из сильно удаленных друг от друга областей общего видового ареала, размножение будет затруднено, а генный обмен в той или иной степени заблокирован. Считается, что *подвиды являются этапами становления* новых видов. Как только возникло разделение на расы, начавшееся обособление может усиливаться разнонаправленным отбором мутаций.

Хороший пример такого эволюционного процесса представлен на рис. 285. Американская леопардовая лягушка распространена от Канады до Мексиканского залива. Соседние расы успешно скрещиваются друг с другом. Однако потомство от скрещивания «северной» и «южной» рас нежизнеспособно.

Длящаяся достаточно долго *географическая изоляция* может приводить к тому, что при особых условиях отбора генотипы различных областей стабилизируются и вступают на путь собственной эволюции в качестве самостоятельных новых видов. Такая изоляция наблюдается при разделении ареала горными цепями, ледниками и особенно заметно – на островах. Видообразование может основываться и на такой изоляции, когда различно генетически приспособленные субпопуляции вида в пределах одного ареала населяют неодинаковые биотопы (*экологическая изоляция*). Наконец, к образованию нового вида могут привести также мутации, затрагивающие половые органы, период спаривания и репродуктивное поведение (*репродуктивная изоляция*). Во всех случаях те или иные факторы вызывают именно репродуктивную изоляцию и прекращение генного обмена.

Географическая и отчасти экологическая изоляция приводят к *аллопатрическому видообразованию*, имеющему основное значение (с. 323). Еще не ясно, возможны ли разделение и последующая стабилизация видов в пределах одной области обитания (*симпатрическое видообразование*). В принципе такой путь не исключен в случае мутаций, затрагивающих поведение.

Видообразование как результат мутаций, рекомбинаций, отбора и изоляции обычно требует длительного времени, однако иногда оно может значительно ускоряться, особенно в островных популяциях. Дарвин в 1835 г. при своем посещении островов Галапагос установил, что родственные между собой *вьюрки* (подсемейство Geospizinae) разделены здесь на несколько видов и рас. Все они, возможно, потомки одного предкового вида, переселившегося с южноамериканского континента и нашедшего на этом архипелаге многочисленные незанятые

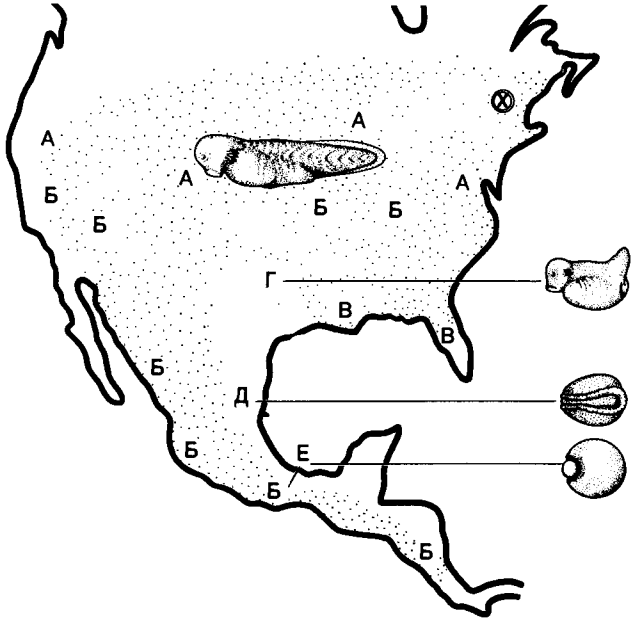


Рис. 285. Результаты скрещивания разных географических рас леопардовой лягушки (*Rana pipiens*). Яйцеклетки лякушек из шт. Вермонт (X) оплодотворены сперматозоидами из пунктов А–Е. Пунктиром показан ареал форм, дающих более или менее нормальных жизнеспособных гибридов с вермонтскими лягушками; без пунктира – ареал форм, дающих при таком скрещивании летальных гибридов. А – нормальное развитие; Б – развитие с очень незначительными аномалиями; В – замедленное развитие и отдельные аномалии формы нервной пластинки и головы; Г – сильное замедление развития и дефекты на ранней личиночной стадии; Д – остановка развития на стадии аномальной нейрулы; Е – остановка на стадии аномальной гаструлы (по Moore)

экологические ниши, условия отбора в которых способствовали быстрому видообразованию.

Дрейф генов

В заселении островов участвуют, как правило, немногие пионерные особи, приносящие с собой случайный набор аллелей из генофонда предкового вида (*принцип основателя*). Такие мелкие популяции дают возможность проявиться еще одному фактору эволюции – дрейфу генов. Ограниченные возможности спаривания могут вести к тому, что отдельные аллели случайно и независимо от их селективной ценности сохраняются, а другие исчезают. Так происходит неадаптивная эволюция, отличная от развития многочисленной и высокополиморфной популяции, где отбор действует направленно. Очевидно, дрейфом генов

объясняется то, что на островах, в изолированных альпийских долинах или вообще в каждой небольшой размножающейся группе людей частоты отдельных аллелей групп крови АВО (с. 77) отличаются от средних для населения на больших территориях. Возможно, дрейф генов сыграл свою роль и в *расообразовании Homo sapiens*. Этот вид, продвигаясь от центра своего происхождения, завоевывал планету в основном мелкими изолированными популяциями.

Нерешенные вопросы

Действие и значение всех рассмотренных выше факторов эволюции многократно экспериментально проверены. Для объяснения видообразования и даже возникновения более высоких систематических категорий (родов, семейств) вполне достаточны *«неодарвинистские механизмы»*. Однако при попытке толкования *макроэволюции*, т. е. происхождения основных *планов строения*, появляются трудности. Многими исследователями оспаривается представление о филогенезе как о простом накоплении мутационных изменений, ведущих от одного типа к другому (*аддитивный типогенез*), как можно наблюдать у ныне живущих видов.

По мнению критиков, уровень современных знаний недостаточен для понимания процесса появления принципиальных новообразований, особенно обладающих сложной структурой, например стрекательных капсул (рис. 193), глаза с линзой (рис. 137), сложного фасеточного глаза (рис. 138), нервной системы типа человеческого мозга (с. 240) и др. Кроме того, развитие *высокоорганизованных функциональных систем*, в частности птиц или общественных насекомых (пчел, муравьев, термитов), а также в межвидовых отношениях (при симбиозе, паразитизме), требует гармоничного взаимного приспособления всех морфологических структур и компонентов поведения (*коадаптации*). Хотя в случае приведенных примеров также известны исходные и промежуточные стадии, для теоретика, который может (и хочет) опираться только на известные факторы эволюции, путь становления и интеграции этих сложных образований остается предметом в основном спекулятивных рассуждений. Все же надо отметить, что в современных исследованиях делаются попытки использовать уже понятные с естественнонаучной точки зрения механизмы для разрешения многочисленных неясных вопросов «макроэволюции».

О **происхождении жизни** на Земле (примерно 3–5 млрд. лет назад) также не существет единого мнения. Однако общие логические соображения позволяют допустить, что живое возникло из неживого. Гипотезы такого *«первичного зарождения»* основаны на опытах в газовых смесях, примерно соответствующих, как считается, «первичной атмосфере». В одной из таких сред, содержащей водород, метан, аммиак, сероводород и водные пары, под действием мощных электрических разрядов («первичной грозы») и нагревания появляются среди прочих соединений органические кислоты, прежде всего *аминокислоты*, которые могут

соединяться в *пептиды*. Кроме того, при этом могут возникать структурные элементы *нуклеиновых кислот*. Эти элементарные компоненты живого собираются в просто оформленные тельца, которые, однако, вряд ли могут считаться частями клеточных систем. Поскольку аминокислоты и формальдегид находили также в метеоритах, органические соединения, необходимые для построения белков, углеводов и т. п., очевидно, могут возникать не только на Земле, но и на других небесных телах (полифилетически).

Решающий шаг к живому в строгом понимании этого слова мог быть сделан только тогда, когда у определенных молекулярных комплексов появилась способность к самостоятельному размножению (*авторепродукции*) с использованием имеющихся материалов. Сейчас для данного эволюционного этапа разработаны модели и схемы опытов, рассматривающих действие *механизмов отбора на молекулярном уровне*, которые после продолжительной «экспериментальной фазы» могли в конце концов привести к единственному пригодному для этого соединению – нуклеиновым кислотам. Однако даже после этого гипотетического этапа остается длинный и неизвестный путь к «простейшей» самовоспроизводящейся клетке.

Для понимания происхождения живого могут оказаться полезными вирусы, способные существовать в состоянии, близком к кристаллическому. При этом вирусы могут образовывать свои точные копии и обладают наследственным веществом в виде РНК или ДНК, подверженным мутациям и действующим по тем же принципам, что и у клеточных организмов. Однако вирусы вряд ли можно считать предшественниками организмов, так как они размножаются только в живой клетке и полностью зависят от ее метаболизма и функциональной структуры.

Загадка происхождения жизни еще не решена, но в будущем можно ожидать новых и более убедительных объяснений отдельных этапов этого первичного зарождения.

Литература

Пособия и учебники, теоретическая биология

v. Bertalanffy L.: Theoretische Biologie, Bd. I, Berlin 1933; Bd. II, 2. Aufl. Francke, Bern 1951.

Claus C., K. Grobben, A. Kühn: Lehrbuch der Zoologie, II Aufl. Springer, Berlin 1932 (Nachdruck 1971).

Grassé P.: Traité de zoologie. Masson, Paris 1948 ff.

Grassé P.: Allgemeine Biologie, 3 Bde. Fischer, Stuttgart 1971.

Hartmann M.: Einführung in die allgemeine Biologie, 2. Aufl. (Sammlung Goschen, Bd. 96) de Gruyter, Berlin 1965.

Helmcke J. G., H. v. Lengerken: Handbuch der Zoologie. gegr. v. W. Kükenthal. de Gruyter, Berlin 1955 ff.

Hyman, L. H.: The Invertebrates, Bd. I–VI. McGraw-Hill, New York 1940–1967.

Kaestner A.: Lehrbuch der speziellen Zoologie, Wirbellose, 3 Teile, Fischer, Stuttgart 1956–1973.

Kükenthal W., E. Matthes, M. Renner: Leitfaden für das zoologische Praktikum, 17 Aufl. Fischer, Stuttgart 1977.

Mayr E.: Artbegriff und Evolution. Parey, Berlin 1967

Wurmbach H.: Lehrbuch der Zoologie, 2. Aufl., 2 Bde. Fischer, Stuttgart 1968–1970.

Определители

Brauer A., u. Mitarb.: Süsswasserfauna Deutschlands, 19 Hefte. Fischer, Jena 1909–1912.

v. d. Brink F. H.: Die Säugertiere Europas 2. Aufl. Parey, Hamburg, 1972.

Brohmer P.: Fauna von Deutschland, 16. Aufl. Quelle & Meyer, Heidelberg 1974.

Luther W., K. Fiedler: Die Unterwasserfauna der Mittelmeerküsten 2. Aufl. Parey, Hamburg 1967.

Peterson R., G. Mountfort, P. A. D. Hollom: Die Vögel Europas, 10. Aufl. Parey, Hamburg 1973.

Riedl R.: Fauna und Flora der Adria, 2. Aufl. Parey, Hamburg 1970.

Stresemann E.: Exkursionsfauna von Deutschland, 3 Bde. Volk und Wissen, Berlin 1955–1969.

Методы исследования

Batschelet E.: Introduction to Mathematics for Life Scientists. Springer, Berlin 1975.

Burck H. C.: Histologische Technik. Thieme, Stuttgart 1966.

Fischer R.: Design of Experiments, 8. Aufl. Oliver & Boyd, Edinburgh 1966.

Krause R.: Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, 3. Aufl., 3 Bde. Urban & Schwarzenberg, Berlin 1927.

Needham J. G.: Culture Methods for Invertebrate Animals. Dover, New York 1959.

Newman D. W.: Instrumental Methods for Experimental Biology, 5. Print. Macmillan, New York and London 1969.

Romeis B.: Mikroskopische Technik, 16. Aufl. Oldenbourg, Munchen 1968.

Schulze E., H. Graupner: Anleitung zum mikroskopisch-technischen Arbeiten in Biologie und Medizin, 2. Aufl. Akad. Verlagsges, Leipzig, 1960.

Steiner G.: Das Zoologische Laboratorium. Schweizerbart, Stuttgart 1963.

Wilt F. H., N. K. Wessels: Methods in Developmental Biology. Crowell, New York 1967.

Цитология и гистология

Bargmann W.: Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen, 6. Aufl. Fischer, Jena 1973.

Bielka H.: Molekulare Biologie der Zelle, 2. Aufl. Fischer, Jena 1973.

Brachet J., A. E. Mirsky: The Cell. Biochemistry, Physiology, Morphology, 6 Bde. Acad. Press, New York 1959–1964.

Bucher D.: Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen, 8. Aufl. Huber, Bern 1973.

DuPraw E. J.: DNA and Chromosomes. Holt, Rinehart & Winston, New York 1970.

Fawcett D. W.: The Cell. An Atlas of Fine Structure. Saunders, Philadelphia 1966.

Frey-Wyssling A.: Comparative Organellography of the Cytoplasm. Springer, Wien 1973.

Frey-Wyssling A., K. Mühlethalter: Ultrastructural Plant Cytology. Elsevier, Amsterdam 1965. (Имеется перевод: Фрей-Висслинг А., Мюлеталер К. Ультраструктура растительной клетки.– М.: Мир, 1968).
Grundmann E.: Allgemeine Cytologie. Thieme, Stuttgart 1964.
Ham A. W.: Histology, 6 Aufl. Pitman, London 1969.
Harris H.: Nucleus and Cytoplasm, 2. Aufl. Clarendon, Oxford 1970.
Hirsch C., H. Ruska, P. Sitte: Grundlagen der Cytologie. Fischer, Stuttgart 1973.
Hollande A.: Allgemeine Biologie, Bd. I.: Struktur und Funktion der Zelle. Fischer, Stuttgart 1971.
Klima J.: Cytologie. Fischer, Stuttgart 1967.
Klima J.: Einführung in die Cytologie. Fischer, Stuttgart 1970.
Lima-De-Faria A.: Handbook of Molecular Cytology. North-Holland Publ. Comp., Amsterdam 1969.
Patt D. I., G. R. Patt: Comparative Vertebrate Histology. Harper, New York 1969.
Porter K. R., M. A. Bonneville: Einführung in die Feinstruktur von Zellen und Geweben, Springer, Berlin 1965.
Sandborn E. B.: Cells and Tissues by Light and Electron Microscopy, 2 Bde. Academic Press, New York 1970.

Общая и популяционная генетика

Bresch C., R. Hausmann: Klassische und molekulare Genetik, 3. Aufl. Springer, Berlin 1972.
Dawkins R.: The Selfish Gene. Oxford Univ. Press 1976.
Fuller I. L., W. R. Thompson: Behavior Genetics. Wiley, New York 1960.
Gardner E. J.: Principles of Genetics, 4. Aufl. Wiley, New York 1972.
Goldschmidt R.: Theoretische Genetik. Akademie-Verlag, Berlin 1961.
Hadorn E.: Letalfaktoren in ihrer Bedeutung fur Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung. Thieme, Stuttgart 1955.
Herskowitz I. H.: Principles of Genetics. 2. Aufl. Collier-Macmillan, London 1977.
Johannsen W.: Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 3. Aufl. Fischer, Jena 1926.
Kaudewitz Fr.: Molekular- und Mikroben-Genetik. Springer, Berlin 1973.
Kühn A.: Grundriss der Vererbungslehre, 5. Aufl. Quelle & Meyer, Heidelberg 1971.
Lenz W.: Medizinische Genetik, 2. Aufl. Thieme, Stuttgart 1972.
Levine L.: Biology of the Gene, 2. Aufl. Mosby, St. Louis 1973.
McKusick V. A.: Humangenetik. Fischer, Stuttgart 1968.
Markert C. L., H. Ursprung: Developmental Genetics. Prentice Hall, New Jersey 1971.
Mendel G.: Versuche über Pflanzenhybriden. Neudruck in Ostwalds Klassikern der exakten Wiss., Braunschweig 1969.
Penrose L. S.: Einführung in die Humangenetik, 2 Aufl. Berlin, Springer 1973.
Sperlich D.: Populationsgenetik. Fischer, Stuttgart 1973.
Stern C.: Principles of Human Genetics, 3 Aufl. Freeman, San Francisco 1973.
Strickberger M. W.: Genetics. 2. Aufl. Collier-Macmillan, London 1976.
Vogel F.: Lehrbuch der allgemeinen Humangenetik. Springer, Berlin 1961.
Watson J. D.: Molecular Biology of the Gene, 3. Aufl. Benjamin, New York 1976.
Wilson E. O.: Sociobiology. Harvard Univ. Press, Cambridge 1975.
Wricke G.: Populationsgenetik. (Sammlung Göschen, Bd. 5005.) De Gruyter, Berlin 1972.

Эмбриология и физиология развития

Anderson D. T.: Embryology and Physiology in Annelids and Arthropods. Pergamon, Oxford, 1973 (International Series of Monographs in Pure and Applied Biology. Division: Zoology, Bd. 50).
Balinsky B. I.: An Introduction to Embryology, 4. Aufl. Saunders, Philadelphia 1975.
Bell E.: Molecular and Cellular Aspects of Development. Harper & Row, New York 1965.
Bellairs R.: Developmental Process in Higher Vertebrates. Logos Press, Londn 1971.
Chen P. S.: Biochemical Aspects of Insect Development. Karger, Basel 1971.
Davidson E. H.: Gene Activity in Early Development. 2. Aufl. Acad. Press, New York 1976.
De Haan R. L., H. Ursprung: Organogenesis. Holt, Rinehart & Winston, New York 1965.
Eakin R. M.: Vertebrate Embryology. A Laboratory Manual. University of California Press, Berkely 1971.
Etkin W., L. I. Gilbert: Metamorphosis. North-Holland Publ. Comp., Amsterdam 1968.
Goss R. J.: Regeneration. Stuttgart, Thieme, 1974.
Hadorn E.: Experimentelle Enwicklungsforschung, im besonderen an Amphibien. Verständl. Wissenschaft, Bd. 77. Springer, Berlin 1970.
Hartmann M.: Die Sexualität, 2. Aufl. Fischer, Stuttgart 1956.
Hörstadius S.: Experimental Embryology of Echinoderms. Clarendon Press, Oxford 1973.
Kiortsis V., H. A. L. Trampusch: Regeneration in Animals and Related Problems. North-Holland Publ. Comp., Amsterdam 1965.
Korschelt E., K. Heider: Vergleichende Enwicklungsgeschichte der Tiere, 2 Bde. Fischer, Jena 1936.
Kühn A.: Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie, 2. Aufl. Springer, Berlin 1965.
Lehmann F. E.: Einführung in die physiologische Embryologie. Birkhäuser, Basel 1946.
Mohr H., P. Sitte: Molekulare Grundlagen der Entwicklung. BLV Verlagsgesellschaft, München 1971.
Pflugfelder O.: Entwicklungsphysiologie der Insekten, 2. Aufl. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig 1958.
Pflugfelder O.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie der Tiere, 2. Aufl. Fischer, Stuttgart 1970.
Polezhaev L. V.: Organ Regeneration in Animals. Recovery of Organ Regeneration Ability in Animals. Thomas, Springfield/III. 1972.
Reverberi G.: Experimental Embryology of Marine and Fresh-Water Invertebrates. North-Holland, Amsterdam 1971.
Schwartz V.: Vergleichende Enwicklungsgeschichte der Tiere. Thieme, Stuttgart 1973.
Seidel F.: Entwicklungsphysiologie der Tiere (Sammlung Göschen, Bd. 7162 und Bd. 7163). 2. Aufl. de Gruyter, Berlin 1972.
Siewing R.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Parey, Hamburg 1969.
Spemann H.: Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung. Springer, Berlin 1936, Nachdruck 1968.
Spratt N. T. jr.: Developmental Biology. Wadsworth, Belmont 1971.
Starck D.: Embryologie, 2. Aufl. Thieme, Stuttgart 1965.
Trinkaus J. P.: Cells into Organs. The Forces that Shape the Embryo. Prentice-Hall, New Jersey 1969.
Waddington C. H.: Principles of Embryology. Allen & Unwin, London 1956.

Weiss P.: Principles of Development. Holt, New York 1939.
Wigglesworth V.B.: The Physiology of Insect Metamorphosis. Cambridge University Press, London 1954.
Willier B.H., P.A. Weiss, V. Hamburger: Analysis of Development. Saunders, Philadelphia 1955.
Witschi E.: Development of Vertebrates. Saunders, Philadelphia 1965.

Физиология и поведение

Alcock J.: Animal Behavior. Sinauer, Sunderland 1975.
Autrum H.J. u. Mitarb.: Handbook of Sensory Physiology. Springer, Berlin 1971–77.
Brown F.A., J.W. Hastings, J.D. Palmer: The Biological Clock. Two Views. Acad. Press, New York 1970.
Brown L.J.: The Evolution of Behavior. Norton, New York 1970.
v. Buddenbrock W.: Vergleichende Physiologie, 6 Bde. Birkhäuser, Basel 1952–1967.
Bullock T.H., G.A. Horridge: Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates, 2 Bde. Freeman, San Francisco 1965.
Burkhardt D.: Wörterbuch der Neurophysiologie. Fischer, Jena 1969.
Eibl-Eibelsfeldt I.: Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung, 3. Aufl. Piper, München 1972.
Flechtner H.J.: Grundbegriffe der Kybernetik. Wiss. Verlagsges., Stuttgart 1966.
Florey E.: Lehrbuch der Tierphysiologie, 2. Aufl. Thieme, Stuttgart 1975.
v. Frisch K.: Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Springer, Berlin 1965.
Gersch M.: Vergleichende Endokrinologie der wirbellosen Tiere. Akad. Verlagsges., Leipzig 1964.
Gray J.: Animal Locomotion. Weidenfeld & Nicolson, London 1968.
Hanke W.: Vergleichende Wirkstoffphysiologie der Tiere. Fischer, Jena 1973.
Hassenstein B.: Biologische Kybernetik. Quelle & Meyer, Heidelberg 1965.
Karlson P.: Kurzes Lehrbuch der Biochemie, 9. Aufl., Thieme, Stuttgart 1974.
Katz B.: Nerv, Muskel und Synapse. Einführung in die Elektrophysiologie. Thieme, Stuttgart, 1971.
Keidel W.D.: Kurzgefasstes Lehrbuch der Physiologie, 4. Aufl. Thieme, Stuttgart 1975.
Lindauer M.: Orientierung der Tiere im Raum, Fortschr. d. Zool., Bd. 21–22. Fischer, Stuttgart 1973.
Marler P., W.J. Hamilton: Mechanismus of Animal Behavior. Wiley, New York 1966.
Nachtigal W. Zoophysiologischer Grundkurs. Verlag Chemie, Weinheim 1972.
Penzlin H.: Kurzes Lehrbuch der Tierphysiologie. Fischer, Jena 1970.
Prosser C.L., F.A. Brown: Comparative Animal Physiology, 3. Aufl. Saunders, Philadelphia 1973. (Имеется перевод 2-го издания: Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных.– М.: Мир, 1967).
Quarton G.C., T. Melnechuk, F.O. Schmitt: The Neurosciences, 3 Bde. Rockefeller, New York 1969–1974.
Rein H., M. Schneider: Einführung in die Physiologie des Menschen, 17. Aufl. Springer 1965, Berlin 1976.
Schlieper C.: Praktikum der Zoophysiologie, 3. Aufl. Fischer, Stuttgart 1965.
Schmidt R.F.: Neurophysiologie. 4. Aufl. Springer, Berlin 1977.
Tembrock G.: Grundriss der Verhaltenswissenschaften, 2. Aufl. Fischer, Jena 1973.
Turner C.D.: General Endocrinology, 6. Aufl. Sanders, Philadelphia 1976.
Wigglesworth V.B.: The Principles of Insect Physiology, 7. Auf. Methuen, London 1965.
Wilson E.O.: The Insect Societies. Harward Univ. Press, Cambridge 1975.

Экология

Andrewartha H.G.: Introduction to the Study of Animal Populations. Methuen, London 1966.
Boch J., R. Supperer: Veterinärmedizinische Parasitologie. Parey, Berlin 1971.
Boughey A.S.: Ecology of Populations. Macmillan, New York 1968.
Buchner P.: Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. Birkhäuser, Basel 1953.
Buchner P.: Tiere als Mikrobenzuchter. Springer, Berlin 1960.
Dawkins R.: The Selfish Gene. Oxford Univ. Press 1976.
Ellenberg H.: Ökosystemforschung. Springer, Berlin 1973.
Fiebiger I.: Die tierischen Parasiten der Haus- und Nutztiere, 3. Aufl. Urban & Schwarzenberg, Berlin 1936.
Geigy R., A. Herbig: Erreger und Überträger tropischer Krankheiten. Verlag für Recht und Gesellschaft, Basel 1955.
Klopfer P.H.: Ökologie und Verhalten. Fischer, Stuttgart 1968.
Krebs C.J.: Ecology. Harper & Row, New York 1972.
Kühnelt W. Grundriss der Ökologie, 2. Aufl. Fischer, Stuttgart 1970.
Margaleff R.: Perspectives in Ecological Theory. Univ. Press, Chicago 1968.
Odum E.P.: Fundamentals of Ecology, 3. Aufl. Saunders, Philadelphia 1971. (Имеется перевод: Одум Ю. Основы экологии.– М.: Мир, 1975).
Odum E.P.: Ökologie, BLV, München 1967.
Osche G.: Die Welt der Parasiten. Springer, Berlin 1966.
Pflugfelder O.: Zooparasiten und die Reaktionen ihrer Wirtstiere. Fischer, Jena 1950.
Piekarski G.: Lehrbuch der Parasitologie unter besonderer Berücksichtigung der Parasiten des Menschen. Springer, Berlin 1954.
Ruttner F.: Grundriss der Limnologie, 3. Aufl. de Gruyter, Berlin 1962.
Schwerdtfeger F.: Ökologie der Tiere, 2 Bde. 2. Aufl. Parey, Berlin 1977.
Schwoerbel J.: Einführung in die Limnologie. Fischer, Stuttgart 1971.
Tischler W.: Grundriss der Humanparasitologie. Fischer, Jena 1969.
Tardent P.: Meeresbiologie. Thieme, Stuttgart 1978.
Wickler W.: Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur. Kindler, München 1968.
Wynne-Edwards V.C.: Animal Dispersion in Relation to Social Behavior. Oliver & Boyd, Edinburgh 1962.

Планы строения и сравнительная анатомия

Barnes R.D.: Invertebrate Zoology. Saunders, Philadelphia 1963.
Beklemischev W.N.: Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen Tiere, 2 Bde. Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin 1958. (Оригинал: Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных (2-ое изд.).– М.: Сов. наука, 1952).
Doflein F., E. Reichenov: Lehrbuch der Protozoenkunde, 6. Aufl. Fischer, Stuttgart 1953.
Eidmann H., F. Kühlhorn: Lehrbuch der Entomologie, 2. Aufl. Parey, Berlin 1970.
Feneis H.: Anatomische Bildnomenklatur. Thieme, Stuttgart 1967.
Giersberg H., P. Rietschel: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 3 Bde. Fischer, Jena 1967–1971.
Grell K.G.: Protozoology, 3. Aufl. Springer, Berlin 1973.
Kuhn-Schnyder E.: Geschichte der Wirbeltiere. Schwab, Basel 1953.
Meglitsch P.A.: Invertebrate Zoology, 2, Aufl. University Press, Oxford 1972.

Portmann A.: Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere, 4. Aufl. Schwabe, Basel 1969.
Romer A.S.: Vergieichende Anatomie der Wirbeltiere, 3. Aufl. Parey, Berlin 1971.
Seifert G.: Entomologisches Praktikum. Thieme, Stuttgart 1970.
Weber H.: Grundriss der Insektenkunde, 5. Aufl. Fischer, Stuttgart 1974.
Ziswiler V.: Spezielle Zoologie, Wirbeltiere. 2 Bde. Thieme, Stuttgart 1976.

Эволюция

Calvin M.: Chemical Evolution. Clarendon, Oxford 1969.
Darwin C.: The Origin of Species by Means of Natural Selection. Murray, London 1876.
De Lattin G.: Grundriss der Zoogeographie. Fischer, Stuttgart 1967.
Dawkins R.: The Selfish Gene. Oxford Univ. Press 1976.
Dobzhansky T., M.K. Hecht, W.C. Steere: Evolutionary Biology, 6 Bde. North-Holland Publ. Comp., Amsterdam 1967–1972.
Hamilton T.H.: Process and Pattern in Evolution. MacMillan, New York 1967.
Heberer G.: Die Evolution der Organismen. Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre, 3 Bde. Fischer, Stuttgart 1967–1974.
Illies J.: Einführung in die Tiergeographie. Fischer, Stuttgart 1971.
Kaplan R.W.: Der Ursprung des Lebens. Thieme, Stuttgart 1972.
Königswald G.H.R.: Die Geschichte des Menschen, 2. Aufl. Springer, Berlin 1968.
Mayr E.: Artbegriff und Evolution. Parey, Berlin 1967.
Mayr E.: Populations, Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge 1970. (Имеется перевод: Майр Э. Популяции, виды и эволюция.–М.: Мир, 1974).
Rensch B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre, 3. Aufl. Enke, Stuttgart 1972.
Simpson G.G.: The Meaning of Evolution. Yale University Press, New Haven 1968.
Thenius E.: Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Saugetiere. Fischer, Jena 1972.
White M.J.D.: Animal Cytology and Evolution, 3. Aufl. University Press, Cambridge 1973.
Wilson E.O.: Sociobiology. Harvard Univ. Press, Cambridge 1975.

Предметный указатель

Абдоминальный ганглий 405
Авитаминозы 100
Австралопитеки 432
Автогамия (самооплодотворение) 107, 339
Автозооид 373
Автолиз 19, 178
Авторепродукция 486
Автотрофные организмы 167, 329, 332
Агглютинация 188
Адаптация сенсорная 263, 266, 301
Адаптивная радиация 328, 332, 431
Аддитивный типогенез 485
Аденилатциклаза 89, 206
Аденин (А) 25, 27, 80, 81
Аденогипофиз 202
Аденозинтрифосфат (АТР) 17, 167–169, 208, 211, 215
Адреналин 204, 245
Адреналовая система 205
Адренокортикотропный гормон (АКТГ) 203, 320
Адренэргическая система 245
Азот 196, 315
Азотистая кислота (HNO_2) 26, 75
Акрихин 30
Акросома 41, 42
Акросомная реакция 42
Акроцентрические хромосомы 29
Аксиальные железы 412
Аксолемма 228–231
Аксолотль 56, 150, 158, 427
Аксон 209, 219, 225–231, 238
Аксонема 337
Аксонный холмик 225, 227
Аксоподии 207, 336–338
Аксостиль 335
Аксоцель 412
Активный транспорт 13, 164, 167, 168
Актин 211, 215, 216
Актинии 301, 328, 350
Актиновые филаменты 212–215
Актиномицин D 82
Актинотроха 372
Актинула 312, 354
Акулы 239, 241, 424, 425, 431, 437, 438, 444, 448
Аланин (Ala) 81
Алкаптон (гомогентизиновая кислота) 90, 91
Алкаптоназа 91
Алкаптонурия 90, 91
Алкилирующие агенты 75
Аллантоис 115, 134–135
Аллели, аллелизм 54–56, 85
–множественные 76–77
Аллигаторы 428
Аллометрия 441, 451
Аллопатрические виды и водообразование 322, 323, 483
Аллофены 94
Альбинизм 58, 67, 76, 90, 91, 98, 100
Альвеолы 193
Альдостерон 204–205
Амакриновые клетки 252, 256
Амбулакральная система 411–415
Амебная дизентерия 336, 403
Амебоидное движение 207–209
Амебоциты 174, 207, 347, 349
Амёбы 39, 103, 105, 208, 336
Аметаболия 155
Амилазы 178, 181
Аминокислотные последовательности 80–83, 471–473
Аминокислоты 13, 80–82, 89, 172, 315, 485
γ-Аминомасляная кислота 227
Аммиак 196, 315, 485
Аммониты 409, 475
Амнион 115, 133, 434
Амниотическая жидкость 30
–складка 133, 135
Амниоты 127, 423
Амплификация 86–87
Амфибии (земноводные) 19, 20, 66–68, 129, 423, 427, 445, 461, 462
–развитие 109–112, 116–117, 119–120, 125, 127, 139 141, 157–158, 203, 206

– регенерация конечностей 159–161
Аналогия 332
Анальные церки 273, 391
Анамерия 392
Анамнии 135, 423
Ангиокератома 67
Ангиотензин 205
Андрогенез 50
Андрогенная железа 206
Анизогамия 40, 106
Анизотропия 212, 214
Анимализация 154
Анимально-вегетативная полярность 109, 110
Аннелиды *см.* Кольчатые черви
Антекосты 395
Антеннальная железа 378, 386
Антенны 379, 380, 384, 391, 392
Антибиотики 13
Антигены 77, 136, 190
Антикодон 81–83
Антилопы 430
Антиметаболиты 100
Антитела 136, 190
Антифертилизин 42
Антропогенное воздействие 318–321
Анэнцефалия 100, 150
Анэуплоидия 72
Аорта 195
Апокринная секреция 176, 177
Апофермент 169
Аргентофильные линии 212
Аргинин 82
Аргининкиназа 211
Артемия 166, 199, 388
Артерии 184, 185, 455–456
Артериовенозные капиллярные сети *см.* «Чудесные сети»
Артериолы 185, 187
Артроподии 379
Архентерон *см.* Первичная кишка
Археоптерикс 428, 430
Архипаллиум 242, 243
Архистриатум 242
Аскалафы 399
Аскариды 324, 368, 369
Аспарагин (Asn) 82, 315
Аспарагиновая кислота (Asp) 82
Ассоциации 10
Асцидии 103, 137, 312, 417, 418
Атмосферные осадки 315–317
Аттрактанты 201
Аутосомы 64, 66, 87
Автотрофы *см.* Продуценты
Аутофен 94, 150
Ахроматиновый аппарат 37
Ацетилкофермент А 168
Ацетилхолин 218, 227, 245
Ацетилхолинэстераза 226

Бабочки (чешуекрылые) 239, 397, 399
Базальная мембрана (пластинка) 14, 21, 124, 210, 211, 217
Базальное тельце 18, 19, 210–212, 332, 335
Базальные ганглии 241–243
Базальный лабиринт 14
Бактерии 9, 17, 83, 89, 170, 315
– симбнотические 172, 173, 328
– трансформации 27
Бактериофаги 27
Барабанная перепонка 246, 248, 282, 447
Бег 238, 450
Бегемоты 430
Беззубка 165, 166, 187, 211, 404, 450
Беззубые (усатые) киты 430
Безногие амфибии 427
Безусловный раздражитель 301, 305
Белемниты 409
Бе́лки 430
Белки́ 89–90, 138, 166, 169, 171
– мембран 12, 13
– синтез 80–82
– хромосом негистоновые 20 (*см. также* Гистоны)
– хрусталика 161
Белки-переносчики 167
Бентос 310
Бескилевые (бегающие) птицы 428, 430
Бескрылые насекомые 394
Беспозвоночные 205–207, 238
– иммунные реакции 190
Бесхвостые амфибии 159, 427
Бесчелюстные 423–425, 449
Бесчерепные 203, 417, 419–423
Бильгарциоз 359
Биномиальная номенклатура 468
Биогенетический закон 345, 476
Биогеохимические циклы 313, 315
Биолюминесценция 167, 328
Биомасса 313–317
Биоморфы 312
Биотин 100, 172
Биотоп 307
Биоценоз 170, 308
Биполярные клетки 235, 252, 256, 264, 265
Бластема *см.* Регенерационная бластема
Бластодерма 120
Бластомеры 111–115
– проспективное значение 152–153

Бластопор (первичный рот) 116, 119, 121, 122, 127, 143–145, 345, 372
Бластоцель 113, 114, 120, 122, 344
Бластоциста 114–115, 122
Бластула 111–115, 124
Блефаропласт 334
Близнецы 51, 101, 141
Блохи 174, 397, 399, 402, 403
Блуждающий нерв 245
Блюдечко 404, 409
Бобр 430
Богомолы 399
Боковая линия 240, 279, 280
Боковые пластинки 126
Бокоплавы 165, 327, 381, 388
Болевые рецепторы 433
Большой мозг *см.* Конечный мозг
Бомбикол 271
Бонеллия 68
Бора эффект 189, 192
Бороздчатоброюхие моллюски 404
Боуменова капсула 198
Бражники 200
Брахидактилия 58
5-Бромдезоксиурацил (5-БДУ) 27, 75
Броненосцы 430
Брыжейка 126
Брызгальце 445
Брюхоногие моллюски 23, 155, 311, 404–407, 409
Бычий цепень 324

Вазопрессин 203
Вакуоли пищеварительные 175, 335, 337
– сократительные 166, 337, 342, 343
Валин (Val) 81, 82
Валиномицин 13
Вараны 428
Вебера–Фехнера закон 249
Веберов аппарат 281
Вегетативная (висцеральная) нервная система 244–245
Венулы 185, 187
Вены 184–186, 456–457
Верблюды 430, 451
Веслоногие 388, 392
Веснянки 195, 399, 400
Вибрация, восприятие 272
Вид 466, 467
Видообразование 323, 477–478, 483–485. *См. также* Аллопатрические *и* Симпатрические виды
Виноградная улитка 404
Вирусы 9, 27, 96, 136, 486
Висцеральный ганглий 405, 406, 409
– листок 126
– скелет 118, 240
– череп 444, 445, 447
Витамины 169, 171–172, 328
Вкусовые волоски 272
– почки 240
– рецепторы 433
Влагалище у амниот 464
– у червей 362, 365, 367
Власоглав 369
Внезародышевые оболочки 121
Внешняя среда 94, 101, 164, 318. *См. также* Окружающая среда
Внутренностный мешок 405–408
Внутренняя клеточная масса 114, 115
Внутриклеточная экскреция 196
Водоросли 328, 332
Водяной паук 388
Водные легкие 413
Возбужденне 228–230, 245
– передача 226–228
Воздушные мешки 429
Воздушный канал 426
Волнообразное движение 209
Волосяной покров (волосы) 200, 205, 434–435
Волчья пасть 101
Вольвента 353
Вольфов канал 205, 457–459, 461
Воробьиные птицы 428, 430
Воротничковые жгутиконосцы 336
Воротные вены 181, 184, 202, 456, 457
Воспитание 101
Вредители растений 368
Времязадатели 293
Врожденные реакции 295
Всасывание 14, 175, 177, 179, 181
Вторичноротые 116, 118
Вши 174, 325, 327, 397, 399, 402, 403
Вьюрки 332
Вьюрковые ткачики 296
Выделительная система 182, 195, 457–450
Вымирание и выживание 318
Высшие звери 430, 431

Гавиал 428
Гадюки 428
Газовая железа 192, 193, 357
Газовые камеры 408, 409, 410
Газообмен 191
Гаметическая редукция 107
Гаметогамия 333, 341
Гаметоциты (макро- и микро-) 341
Гаметы 39–43, 51, 209, 333. *См. также* Первичные половые клетки

Гамонтогамия 333
Гамонты 338
Ганглии 237, 238, 374, 409
Ганглиозные клетки 252, 256, 288
Гаплоидное поколение 44–45
Гаплоидный набор (хромосом) 28, 43
Гаплонты 68
Гастральная полость 344, 345, 355, 359
Гастральный листок 349
Гастреи теория 350, 355
Гастрин 179
Гастроваскулярная система 183, 360
Гаструляция 109, 112, 115–124, 141, 142
Гаттерия 428
Гаусса распределение 98
Гекконы 428
Геликотрема 282, 284
Гемагглютинация 190
Гемальные дуги 443
Гемизиготность 67
Гемиметаболия 155, 399
Геммула 349
Гемоглобин(ы) 83–84, 88–89, 158, 188–189, 413, 471–473
– аномальные 79, 84
– фетальный 135–136
Гемолимфа 165, 183, 186, 378
– роль в движении 221
– – в теплопродукции 200
Гемофилия 67, 68, 75
Гемоцель 183
Гемоцианин 187
Гемэритрин 188
Генетика поведения 398–399
– популяционная 77–79, 480
Генетические карты 61–65, 67
Генетический код 80, 82–83, 469
Генетическое окружение (генотипическая среда) 97–98, 101
Гензеновский узелок 121, 122
Генле петля 196–198
Генная активность 34, 136, 138, 143, 206
– – регуляция 88–89, 115
Генный баланс 66, 69, 72–74
– пул 480
Геном, эквивалентность и тотипотентность 138
Гены 26, 33, 50–65, 74–76, 83–86, 92–95. *См. также* Дрейф генов; Сцепление генов
– активация 206, 207
– доминантные 54
– и развитие 123–124
– пенетрантность 101
– рецессивные 54
– структурные 30, 85, 89, 93
– часто́ты 77–79, 480
– экспрессивность 101
Географическая изоляция 323, 482–484
Географические расы 466, 484, 485
Гермафродитное поколение 362
Геронтология 162
Гестагены 205
Гетерогаметия 65–67, 431
Гетерогония 362
Гетерозиготы 54, 56
Гетерокариоты 333, 343
Гетерономия 377
Гетеросинаптическое облегчение 304, 305
Гетеротермия 200
Гетеротрансплантация 130
Гетеротрофные организмы 167, 332, 335
Гетерохроматин 20, 30, 64, 86, 95
Гиалуронидаза 42
Гиббоны 430
Гибель клеток 104
– – запрограммированная 131–132
Гибриды 484
Гигантские нервные волокна (аксоны) 228–231, 238
– хромосомы *см.* Политенные хромосомы
Гидра 103, 159, 268, 350, 352
Гидрогеназы 171
Гидроидные полипы 124
Гидролазы 19, 178
Гидростатический скелет (гидроскелет) 221–222, 345
Гидроцель *см.* Амбулакральная система
Гиены 430
Гималайский кролик 99
Гимнотовидные (Gymnotidae) 286
Гинандроморфизм 73, 141
Гиперосмотическая регуляция 165
Гиперполяризация 227–231, 234
Гиперстриатум 242
Гиперфалангия 451
Гипобранхиальная борозда 418, 419, 421, 422
Гипоксантин 27
Гиполимнион 308
Гипоосмотическая регуляция 165, 166
Гипоталамо-гипофизарный тракт 202
Гипоталамус 200, 202, 243
Гипофиз 125, 126, 158, 201–203, 320
Гиппокамп 304
Гистамин 179
Гистидин (His) 82
Гистогенез 109, 344
Гистология 21
Гистоны 20

Глаза 95, 332, 485
– камерные 382
– мутантная пигментация 77, 85, 96
– развитие 149–150, 257
– регенерация 160–161
– фасеточные (сложные) 235, 239, 259–263, 308, 397, 485
Глазки 254
Глазной бокал 119, 149
Глазные пузыри 125
– ямки 254
Глиальные клетки 227
Гликоген 123, 167
Гликозаминогликаны 14
Гликолиз 167
Гликопротеины 12, 42
Глицерол 199
Глицин (Gly) 81, 82
Глоссы 397
Глотка 204
– жаберный отдел 374, 418, 420
– у червей 376
Глоточные карманы 417
Глутамат 218, 227
Глутамин (Gln) 82, 188
Глутаминовая кислота (Glu) 82, 188
Глутатион 268, 354
Глухонемота 57
Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа 67, 74
Глюкокортикоиды 204
Глюконеогенез 204
Годовые ритмы 294
Головастики 155, 157
Головной мозг 239–243, 452, 453, 485
– – развитие 119, 125, 149
Головогрудь 380, 384, 389
Головоногие моллюски 23, 167, 181, 214, 222, 229, 254, 266, 328, 404, 405, 408–410
Голожаберные моллюски 404, 409
Голокринная секреция 177
Голометаболия 155, 157, 399
Голонефрос 457
Голотурии 174, 411, 413, 416
Голуби 428
Гольджи аппарат 11, 14–16, 176, 235, 236, 332, 335
Гомеостаз 10
Гомогаметность 65–67
Гомогентизиновая кислота *см.* Алкаптон
Гомозиготы 54
Гомойосмотическая регуляция 165, 166
Гомойотермия 200, 314, 431, 432
Гомология, гомологичные органы 330–332, 443, 449, 452, 469–470
Гомономия 330, 374, 377, 384, 395, 443
Гонадотропные гормоны 156, 157, 203, 206
Гонады 205, 206, 460–463
– развитие 121, 122, 126, 129
Гоноподы 380
Гонофор 354
Горнлла 430
Гормон, стимулирующий интерстициальные клетки (ГСИК) 203
Гормоны 13, 89, 92, 132, 156–158, 201–207
Гортань 204, 447, 448
Градиенты цитоплазматические 151–154
Гребень (петуха) 433
Гребневики 139, 141, 212, 350, 355
Грегарины 209, 339
Грибовидные тела 300
Грибы 95, 170, 172
Группы кровн 67, 77, 78, 485
– сыворотки 67
Грызуны 200, 314, 431, 441
– зимняя спячка 200
Гуанин 19, 24, 25, 80, 81
Губки 124, 174, 328, 437, 347–349
Губоногие 392, 394
Гуморальная регуляция 201, 207
Гусеницы 171
Гуси 295

Давленне, восприятие 272, 273, 278
Дарвиновы вьюрки 483
Дауна синдром (монголоидность) 72–73
Дафнии 48–49
– в экосистемах 314–315
Двигательная единица 218
– концевая пластнпка 217–219
Движение 167, 173, 207–224, 233, 239. *См. также* Мерцательное движение; Мышечное сокращение; Плавательные двнжения
Двоякодышащие рыбы 425
Двукрылые 32, 66, 95, 220, 221, 399
Двупарноногие 398
Двустворчатые (пластнпчатожаберные) моллюски 211, 214, 404, 417
Двуустка печеночная 155, 174
Двуустки 324, 359, 362–363
Двуутробные животные 465
ДДТ 316, 317, 481
Дегидроретнналь 158
Дезоксирибоза 24, 25
Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) 10, 24–27, 30–31, 86–87
– – гибридизацня с РНК 87

– – денатурация–ренатурация 86
– – репликация 18, 26, 30, 37–38
Дейтеранопия 67
Дейтоцеребрум 380, 382
Декортицированные животные 239
Деление созревания 44–46
Дельфины 431, 436, 441
Денге лихорадка 403
Дендрит 225–227
Дентин 130, 438, 439
Деполяризация 227, 229–231, 249, 280
Дерма 126, 279, 437
Дерматомы 126
Десмосомы 11, 14, 259
Деструкторы 313, 317
Десятиногие раки 381, 388, 390, 392
Детекторы 289, 301
Детерминация 95, 136–143
Детрит 317
Децеребрационная ригидность 239
Децидуальная оболочка 114
Джонстонов орган 275
Диабет 101
Диапауза 170
Диастаз 181
Дивергенция 332
Дикобразы 430
Динамическое равновесие 162
Динеин, динеиновые мостики, ручки 17, 211
Динитрофенол (ДНФ) 167
Динозавры 428
Диоксифенилаланин (ДОФА) 90, 91
Диплеврула 374, 411, 417
Диплоидное поколение 45
Диплоидный набор (хромосом) 28, 29, 43
Диплонты 107
Диплотена 34
Дифференцировка 149, 354
Дождевой червь 214, 215, 238
Долло закон 479
Доминирование 54–56, 77
Доннана равновесие 166
Допплера эффект 285
ДОФА *см.* Диоксифенилаланин
ДОФА-декарбоксилаза 206
Дофамин 227
Дрейссена 404
Дрейф генов 484–485
Дробление 109, 111–115, 139
– спиральное 125, 359, 367, 372, 405
– у червей 366–367
– эквивалентность ядер 138
Дрожжи 172
Дрозофила 59, 60, 196, 239, 307
– генетика 84, 85
– паразитизм 325
– поведение 288, 297, 298
– развитие 294
– эволюция 33
Дрозофилиды 323
Дупликации 70
Дыхание 164, 167, 191–195, 201, 240, 314
Дыхательная цепь 168
Дыхательный коэффициент (ДК) 169
Дятлы 428

Евстахиева труба 204, 417, 448
Еж 430
Ежемухи (тахины) 324
Естественная система (классификации организмов) 10, 468–469
Естественный отбор 75, 162–163, 478, 480–482. *См. также* Отбор
Ехидны 430, 431

Жаберная кишка 374
– полость 405, 410
Жаберные карманы 127, 204, 470
– щели 119, 126, 417
Жабродышащие 381
Жаброногие ракообразные 388
Жабры 140, 166, 182, 192–193, 196, 448
– трахейные 195
Жабы 427
Жвачные 180
Жгутики 104, 209–211, 333
Жгутиковая камера 348
Жгутиковые (жгутиконосцы) 167, 172, 333–336
Железы внутренней секреции 201, 203, 204
Желтая лихорадка 403
Желтое тело 205
Желток 112–115, 133
Желточные (питающие) клетки у червей 362–365
Желточный мешок 115, 120, 132–134
Желудок 178–180
Желудочки мозга 242
Желудочно-кишечный тракт 126, 179
Желудочный сок 179
Желчные кислоты 181
Желчь 178
Жерлянка 148, 427
Жесткокрылые *см.* Жуки
Живорождение 205, 464
Животноводство 92, 482
Жизнеспособность 75, 79, 102
Жизнь латентная (скрытая) 170, 199
– продолжительность 161–163

– происхождение 485–486
– самозарождение 485
Жирафы 430
Жирные кислоты 12, 172
Жировая ткань 200
Жировое тело 196, 324, 378
Жиры 200
Жужжальца 402
Жуки (жесткокрылые) 66, 174, 180, 195, 221, 326–327, 399
– поведение 297
Жук-носорог 394

Забота о потомстве 155, 297, 400
Загрязнение окружающей среды 318, 320
Заднежаберные моллюски 404
Зайцеобразные 430
Запасные питательные вещества 109, 110, 115
Запястье 449
Зародышевые листки 116, 118–119, 125–127, 133–135, 344
Зародышевый диск 120, 121
– пузырек 20, 115
– путь 104, 121
Зарянка 287
Затылочный мыщелок 428
Зауропсиды 114, 120, 133, 134, 423, 448
Заячья губа 101
Зверообразные 474
Звуковая рецепция 247, 281–285
Звуковые сигналы животных 281, 285, 297, 299–300
Землеройки 430
Земноводные *см.* Амфибии
Зигота 28, 43, 51, 105, 107
Зиготическая редукция 107
Зимняя спячка 170, 200
Златоглазки 399
Змеи 174, 221, 428
– ямкоголовые 267
Зооиды 373
Зооксантеллы 310, 338
Зоохлореллы 344
Зрение, аккомодация 255–256
– сумеречное 247
– частота слияния мельканий 264
Зрительная кора 240
Зрительные рецептивные поля 235
Зубатые киты 430
– птицы 428
Зубная пластинка 438, 439
– формула 441
Зубы 425, 431, 432, 438–441, 475

Ибис 328
Иглокожие 40, 109, 125, 151, 155, 331, 411–417. *См. также* Морские ежи
– кровь 188
– нервная система 231
– целомические полости 183, 372, 412
Иглы (морскнх ежей) 416
Игуаны 428
Известковые губки 347
Изоагглютиногены 77
Изогамия 40, 106
Изолейцин (Ile) 82
Изотропия 212
Ильная рыба 425
Имагинальные диски 95, 143, 156, 157, 163
Имаго 143, 155
Иммиграция клеток 121
– организмов 319
Иммунологическая защита 205
Иммунологические реакции 14, 190
Инверсии 32, 33, 69, 79, 91, 480
Индейки 48
Индукторы 143–151, 154
Индукция 13, 136, 143–154
Индуцирующие вещества 151, 201
Инозин (I) 81
Инсектициды (ДДТ и др.) 316, 317, 481
Инсулин 204, 206
Интегумент 382
Интермедин 203
Интернейрон (вставочный нейрон) 225
Интерренальная система 204, 205
Интерсексы 66, 74
Интерстициальная жидкость 183, 187
Интерстициальные клетки (I-клетки) 159, 161, 352, 354
Интерфаза 20, 30, 35, 37
Информационная (матричная) РНК (мРНК) 35, 43, 80–82, 111, 151
Инфузории 105–107, 172, 333, 341–344
– движение 208–211
– симбиоз 172
Ионизирующие излучения 75
Ионная регуляция 164, 166
Ионы гидроксония 178, 179
– металлов 171
– неорганические 187
Иприт 75
Ископаемые остатки 473–477
Ихтиоз 67
Ихтиозавры 428, 451

Кайманы 428
Калиево-натриевый насос 228
Каликс 411

Калориметрия 169
Кальмар 228–231, 404
Кальций 203, 204
Кальцитонин 204
Каменистый канал 412
Камчатский краб 28–29, 310
Капилляры 184, 185, 192–193
Каракатица 154, 404, 410
Карапакс 384, 389, 392
Карбогидразы 187
Кардиальные тела (corpora cardiaca) 156, 157
Кариолимфа (ядерный сок) 20
Карликовость 92, 203, 206
Каротиноиды 310, 334
Карпоеды 388
Карпозубые рыбы 298, 425
Катепсины 178, 181
Квакша 427, 437
Кенгуровые крысы 321–322
Кенгуру 205, 431
Кенозооид 373
Кератин 171
Киви 428, 471
Кивсяк 394
Килегрудые (летающие) птицы 428–430
Киль 430
Кинетодесмальные фибриллы 212
Кинетохоры 30
Киноцилии 272, 279, 281
Кислород 123, 167, 170, 191–195
Кистеперые рыбы 425–427, 450
Кистозный фиброз 78, 92
Китовый ус 438
Китообразные 430, 471
Киты 327, 430, 451
Кишечник 179–181, 222
– развитие 119, 133, 143, 179
Кишечнодышащие 371, 373, 417
Кишечнополостные 103, 167, 178, 312, 331, 350–359
– нервная система 231
– питание 171, 328
Клайнфелтера синдром 73
Классы 468
Клетка 11, 21–23, 122–123
Клетки, гибель *см.* Гибель клеток
– контактные свойства 14
– поверхностное натяжение 207–208
– слияние 59
– соматические 104
Клетки-зерна 235, 236
Клеточная мембрана 12–15, 77, 127, 129
– – движение 209
– – поток 14
– – проницаемость 164, 166–167, 206, 228, 229
Клеточное веретено 17, 18, 29, 30, 36, 37
– деление 163
Клеточные агрегаты 207
– клоны 125, 141
– контакты *см.* Межклеточные контакты
– линии 125
– органеллы 11, 15–20, 40, 115
– – и движение 207
– популяции 125
– ядра 19–20, 176, 177, 211, 332
– – инфузорий 341–343
– – пересадка 138
Клеточный аффинитет 127, 128, 461
Клещи 317, 384, 386, 388
Клитор 465
Клоака 127, 464, 465
Клоачные *см.* Однопроходные
Клопы 66, 155, 174, 397, 402, 413
– летательные мышцы 221
Клювоголовые 428
Ключевой стимул 300
Книдоциль 353
Книды 353
Коадаптация 485
Коала 431
Когти 433
Кодоминантность 77, 78
Кодон 80
– стартовый 82
Кожа 126, 433–438
Кожно-мускульный мешок 215, 222, 360, 375, 382, 395
Кожные железы 435–436
– зубы 425
– кости 437, 442
– пластинки 437–438
Козы 28
Коксальные железы 378, 383, 388
Кокцидиоз 339
Колбочки 256, 264–266
Колибри 170, 322
Коллаген 22
Коллоидно-осмотическое давление 187, 199
Коловратки 366, 370
Колонии 333, 347, 357, 372
– асцидий 103
– мшанок 103
Колхицин 18, 39, 122
Кольцевая железа 157
Кольчатые черви (кольчецы, аннелиды) 182, 196–197, 331, 348, 374–377, 391
Комары 34, 166, 174, 324, 397, 399, 403
Комменсализм 328
Коммуникация (между особями) 290–291, 396–300, 327

Компетенция 151
Конвергенция 332, 383, 427, 450
Конечности 221, 332, 382, 384–387, 389–391
– двуветвистые 384, 387, 389
– развитие 126, 131–132, 151, 449–452
– регенерация 159
– членистые 378–379
Конкурентное исключение 322
Конкуренция (внутри- и межвидовая) 307, 321, 480
Консументы 313–317
Контактное торможение 129
Конъюгация у простейших 107, 333, 343
– хромосом 46–47
Копия эфферентации 289
Копулятивные (совокупительные) органы 155, 460, 465
Копуляция 106
Копчиковая железа 429, 435
Копыта 433
Копытные (в экосистемах) 314
Кора мозга 224, 227, 241
Коракоид 431
Коралловые полипы (кораллы) 124, 155, 172, 310, 345, 350–352, 357, 372
– рыбы 311
Корацидий 365
Корзинчатые клетки 235, 236
Кормидии 357
Корнеголовые раки (саккулина) 324, 325, 392, 471
Корненожки 207, 209, 336–339
Коровы 162, 436
Корольки 322
Кортекс *см.* Цитоплазма, кортикальный слой
Кортиев орган 246, 284
Кортизон 204
Кортикальная реакция 42–43
Кортикостероиды 203, 204
Космические лучи 76
Костистые рыбы 425, 426, 445
– – мозг 241, 242
Костная ткань 22, 23
Костные ганоиды 425
– рыбы 423, 425–427
– чешуи 426
Костный цемент 438, 439
Костянка 392
Коферменты 169, 171–172
Кошки 430
Краб манящий 296, 297
Крабы 296, 297, 324, 325, 388, 451
Краснуха 136
Креветки 388
Кремнероговые губки 437
Кривоголовка двенадцатиперстная 369
Криобиология 199
Кристаллический конус 258–261, 263
Кровеносная система 181–186, 455–457
Кровеносные сосуды 222, 240, 413
Кровь 187
– менструальная 172
Крокодилы 428
Кролики 99, 162, 436
Кроссинговер 44, 47, 60–64
– внутригенный 84, 85
– соматический 95
Кроты 430
Круглоротые 203, 310, 421, 423–425
Круглые черви 168, 174, 221, 331, 345, 366–370
Крупный рогатый скот 55, 180
Крыланы 430
Крылатые насекомые 391, 393, 394
Крыложаберные 371, 373
Крылья 155, 200–201, 220–221, 332
Крысы 178, 187, 430
Ксантиндегидрогеназа 92
Кузнечики 220, 275
Куколка 156, 157, 206
Культура тканей 163, 170
– – эмбриональных 142–143, 226
Куницы 430
Куриный эмбрион 118, 131
Куры 48, 54, 56, 295, 299
Кутикула 206, 367, 368, 379, 382, 435
Кутикулярные сенсиллы 273–274

Лабиальные железы 378
Лабиринт 149, 281, 282
Лабиринтодонты 427
Лабиум 395
Лабрум 394, 395, 397
Лазящие волокна 235, 236
Ламантины 430
Лангусты 388, 389
Ланцетник 419–422
– движение 221, 239
– зрительные клетки 255, 256
Ластоногие 327, 430, 431
Латеральное коленчатое тело 241
– торможение 234, 235
Легкие 118, 192–195, 329
Легочные моллюски 404, 406
Лейкоциты 188, 207, 268
Лейцин (Leu) 81, 82
Лейшманиоз 336, 403
Лемнобласты 227
Ленивцы 430
Лентец широкий 360

Ленточные черви 155, 174, 324, 325, 360, 364, 403
Летальные факторы 75, 91–92, 123, 150
Летательные мышцы 220
Летучие мыши 200, 285, 430
Летяга 293
Либерины *см.* Рилизинг-факторы; Тиреолиберин
Лигазы 31
Лизосомы 11, 19, 178
Лимбическая система 243
Лимфа 187
Лимфатические сосуды 183, 184
– узлы 184
Лимфоциты 188
Линза (глаза) 485
Линька 156, 157, 206, 382, 433
Липазы 19, 178, 181
Липиды 12
Литий 154
Литораль 308, 309, 311, 322
Личинки 31, 48, 150, 155–157
– водные 195
– – пелагические 312
Личиночные органы 155, 158
Лобоподии 207, 336
Ложноногие рептилии 428
Ложноскорпионы 384
Лопатоногие моллюски 404, 405, 409
Лоренцини ампулы 287
Лососеобразные 425
Лосось 425
Лофофор 371, 373
Лошади 162, 430, 436, 440, 441, 450, 475, 479
Лунные ритмы 294
Лютеинизирующий гормон (ЛГ) 203, 206
Лютеотропный гормон (ЛТГ) 203, 206
Лягушки 219, 239, 287, 288, 301, 484

Магниторецепция 286–287
Мадрепоровая пластинка 412, 415
Мадрепоровые кораллы 357
Макрогаметы 107, 108
Макрозооиды 333
Макроконсументы 315, 317
Макронуклеус 20, 105–108, 333
Макросматики 269, 425
Макрофаги 188, 207
Макроэволюция 485
Макроэргические связи 167
Максиллипеды *см.* Ногочелюсти
Максиллы 380, 388, 394, 395, 397
Максиллярная железа 378
Малощетинковые черви (олигохеты) 174, 196, 374–377
Мальпигиевы клубочки 196–198, 458
– сосуды 14, 173, 196, 198, 332, 378, 388
Мальтаза 181
Малярийный комар 402
– плазмодий 79, 324, 326, 340–341
Малярия 108, 339, 340, 403
Мандибулы 380, 384, 388, 389, 394, 397
Мантийная полость 405–409
Манубрий 353
Материнский эффект 102
Матка 203, 463–465
– закладка 112, 114, 115
– у червей 362, 364, 367
– у членистоногих 383
Маутнеровские клетки 240
Медведи 430, 450
Медведицы (бабочки) 286
Медузоиды 355–357
Медузы 124, 214, 222, 231, 232, 350–352, 356, 411
Межклеточные контакты 11, 14–15, 127–129
– – плотные 179, 214
– пространства 182–183
Межчелюстная кость 445–447
Мезаксоны 227
Мезентерий 126, 351, 352, 375
Мезенхима 113, 123, 124, 128–129, 149, 347, 360
Мезоглея 124, 345, 351
Мезодерма 115–119, 121, 122, 124–127, 149, 179, 345, 372
Мезонефрос 457, 459, 462
Мезосома 371, 373
Мезотелий 23
Мезоторакс 391
Мезоцель 371, 411, 412, 417
Мезэнцефалон (средний мозг) 239–242
Мейоз 34, 43–50, 71
– у парамеций 106, 107
Меланины 91, 196
Меланобласты 99, 129
Меланосомы 19
Меланофоры 129
Меланоцитостимулирующий гормон (МСГ) 203
Меланоциты 203
Мелатонин 203
Мельничные огневки 102
Мембранеллы 342, 343, 355
Мембранные потенциалы 166, 167, 223, 228
Менделя законы 53–57
Мерогония, мерогоны 49, 50, 101, 123–124
Мерокринная секреция 176, 177

Меромиозин 216
Меростомовые 384
Мерцательное движение 179, 209–212
Местообитание 307, 321
Метаболиты 168, 171. *См. также* Обмен веществ
Метаболический пул 168. *См. также* Обмен веществ
Метагенез 362, 366
Металимнион 308, 309
Метамерия 474
Метаморфоз 19, 155–158, 203, 206, 399
Метан 485
Метанауплиус 390
Метанефридии 196–198, 371, 374, 375
Метанефрос 126, 205, 457, 459
Метаплазия 160
Метасома 371, 373, 374, 387
Метаторакс 391
Метатрох 124
Метацель (соматоцель) 371, 411–413
Метацентрические хромосомы 29
Метацеркария 362
Метионин (Met) 82
«Механика развития» 108
Механорецепторы 195
Механорецепция 272–273
Мечехвосты 235, 239, 380, 384, 385, 388
Мидия 187, 210, 404
Миелиновая оболочка 227
Миелобласты 126
Микроворсинки 11, 14, 177–178
Микромеры 113
Микронуклеус 105–107, 333
Микросматики 296
Микротрубочки 17–19, 39, 42, 122, 207, 210, 211, 251, 271, 335, 338, 347
Микрофаги 416
Микрофиламенты 18, 122, 123, 207–209, 212
Микрофтальмия 150
Микроцефалия 100, 150
Миксамёбы 333
Миксины 424, 457
Миксомицеты 207, 208
Миксоцель 183, 378, 382, 383
Мимикрия 297, 311
Минералокортикоиды 204
Миноги 203, 424
Миогенный ритм 221
Миоглобин 188
Миозин 208, 215, 216
Миозиновый филамент 212, 214–215
Мионема 212
Миотомы 126, 154
Миофибриллы 210, 212–215
Миофиламенты 212–215
Мирацидий 324, 366
Митоз 35–39
Митомицин 82
Митотический аппарат 18, 36
Митохондрии 11, 16–17, 42, 102, 168, 212, 214, 217, 332
Мицетомы 172, 328
Млекопитающие 430–432
Млечные валики 436
Многоклеточные животные 212, 331
Многоножки 194, 221, 391, 392, 395
Многощетинковые черви (полихеты) 23, 115, 164, 174, 175, 182, 312, 374–377
Многоядерность 333
Модификации, модификационная изменчивость 98, 99, 101, 477–478, 482
Мозаики генетические 298
Мозаицизм 73–74, 76
Мозаичное развитие 138–139
Мозаичный тип 383, 428, 474
Мозговые пузыри 125
Мозжечок 235, 236, 240, 241, 277
Мокрицы 221, 392
Молекулярная эволюция 471–473
Моли 171
Моллюски 331, 404–410
– в экосистемах 314
Молоко 436
Молочная кислота 201
Молочные (млечные) железы 205, 431, 435, 436
– зубы 439, 441
Моносомия 70, 72
Моноспермия 43
Морганида 62
Морская вода 171, 187
Морские ежи 411, 415, 416
– – развитие, 111, 113, 123, 141, 151–155
– желуди 388, 392
– животные 165, 166, 187
– звезды 159, 411, 414
– лилии 174, 312, 411, 413, 415, 416
– уточки 388
Морское ушко 404, 409
Морула 111
Морфаллаксис 159
Морфология 444–445
Москиты 336, 403
Мотивация 292, 298, 299
Мотонейроны 217–219, 225
Моча 198–199
– рыб 166
Мочевая кислота 196, 315
Мочевина 158, 315
Мочевой пузырь 465
Мочеполовая система 375, 457–465

Мочеполовой синус 459, 463, 464, 465
Мочеточник 150, 457, 459, 461
Мошонка 463
мРНК *см.* Информационная РНК
Мукоза 179
Мукополисахариды (гликозаминогликаны) 14, 23, 77
Мунтжак 28
Муравьеды 430, 438
Муравьи 48, 68, 99, 162, 172, 297, 326–327, 399, 400
– терморегуляция 200
Муравьиные львы 399
Мускулатура гладкая 214, 220
– косоисчерченная 214, 215
– поперечнополосатая 212–214
Мутагены 26, 27, 75, 76
Мутации 26, 69–72, 74–76, 79, 83–86, 100, 149–150, 478–480, 486
– летальные 150
– обратные 76, 79
– соматические 76, 95, 171
Мутон 85
Муха цеце 336, 402
Мухи 397, 399, 403. *См. также* Дрозофила
– летательные мышцы 220, 221
Мшанки 103, 312, 371–373
Мшистые волокна 235, 236
Мыслительные процессы 10
Мышечная дрожь 201
– иннервация 218
Мышечные веретёна 219, 233, 278
– волокна 207, 211, 215, 233
– клетки 214
– сокращения 207, 208, 212–224
Мыши 28, 56, 59–60, 297, 430
– карликовость 92
– развитие 114, 141
Мюллеровы каналы 132, 205, 458, 461–464

Навигация 290, 293
Надглоточный ганглий («мозг») 156
Надпочечники 130, 204
Наездники 99, 199, 399
Направительные тельца 114
Насекомоядные 200, 430, 431, 450
Насекомые 194, 378–379, 381, 393–399
– общественные 400–403
– перезимовка 199
– питающиеся древесиной 328
– развитие 113–115, 155–157
– эволюция 473
– эндосимбиоз 172–173
Наследование приобретенных признаков 477
– сцепленное с полом и ограниченное полом 67, 98–100
Наследственная программа 24
Наследственность плазматическая 102
Наследственные болезни 57–58, 94
Натриево-калиевый насос 13, 228–231
Натрий 204
Науплиус 199, 312, 324, 325, 390, 392
Наутилус 404, 408, 409
Научение 10, 301–304
Нёбноквадратный хрящ 445
Негистоновые белки 31, 89
Нейральная эктодерма 154
Нейральные дуги 443
Нейробиология 305
Нейрогемальные органы 201
Нейрогенный ритм 221
Нейрогипофиз 202, 203
Нейрокраниум 444–447
Нейромедиаторы 201, 218, 227
Нейроны 224–228, 234
– биполярные 226, 231, 234
– мультиполярные 231, 232
Нейроомматидий 260, 261
Нейропиль 237
Нейросекреторные клетки 156
Нейросекреция 157, 201, 202, 292
Нейросуперпозиционный глаз 261, 262
Нейротрубочки 226
Нейрофизиология 238
Нейрофиламенты 226
Нейрула, нейруляция 102, 122, 125, 127, 130, 142
Некроз 131
Нектарницы 322
Нектон 310
Нематоды 168, 214, 325, 328, 366–370
Нематоцисты 353
Немертины 198, 331
Неодарвинизм 485
Неокортекс 243
Неопаллиум 242, 243
Неостриатум 242
Неотения 158
Непарнокопытные 430, 432, 475
Неполнозубые 430, 438
Нерасхождение хромосом 71, 73
Нервная координация (регуляция) 201, 224–245
– пластинка 116, 125, 142, 149
– система 231–245, 374–375, 452–454, 485
– – диффузная 231–232, 353
– трубка 119, 120, 122, 125, 128, 145, 149, 239, 417
Нервные волокна 160. *См. также* Гигантские нервные волокна
– клетки *см.* Нейроны
– сети 231, 232
Нервный валик 128
– гребень 125, 127, 129, 130
– импульс 229, 231, 247. *См. также* Потенциал действия
Нернста уравнение 166
Нефрон 126, 196–198, 457, 459
Нефростом 196–198, 375
Нехватки (делеции) 32, 33, 69–70
Никотинамид 171
Никотинамидадениндинуклеотид (NAD) 169
Никотиновая кислота 328
Нимфа 401
Ниссля субстанция 226
Ногохвостки 394
Ногочелюсти (максиллипеды) 384, 389
Норадреналин 204, 207, 227
Норма реакции 97, 148
Носороги 430
Нуклеиновые кислоты 24, 486
– – гибридизация 87, 123, 138
Нуклеопротеины цитоплазмы 138
Нуклеосомы 31
Нуклеотиды 24–26, 81–83

Обезьяны 430
Обмен веществ 9–10, 123, 162, 164–171, 240. *См. также* Энергетический обмен
– – катаболический 199
– – между капиллярами и тканями 187
– основной 170, 203
Оболочники 167, 174, 186, 417–419
Обоняние 268–271
Обонятельная доля 241, 243
– кора 242
– луковица 241, 243
– ямка 149
Обонятельные рецепторы 248, 249
Обратная связь 206, 229, 321
Овечий рунец 173
Оводы 174
Овуляция 206
Овцы 436
Огнетелки 417
Однопроходные 112, 430, 431, 438, 452, 464, 465
Одноутробные 465
Одонтобласты 438
Озера пресноводные 308, 309
Окислительное фосфорилирование 167–169
Окислительный обмен 168–169

Околожаберная (атриальная) полость 419, 421
Окраска (кожи) 203, 206, 436–437
Окружающая среда, влияние на действие генов 94, 97–101. *См. также* Генетическое окружение
Окситоцин 203
Окуневые 192
Окунеобразные, окунь 425
Олени 319, 430
Олигохеты *см.* Малощетинковые черви
Омар 162, 388, 389
Омматидий 258–261
Оммохромы 261
Онихофоры 331, 382, 383, 391, 394
Онковирусы 80
Онкосфера 364
Онтогенез (индивидуальное развитие) 10, 89, 100, 103–104, 330, 470–471
Оогенез 44–46, 206
Оогонии 46
Ооциты 20, 34, 46, 47, 123
Оперение 205
Оперон 88
Опистонефрос 457
Опистосома 387, 388
Оплодотворение 39–43, 388, 465
Опоссум 431
Опсин 253
Оптикосуперпозиционный глаз 262
Оптический ганглий 260
Органеллы 15, 332
Организаторы 145, 148
Органогенез 109, 125–136
Органы выделения 196–198
– чувств *см.* Сенсорные органы
Ориентация 289–293
– компасная 290
– по солнцу 267, 290–291
Ортогенез 479
Осмолярность 164, 165
Осморегуляция 14, 164–167, 414, 433
Осмохеморецепция 268
Остеобласты 23
Остии 378
Острицы 369
Осцилляторы 294–295
Осьминог 404
Осы 48, 68, 399, 400
Осязательные рецепторы 433
Отбор 79, 332
– на молекулярном уровне 486
Отпугивающие вещества 269
Отряды 468
Офиуры 411
Охрана природы 318

Палеопаллиум 242, 243
Палеостриатум 242
Паллиум 242, 243
Палоло 294, 374
Палочки (в сетчатке) 251, 266, 267
Пальмовый вор 392
Пальцехождение 450
Память 10
Панмиксия 79
Пантотеновая кислота 328
Панцирная щука 425
Панцирные рыбы 449
– моллюски 404
Парабазальное тельце 335
Паразитоиды 324
Паразиты 107, 167–168, 174, 324–328, 331, 336, 362–366, 402, 403, 485
– рыб 392
– смена хозяев 107, 326, 339, 362
– человека 366, 369–370
Парамеция (туфелька) 98, 99, 106–107, 175, 212, 341, 342
Паранотум 397
Параподии 182, 376, 377, 384
Парасимпатические волокна и ганглии 245
Паратгормон 203, 204
Паращитовидные железы 203
Парнокопытные 430, 432, 450, 451
Партеногенез 48–50
– у червей 362, 363
Пастбища 312, 317, 318
Пауки 174, 181, 221, 295, 380, 384–388
Паукообразные 380, 384–388, 394
Пауроподы 394
Паутинные бородавки 385
– железы 20
Пахучие железы 177
Пачини тельца 273, 278, 279
Педальный ганглий 405, 406, 409
Педипальпы 380, 385, 387, 388
Педицеллярии 417
Пелагические личинки 312
Пелликула 174, 334, 343
Пенетрантность 101
Пенис у позвоночных 463, 465
– у сенокосцев 388
– у червей 361, 362, 365
Пентамерия 411, 416
Пепсиноген 179
Пепсины 178–181
Пептидазы 178
Пептидная цепь 81
Пептиды 486
Первичная кишка (архентерон) 113, 116, 125, 143, 145, 149, 150, 154, 344, 378
– мезенхима 124
– полоска 121
– продукция 314, 317
Первичноротые 116, 118, 345
Первичные половые клетки 113, 115, 121, 129, 207, 460
Первичный рот *см.* Бластопор
Первоптицы 428
Переднежаберные моллюски 404, 409–410
Передний мозг (конечный мозг, телэнцефалон) 241–243
Передняя кишка 417
Переносчики 402, 403
Переон 389
Переоподы 389
Перепончатокрылые 48, 49, 199, 399
– летательные мышцы 220, 221
Перепончатый лабиринт 149
Перибласт 120
Перикард 404–406
Перикарион 224–227, 232, 238, 239
Периостракум 408
Перипата теория 383
Перистальтика 179
Перитрофическая мембрана 179–180
Пероксисомы 19
Перья 200, 433, 434
Пескожил (*Arenicola*) 374, 376
Пескоройка 425
Печень 118, 126, 129, 168
– кровоснабжение 184
Пигидий 374
Пигментация 99
Пилильщики 399
Пинакоциты 347, 349
Пиноцитоз 13, 175, 178, 335
Пирамидные клетки 224
– пути 243
Пиридоксин (витамин B_6) 172
Питание, питательные вещества, пища 164, 170–181, 231, 307, 328, 332
Питоны 428
Пищеварение 174–181
– внекишечное 174, 181, 183, 388, 416
– внеклеточное и внутриклеточное 174, 175, 179
Пищеварительные железы 179, 181
– ферменты 178, 180, 181
Пищевая специализация 171
Пищевые цепи 317
Пиявки 172, 174, 374
Плавание 295
Плавательная мускулатура 238
Плавательные движения 232
– придатки 392
Плавательный пузырь 191–193, 281

Плазма крови 165, 187
Плазмалемма 12, 166, 211. *См. также* Клеточная мембрана
Плазматические клетки 188
Плазмодии 207
Плазменная клетка 196
Планарии, регенерация 159
Планктон 155, 173, 310, 312, 322, 336
Планула 312, 346, 354
Планы строения 136, 330, 469, 474, 485
– у паразитов 324
Пластинчатые тельца (*Пачини* и др.) 278–279
Плацента 134–136, 185, 205
Плацентарные млекопитающие 135, 430, 431
Плевральный ганглий 405, 406, 409
Плейотропия 92–94
Плеон 389
Плечевой пояс 451, 452
Плеченогие 23, 371, 373
Плоские черви 124, 222, 232, 331, 344, 346, 359–366
– гастроваскулярная система 183, 196, 197
Плотоядные организмы (хищники) 171, 180, 313, 314
Плутеус 152, 155, 470
Плюсна 450
Поведение 287–328, 332
– генетика 298
– половое 205
– социальное 297
Повторяющиеся последовательности 20, 30, 86–87
Погонофоры 172
Подвиды 323, 466, 467, 483
Подглоточный ганглий 380, 393, 394
«Подгонятели» (фильтраторы) 173, 312
Поденки 399
Поджелудочная железа 118, 126, 176, 178, 181, 204
Подковоносы 285
Подражание 297
Подъязычный аппарат 448
Позвонки 442, 443
Позвоночник 126, 221, 423, 442–444
Позвоночные 423–465
Позиционная информация 154
Пойкилосмотическая регуляция 165
Пойкилотермия 199, 314, 427
Покровные кости 437, 442
Покровы 433–438
Пол, вторичные признаки 205, 206
– определение 64–69
Полевки 319–320
Полет 450
Полиазы 178
Полигения 92–94
Полигенные признаки 481
Полидактилия 451
Полимеразы 31
Полиморфизм 29, 78, 103, 357, 467, 479
– особей в колониях 356, 357, 372
– сбалансированный 79, 480
Полипид 371, 372
Полиплоидия 29, 72
Полипы 174, 350, 358, 372
– пресноводные (гидра) 268, 350, 352
Политенные хромосомы 31–34, 87
Политипический вид 466
Полифения 92
Полихеты *см.* Многощетинковые черви
Полиэнергиды 333
Полиэтиленгликоль 96
Половой аппарат 460–465
– диморфизм 390
– хроматин 71, 74
Половые аттрактанты 248, 271, 297
– гормоны 110, 205, 206. *См. также* Андрогены, Эстрогены
– клетки *см.* Гаметы; Первичные половые клетки
– органы, эволюция 480
– складки 126
Полость тела вторичная *см.* Целом
– – первичная 344, 366, 368, 405
Полужесткокрылые 399
Полукружные каналы 281–282
Полулунные ритмы 294
Полуобезьяны 430, 432
Полухордовые 371
Полярные (направительные) тельца 44, 47
Попугаи 428
Популяции 75, 314, 319–329
– скорость роста 319–321
Популяционная генетика 69, 77–79, 480, 481
Портняжная мышца лягушки 219
Постбранхиальные тельца 204
Постсинаптическая мембрана 217, 227
Потенциал(ы) градуальные 219, 229
– действия 218, 227, 229, 231, 247, 278, 305
– локальный 228, 231
– покоя 228, 229, 248, 264
– постсинаптические 218, 225, 227, 234, 305
– рецепторный (генераторный) 227, 246–248, 278
– электрические 13
Потовые железы 434, 435

Почвы, их обитатели 398
Почечные канальцы 14, 196, 204
– клубочки 196, 198
Почки 184, 332, 457
Поясковые черви 374
Преадаптация 168, 328, 480
Предетерминация 102, 188
Предстательная железа *см.* Простата
Презумптивные области 120
Преэпиподиты 384
Пресинаптическая мембрана 217, 218, 225
Пресмыкающиеся (рептилии) 427–428
– мозг 241, 242
– морские 166
– холодовое оцепенение 170
Пресноводные животные 187
Преципитация 188
Привыкание 301
Прилежащие тела (corpora allata) 156, 157
Приливные ритмы 294
Приматы 430, 450
Приоритета правило 468
Провизорные эмбриональные органы 132–136
Прогестерон 205, 206
Проглоттиды 364, 366
Продолговатый мозг 125, 240, 241
Продуценты (автотрофы) 313, 315
Проехидна 430
Прокариоты 9, 86, 332
Проктодеум 179, 362
Пролин (Pro) 82
Промежуточный мозг 241, 242
Пронефрос 119, 126, 457, 459
Проприорецепторы 273
Просома 380, 383, 387
Проспективные потенции 139, 152
Простагландины 172, 207
Простата (предстательная железа) 205, 463, 465
Простейшие 105–108, 209–212, 328, 331–344
– «бессмертие» 107, 333
– симбиоз 172
Простомий (акрон) 374, 376, 377
Протанопия 67
Протеазы 19, 43, 178, 181
Протеиназы 178, 181
Протоартроподы 384
Протонефридии 183, 196–198, 361, 363, 370, 372
Протоплазма 11
Проторакальная железа 156, 157
Проторакотропный гормон 156
Проторакс 391
Протосома 373
Прототрох 124
Протоцель (аксоцель) 371, 411, 412
Протоцеребрум 276, 295, 383
Прудовая лягушка 427
Прямокрылые 66, 397, 399
Псевдоаллели 85
Псевдоплазмодий 333
Псевдоподии 123, 207, 208, 336
Псевдоцель 366
Психические функции 10, 162
Птеридины 261
Птерозавры 428
Птицы 428–430
– в экосистемах 314, 316
– водоплавающие 239
– поведение 203, 290–293, 295, 297
– терморегуляция 200
Пуриновый обмен 172
Пурины 196
Пуркинье клетки 224, 235–237
Пуромицин 82
Пуффы 206
Пухоеды 325, 326, 328, 399
Пчелы (*Apis*) 68, 99, 155, 200–201, 259, 260, 266, 268, 271, 287, 399, 400
– ориентация 290–291
– поведение 290–293, 297
Пяденица березовая 481

Рабдом 258–259
Рабдомер 253, 259–263
Равноногие ракообразные 388, 392
Радиоактивные осадки 316, 317
– элементы 76
Радиолярии 317, 336–338
Радужная оболочка (радужка) 161, 256, 258
Радула (тёрка) 405–407
Раздражение 219, 245–249, 273
Раздражимость 10, 245–246
Раздражители 245–247, 253
Размеры тела 94
Размножение 79, 103–105
– и старение 162
– паразитов 324–325
Рак (заболевание) 76, 129, 143
Раки 155, 174, 247, 324–325, 328
Раки-отшельники 328, 388
Раковина 102, 337, 371, 373, 405–409
Раковые клетки 129, 143
Ракообразные 162, 164, 167, 238, 322, 386, 388–392, 310, 327
Ракоскорпионы 382, 384
Ракушковые рачки 388, 392
Ранвье перехваты 227, 229–231, 297

Растительноядные организмы 314
Расы 323. *См. также* Географические расы; Подвиды
Ратке карман 126
Реактивное движение 222
Реафферентация 289
Ребра 423, 443
Регенерационная бластема 21, 159–160
Регенерация 105–106, 158–161, 354
Регуляторные циклы 206
Редифференцировка 160
Редия 324, 362, 366
Редукционное деление 43, 49
– – зиготическое 107
Редуценты 313
Резус-фактор 77
Рекомбинация 59–64, 480
Рекон 85
Ренин 205
Реоплазма 207
Реполяризация 229
Репродуктивная изоляция 483
Рептилии *см.* Пресмыкающиеся
Реснички 211
– биение 18, 19, 209–212, 332
– у червей 366
Ресничная мышца 256, 257
Ресничные органы 155
– руки 373
– черви 174, 209
Ретикулоподии 338
Ретикулоциты 89
Ретиналь 158, 253
Ретроградная амнезия 304
Рефлексы 233, 238, 239
Рефлекторная дуга 232, 233
– цепь 212
Рефрактерность 229
Рецептивные поля 251, 252, 263
Рецепторы *см.* Мышечные рецепторы; Химические рецепторы *и др.*
Рецепция гравитации 273
Рецессивность 54–56
Речной угорь 287, 460
Речные раки 238, 247, 388, 390
Рибонуклеиновая кислота (РНК) *см.* Информационная РНК; Рибосомные РНК; Транспортные РНК
– – вирусов 27
– – и старение 162
– – синтез вокруг пуффа 34
Рибосомные РНК 17, 20, 30, 80, 87
Рибосомы 11, 16, 43, 81, 82
Рибофлавин (витамин B_2) 171, 328
Рилизинг-факторы (либерины) 202
Ришта 370
РНК *см.* Рибонуклеиновая кислота
РНК-полимераза 25
Рога 205
Роговица 256, 258
Роговой слой 433–435
Роговые зубцы 439
– пластинки 438
Рогохвосты 399
Род (таксон) 468, 485
Родопсин 253
Рождаемость 319, 320
Рост 94, 170, 205
Ротационные рецепторы 281
Ротовой аппарат 126, 397
Ротовые придатки 384
Рубец (жвачных) 172, 179, 180
Рудиментарные органы 471
Рукокрылые 430
Ручейники 195, 399
Рыбы 423, 425–427
– в экосистемах 314, 316
– изменение окраски 203, 437
– обоняние 268–269
– развитие 120
– ретиномоторные реакции 267
– чешуя 437–438

Сазан 425
Саккулюс 378
Саламандры 426
Сальные железы 177, 434, 435
Сальтаторное проведение 229
Самодифференцировка 139, 142
Сапрозои 167, 168, 328
Саранча пустынная 276
Саранчовые 275
Сарколемма 212, 215, 217
Саркомер 212, 214
Саркоплазматический ретикулум 212, 215
Сахара 13
Сверхсамцы 66
Сверчки 155, 275, 299–300
Светляки 297
Свиньи 180, 430, 450
Седалищные мозоли 433
Секреция активная 198
Селезенка 185
Сельдеобразные 425
Сельдь 425
Семейство (таксон) 468
Семенная жидкость 172
Семенники 122
Семенные пузырьки 460, 463, 465
Сеноеды 399
Сенокосцы 384, 388
Сенсиллы 270, 271, 273–274

Сенсорные клетки 19, 210, 226, 227, 249–251, 269–272
– органы (органы чувств) 245
– системы 245–253
Сенсорный эпителий 250
Сера 315
Сердечная мышца 212, 214
Сердце 119, 126, 183–186, 222, 454, 455
Сердцевидный еж 411, 416
Серин (Ser) 82
Серотонин 227
Серповидноклеточная анемия 79, 84
Серый серп 109, 110, 146
Сетчатка 234, 235, 251, 252, 255–257
Сетчатокрылые 399
Симбиоз, симбиотические организмы, симбионты 17, 172, 178, 180, 328–329, 344
Симметрия 109, 355, 357–359, 411, 414
Симпатическая нервная система 130, 207, 220, 244, 245
Симпатрические виды и видообразование 322, 323, 476–477, 483
Симфилы 394
Синапсы 13, 15, 217, 218, 225–228, 230. *См. также* Двигательные концевые пластинки
Синаптическая щель 225, 227
Синаптические концевые пластинки *см.* Двигательные концевые пластинки
– пузырьки 225, 227
Синаптонемальный комплекс 46, 47, 60
Синдром кошачьего крика 72
Синица 483
Синкарион 42
Синцитий 214, 366, 370
Синэкология 308
Сирены 430–432
Сифон 409
Сифонофоры 350, 356, 357
Скаты 425, 438
Скелет 221–223, 442–452. *См. также* Гидростатический скелет; Раковина
Склериты 221, 382
Склеробласт 347–349
Склеросепты 357
Склеротизация 382, 395, 398
Склеротом 126, 442
Склеротонин 382
Сколекс 360, 365–366
Сколопендры 392
Сколопидии 274–276
Скорлуповая железа 361, 362, 365
Скорпионы 384, 385, 388
Скотопическое зрение 266
Скребни (анкилостомиды) 370
Скрещивания 54–56, 59, 68
– лошади и осла 102
Следовые метки 271
Слизистые железы 435
Слияние клеток 42, 96
Слоны 162, 430
Слуховой пузырек 119, 149
Слуховые косточки 282, 284, 448
Слюнные железы 181, 206
Смертность 319, 320
Смерть 161–163
Смещенное поведение 299
Собаки 162, 185, 430
Соединительные ткани 22–23, 163
Сократительные элементы 212–217
Солевые железы 166
Соленоциты 198
Солнечная радиация 314
Солнечники 333
Сольпуги (фаланги) 384
Соляная кислота 179
Сома 104
Соматоплевра 117, 378
Соматотропин (соматотропный гормон – СТГ) 92, 202
Соматоцель 413
Сомиты 119, 126, 133, 145, 442
Сон 240, 299
Сонная болезнь 336, 403
Сосальщики 182, 324, 326, 359, 361, 362
Сосущие инфузории 341, 344
Социальная жизнь 201
Соя 95
Спайк *см.* Потенциал действия
Спектральная чувствительность 264–266
– – у эвглены 334
Спектрофотометрия 266
Сперматогенез 44–47
Сперматогонии 46
Сперматозоиды 20, 30, 41–43, 54, 170, 210, 463
Сперматоциты 46, 47
Спермиогенез 44
Спикулы 349, 367
Спинальные ганглии 130, 226, 233, 244
– нервы 452, 453
Спинной мозг 119, 125, 127, 131, 149, 239, 244, 245
Спиральный ганглий 282
Спланхноплевра 117, 126, 378
Спонгин 348
Споровики 108, 174, 209, 324, 333, 339, 341
Спорогонии 108, 324, 326, 341
Спороносец 333
Спороцисты 362, 366
Сравнительная анатомия 449
Среднее ухо 204, 240, 284, 448
Средний мозг *см.* Мезэнцефалон
Стагнация 308, 309
Старение 76, 109, 161–163
Статолиты 276, 277
Статорецепторы 273
Статоцисты 141, 276–277, 355, 357
Ствол мозга 241
Стекловидное тело 256
Стеногалинные виды 165
Стенойкные виды 308
Стереоплазма 207
Стереоцилии 210, 277, 279, 282
Стерильность 94
Стеролы 172
Стигма 393, 394, 398
– эвглен 334, 335
Стилетные капсулы (пенетранты) 353
Стомодеум 179
Стомохорд 373
Стопохождение 450
Страусы 428
Стрекательные капсулы 353, 354, 485
– клетки 353
Стрекозы 195, 220, 399
Стресс 320
Стриатум 242, 243
Стронций-90 316
Субгенуальные органы 274
Сублитораль 309, 310
Субсинаптические мембраны 218, 225, 227
Сукцессия 318
Сумчатая землеройка 431
Сумчатые 74, 430, 452, 474
– куницы 431
Сумчатый волк 431
– крот 431
– муравьед 431
Суставы членистоногих 221, 222
Сухопутные животные 187
Сферический мешочек 277, 282
Сцепление (генов) 50, 58–65, 97
Сцифомедузы 350, 351
Сыворотка *см.* Группы сыворотки

Тагмы 377
Тазовый пояс 452
Таксономия 466, 468
Таламус 224, 241
Тапиры 430, 450
Тараканы 397, 399
Телоцентрические хромосомы 29
Теменная пластинка 124
Температурный коэффициент (Q_{10}) 199
– шок 76
Теплопродукция 169, 199–201
Тератология 100
Термиты 172, 399, 401
Терморегуляция 200–201, 433
Терморецепторы 200
Терморецепция 267–268, 433
Тернера синдром 73, 74
Терпены 171
Тестостерон 205
Тетанус 219, 220
Тетрады 45, 47, 50, 62, 63
Тетраплоидное ядро 29
Течка 206
Тиамин (витамин B_1) 171, 328
Тибиотарзус 429
Тимидинкиназа 97
Тимин (Т) 25, 27, 80
Тимпанальный орган 275
Тимус 204, 205
Типы животных 330, 468
– – число видов 331
Тиреолиберин 202
Тиреотропный гормон (тиреотропин, ТТГ) 157, 158, 202
Тирозин 90
Тироксин 157, 158, 202, 206
Тиф 403
Тихоходки 170, 331
Ткани 21
Тли 174, 399
Торакомеры 389
Торакоподы 384
Тормогенные клетки 270, 379
Торможение 246
Торнария 374
Тотипотентность 138
Транзиции 69
Трансверсии 69
Трансдетерминация 143, 160
Транскриптаза обратная 80
Транскрипция 80–82
Транслокации 69, 70
Трансляция 80–82
Трансплантация 130
– индуктора 145
– ядер 138, 142
Транспорт 13, 187. *См. также* Активный транспорт
– воды 164
– ионов *см.* Ионная регуляция
– кислорода 187–189
Транспортные РНК (тРНК) 17, 80–83
Трахеи 156, 194, 382, 383, 388, 393, 394
Трахейная жабра 195, 400
Трахейнодышащие 381, 392–403
Трахеолы 194
Треонин (Thr) 82

Треска 425
Трескообразные 425
Трииодтиронин 157
Трилобиты 384
Трипаносомы 104, 336, 403
Триплет 82–83
Трипсиноген 181
Трипсины 178, 181
Триптофан (Trp) 82
Трисомии 70–74
Тритоны 34–35, 49, 102, 119, 148, 427
– развитие 140–141
– регенерация 160
– число хромосом 28
Тритоцеребрум 381, 383, 394
Трихина 325, 368, 369
Трихогенные клетки 270, 379
Трихом 379
Трихоцисты 342
Тропомиозин 214
Трофобласт 114, 115, 122
Трохофора 115, 124, 125, 139, 212, 312, 470
Трубач 341
Трутни 49, 68
Тубулин 17, 18
Тунцы 200
Тупайи 320, 432
Турбеллярии 328, 359
Туфелька *см.* Парамеция

Углеводы 12, 43
Углекислый газ 189
Углерод 171
Угрица уксусная 368
Удавы 428, 471
Ужи 428
Улитка как промежуточный хозяин 326
Улитка (уха) 281, 282
Ульи 201
Ультразвуковая рецепция 239, 247, 276, 285
Ультрафиолетовые лучи 26, 96
Ундулирующая мембрана 333, 370
Урацил 80–83
Уродства 100, 101, 127, 132, 141, 150
Уроид 208
Усатые киты 430, 438
Условный раздражитель 301, 305
– рефлекс 301–304
Усоногие раки 312, 388, 392
Усоножки 392
Устрица 404
Утиные 328
Утки 295, 297
Утконос 430, 431

Фагоцитоз 14, 42, 174, 175, 188, 335
Факторы эволюции 477–486
Фаланги 384
Фауна, видовое разнообразие 323
– морского песка 309, 322–323
Фенилаланин (Phe) 81–83, 90
Фенилкетонурия 90
Фенилпировиноградная кислота 90
Фенилтиомочевина 270
Фенокопии 100, 101
Фенотип 54, 56
– матроклинный 102
Фены 53, 54, 90, 94
Ферменты 19, 99, 168, 178
– литические 19, 168, 174–175
Феромоны (химические социальные сигналы) 201, 271, 297, 326
Фертилизин 42
Фетальный гемоглобин 89
Фибринопептид 471–473
Фибробласты 23, 208
Фиброциты 217
Филадельфийская хромосома 72
Филогенез 10, 155, 296–297, 468, 471–477
– монофилетический 19, 469
– необратимость 479
– позвоночных 474–477
– полифилетический 430
Филогенетические деревья 469
Филогенетическое родство 190
Филоподии 207
Фильтрация 187, 198
Филяриоз 403
Филярия кровяная 369
Финны 325, 364–366
Фламинго 328
Фолиевая кислота 172, 328
Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) 203, 206
Фораминиферы 107, 329, 336, 337, 339, 343, 392
Формалин 75
Форониды 371
Фосфат 203, 204
Фосфатазы 19
Фосфолипиды 12
Фосфорилирование 168, 169
Фотоизомеризация 253
Фоторецепция 248, 251, 253–267
Фотосинтез 167
Фототаксис 334
Фторид 167
Фукоксантин 310

Хамелеоны 428, 437
Харди – Вайнберга закон 78, 79
Хвостатые амфибии 155, 159, 427
Хвостовая почка 119
Хелицеровые 384–388
Хелицеры 381, 385, 386, 394
Хеморецепторы 171, 195, 229, 250, 251, 268–272
Хеморецепция 268–272
Хемотаксис 129
Хиазмы 35, 45, 47
Хилус 183, 184
Химерные организмы 129
Химеры (цельноголовые) 425
Химические элементы 170–171
Химотрипсин 181
Хитин 382
Хитиназа 178
Хитоны 404
Хищник – жертва 328
Хищники 314, 324, 327
Хищнические зубы 439, 440
Хищные 430
Хлорагогенные клетки 196
Хлорокруорин 188
Хлоропласты 102, 332
Хлорорганические соединения 317
Хоаноциты 174, 347, 349
Хоаны 426, 447
Хоботные 314, 430
Хоботок 397
Хозяин – паразит, специфичность 324–326
Холинэргическая система 245
Холодовое оцепенение 170
Хомяки 180
Хондродистрофия 100
Хондроитинсульфат 23
Хондроциты 23
Хорда 116, 117, 119, 121, 126, 133, 145, 149, 221, 417, 443
Хордальный вырост *см.* Головной вырост
Хордовые 109, 331, 372
Хордотональные органы 274
Хорион 113, 115, 134–135
Хроматиды 30, 63
Хроматин 20, 30
Хроматофоры 19, 436–437
Хромомеры 30
X-Хромосома 28, 32, 59, 65–68, 71, 74, 87, 96, 470
Y-Хромосома 28, 30, 34, 65–67, 71
Хромосомные наборы 28–29
– перестройки *см.* Инверсии *и др.*
Хромосомы 20, 27–35
– гигантские *см.* Политенные хромосомы
– спутничные 30
– типа ламповых щеток 30, 34–35
– элиминация 96
Хрусталик (линза) 119, 246, 254–261
– индукция 149–150
– регенерация 160–161
Хрущак мучной 322
Хрящ 22, 23, 118
Хрящевой лабиринт 149
Хрящевые ганоиды 425
– рыбы 135, 242, 423

Цапли 328
Цветовое зрение 264–266
Целлюлоза 172, 173, 178, 181, 328
Целом 12, 116, 117, 124, 125, 133, 182, 345, 348, 358, 371, 375, 404
– амбулакральный 183, 412
– роль в движении 221–222
Целомический эпителий (целотелий) 23, 196, 374, 376
Центральная нервная система 237–244, 400
– – – закладка 116
Центриоли 11, 18–19, 36, 42, 210
Центромера 28–30, 87
Церебральный ганглий 405, 406, 409
Церкарии 324, 326, 362, 366
Цефализация 383, 409
Цикады 275, 399
Циклический аденозинмонофосфат (cAMP) 89, 206, 207
Циклогексимид 82
Циркадианные ритмы 293, 294
Циркуляция 164, 181–191
Цирры 342, 343
Цистеин (Cys) 82
Цистид 371, 372
Цис-транс-эффект 85
Цистроны 83–85, 92
Цитозин (C) 24, 25, 80, 82
Цитопиг 343
Цитоплазма 11, 12, 15–19, 102
– движение 207–208
– кортикальный слой 110, 113, 115, 209. *См. также* Кортикальная реакция
– полярная 113, 115
Цитоплазматические градиенты 151–153
Цитоскелет 122
Цитостом (клеточный рот) 105, 175, 342, 343
Цитохалазин 123, 207

Цитохром С 168, 471–473
Цитохромы 17
Цитраль 171
Цитруллин 196
Цифонауты 312

Чагаса болезнь 336, 403
Чайки 301, 483
Частотный анализ (звука) 276, 384
Человек (люди) 430
– аномальный гемоглобин 79, 84
– группы крови 77, 78, 485
– народонаселение 319–321
– расы 466–467, 485
– родословные 57, 58
– смертность 92
– старение 162
– хромосомный набор 28, 50
– эволюция 432, 470–473, 476–477
Человекообразные обезьяны 190, 430, 432, 476–477
Челюстной сустав 448
Челюстноротые 423, 438, 449
Черви 174, 182, 221, 222, 359–377
– паренхиматозные 323
Чередование поколений 107, 325–326, 338, 341, 354, 362, 366
Череп 423, 440, 441, 444–449
Черепахи 162, 427–428, 438
Черепномозговые (головные) нервы 240, 452, 453
Чернильная железа 410
Чернильный мешок 408, 410
Чесоточный зудень 174, 386
Четвероногие 221, 226, 423
Четверохолмие 240, 241
Чешуйница 394
Чешуя 425, 428, 432, 437–438
Членистоногие 288, 377–403
– развитие 113, 114
– регенерация 159
Чувствительные волоски (в статоцистах) 295
Чудесная (капиллярная) сеть 192, 193, 200, 413
Чума 403

Шванновская оболочка 130, 217
Шванновские клетки 241
Шелкопряд 60
– тутовый 248
Шизогония 108, 324, 326, 340, 341
Шимпанзе 430, 476
Шистозома 359
Шмели 400
Шпорцевая лягушка 67, 87, 111, 280, 427

Щеточная каемка 14, 177
Щитковые 424
Щитовидная железа 157, 158, 202–204, 330
– – закладка 126
Щуки 425
Щукообразные 425
Щупальца 350, 351, 355, 356, 371–373, 411
Щупальцевые 371–374
Щупики 394, 395, 397, 402

Эволюция 10, 76, 79, 83, 312, 322, 466–486
– паразитов 327
Эвригалинные виды 165
Эвриойкные виды 308
Эвтелия 366, 370
Эвтрофные водоемы 308
Экдизис 382
Экдизон 156, 157, 201, 206
Экзопептидазы 178
Экзоцитоз 14
Экологическая изоляция 483
– приспособленность 307
Экологические доминанты 317, 318
– ниши 171, 310–311, 321–323, 332, 482–484
– расы 323
Экологический климакс 318
Экология 305, 307–329
Экосистемы 308–309, 312–319
Экскреция 164, 195–201, 315
Экспрессивность 101
Экструзия 176
Эктодерма 116–119, 121, 125–127, 133, 149, 179, 345
Электрические органы 167, 223–224, 286, 287
– рыбы 223, 286, 425
Электроретинограмма (ЭРГ) 263
Электрорецепция 286–287
Электроэнцефалограмма (ЭЭГ) 295
Эллиптический мешочек 277, 282
Эмбриология 108
Эмбриональная регуляция 139
Эмбриональное развитие 108–125
Эмбриональные оболочки 132–135
– органы провизорные *см.* Провизорные эмбриональные органы
Эмиграция 319
Эндогенные ритмы 293

Эндокринные органы 421
Эндолимфа 281, 282
Эндомитоз 29, 31
Эндонуклеазы 31
Эндопептидазы 178
Эндоплазматический ретикулум (ЭР) 11, 15, 176, 214
Эндосимбиоз 172
Эндостиль 203
Энергетический обмен 9, 13, 164, 167–170
Энергида 333
Энергия в экосистемах 313–316
Энтерокиназы 181
Энтероцель 417
Энтодерма 113, 116, 118, 119, 121, 126–127, 133, 179, 345
Энтодермальная кишка 118
Эпидермальный гребень 131, 151
Эпидермис 116, 117, 125, 127–129, 142, 433
Эпизитизм 324
Эпилепсия 101
Эпилимнион 308, 309
Эпимерия 392
Эпипелагиаль 308, 309
Эпистаз 94
Эпистом 371
Эпителиально-мышечные клетки 353
Эпителиальные тельца 203, 204
Эпителий 21–22
– железистый 176
Эпифиз 203, 241
Эпибластоз 136
Эритроциты 23, 77, 83, 138, 159
– птиц 97
Эстеразы 178
Эстрогены 203, 205, 206
Этилметансульфонат 75
Этология 295
Эукариоты 9, 86
Эупелагиаль 310
Эухроматин 30, 87, 95
Эффект положения 96
Эхинококк 324–325, 360, 365, 366
Эхолокация 285–286

Ювенильные стадии 109
Ювенильный гормон 156, 157, 201

Ядерная оболочка 19, 332
Ядерно-цитоплазматические гибриды 102
Ядовитые железы 177, 435
Ядрышко 11, 20, 35
Ядрышковый организатор 30, 86, 87, 111
Яды 100
– защитные 433
Язык 223
Яичники 122
Яйцеклетка (яйцо) 28, 40, 42, 54, 109–115
Ящерицы 48, 159, 428
Ящерообразные *см.* Зауропсиды
Ящеры 430

Указатель латинских родовых названий

Acanthobdella 469
Acanthocystis 336
Actinophrys 333, 337
Actinosphaerium 333, 336, 338
Aedes 403
Alcyonidium 371
Alytes 427
Ambystoma 150, 158, 427
Amia 425
Amoeba 103, 336
Amphioxus 420
Ancylostoma 168, 325, 336, 369
Anguilla 269
Anguillula 366, 368
Anodonta 165, 170, 211, 404
Anopheles 340, 402, 403
Apis 259
Aphrodite 374
Aplysia 241, 304
Arcella 336
Archaeopteryx 428
Arenicola 374, 376
Argonauta 404
Artemia 338
Ascaris 168, 324, 325, 366, 369
Astacus 238, 247, 388, 389
Asterias 411, 416
Atemeles 297, 326, 327
Aurelia 231, 350
Australopithecus 476

Balanoglossus 371
Balanus 388
Beroe 350
Birgus 392
Biston 481
Bombina 148, 427
Bombyx 248
Bonellia 68
Bracon 199
Brachionus 366
Branchiostoma 255, 420, 422
Bufo 427

Calliactis 328
Calliphora 259, 263, 266
Cambarus 388
Campodea 391, 393, 394
Candida 472
Carchesium 341, 342
Carcinus 325, 388
Cataglyphis 258
Cephalodiscus 371
Chaetopterus 115, 376
Chiton 404
Chlamydomonas 314
Chorthippus 297
Chromatium 308, 309
Cimex 403
Cliona 347
Clupea 425
Clypeaster 411
Corallium 350
Corvus 483
Crangon 388
Ctenocephalus 403
Cucumaria 411
Cupiennius 295
Cyclops 387, 388
Cynthia 138
Cyprinus 425

Daphnia 314, 354, 388
Decticus 275
Dentalium 139, 404
Dermatobia 402
Dicrocoelium 326, 359, 361, 362
Dictyostelium 333
Didelphys 431
Didinium 341
Difflugia 336
Diphyllobothrium 360, 365
Dipylidium 403
Dracunculus 366, 370
Dreissena 404
Drosophila 28, 31–33, 38, 59–61, 64, 79, 84, 93, 97, 288, 294, 325

Echinocardium 411
Echinococcus 324, 360
Echinus 411
Eimeria 339
Electrophorus 223
Eledone 404
Emis 428
Entamoeba 336
Enterobius 168, 325, 366
Eohippus 475
Ephelota 431
Ephestia 102, 260
Ephydatia 347
Epiphanes 370
Equus 475
Eriocheir 165
Escherichia 13, 207
Esox 425
Euglena 334, 335
Euglypha 339
Eunice 294, 374
Euplectella 347
Eupagurus 328
Euplotes 368
Euspongia 347, 348

Fasciola 182, 196, 324, 359
Formica 297, 326

Gadus 425
Galleria 171
Gammarus 165, 388
Geocarcinus 325
Glaucomys 293
Glossina 402, 403
Gorgonocephalus 411
Gregarina 339
Gryllus 300
Gymnarchus 286

Habrobracon 99
Haematoloechus 182
Haliotis 404
Helix 404
Hermissenda 239
Heterostegina 329
Hexacontium 337
Hippospongia 347
Hirudo 172, 374
Holothuria 411
Homarus 388
Homo 78, 342, 467, 468, 476, 477, 485
Hydra 268, 350
Hyla 427
Hyracotherium 475

Ixodes 386

Keratella 366

Lacerta 428
Lamblia 333
Larus 483
Latimeria 425, 426
Lebistes 298
Leishmania 325, 333, 336
Lepas 388
Lepidosiren 426
Lepidosteus 425
Lepisma 394
Leucochloridium 359
Leucosolenia 347
Limulus 184, 384, 385
Lingula 371, 373
Lithobius 392
Loligo 228, 239, 404
Lomechusa 297
Lota 281
Lumbricus 215, 255, 374

Machilis 394
Melolontha 180
Melophagus 173
Membranipora 371
Mercator 369
Mermis 168
Merychippus 475
Microtus 320
Millepora 350
Monocystis 339
Muggiaea 356
Musca 259, 288, 403
Myrmica 297, 326
Mytilus 210, 404
Myxine 424

Natrix 428
Nautilus 254, 404
Neanthes 376
Neoceratodus 426
Neopilina 404, 408
Nereis 374, 376, 391

Nodilittorina 311
Nummulites 337

O*belia* 350
Octopus 181, 404
Ophiothrix 411
Ophiura 411
Ophryoscolex 341
Ophryotrocha 68, 374
Ornithorhynchus 430
Ostraea 404
Oxyuris 369

P*agurus* 328
Palinurus 388
Paralithodes 29
Paramecium 98, 105, 106, 212, 341, 342, 344
Parascaris 368
Parus 483
Patella 404
Peasiella 311
Pecten 219
Pediculus 325, 402
Perca 425
Peripatus 383, 391
Perla 400
Petromyzon 424
Phlebotomus 336, 403
Phormia 272
Phoronis 371
Photinus 297
Photurus 297
Phthiris 325, 403
Phylloscopus 297
Physalia 350
Placentonema 368
Planaria 255, 359
Plasmodium 324–326, 339
Platypus 430
Pleurobrachia 350
Plumatella 371
Polycelis 255, 359
Polymicrodon 222
Porcellio 392
Procambarus 238
Proteus 158
Protopterus 426
Pseudaxis 319
Pseudomonas 172
Pulex 402

R*ana* 150, 287, 288, 301, 427, 484
Reticulotermes 401
Rhabditis 168, 298, 366
Rhabdopleura 371
Rhinolophus 285
Rhodnius 403
Rhynchosciara 34, 87
Rotalia 337

S*acculina* 325, 392
Salamandra 427
Salmo 425
Sarcopsylla 403
Scarabaeus 180
Schistocerca 276
Schistosoma 359
Scolopendra 391, 392
Sepia 404, 408
Silurus 425
Solaster 411
Spermestes 296
Sphenodon 428
Spirographis 374
Spirotrichonympha 333, 335
Spongilla 347
Staganopleura 296
Stentor 341, 343, 344
Sturnus 292
Stylonychia 341–343
Synderella 273

T*achyglossus* 430
Taenia 324, 360
Terebratula 371
Testudo 427
Textularia 337
Thais 311
Tineola 171
Triatoma 336, 403
Tribolium 322
Trichinella 168, 366, 369
Trichomonas 333, 335
Trichuris 366, 369
Triops 388
Triturus 34, 35, 38, 102, 145, 148, 150, 427
Trypanosoma 104, 325, 333, 336
Tubularia 350
Tupaia 320

U*ca* 296
Unio 404

V*elella* 350, 356
Vipera 428
Volvox 349
Vorticella 212, 341, 342

W*uchereria* 366, 369

X*enopsylla* 403
Xenopus 67, 87, 111, 280, 427

Z*aglossus* 430
Zonotrichia 203
Zoothamnium 333, 341

Содержание

Предисловие редактора перевода 5
Рекомендуемая дополнительная литература 6
Предисловие к двадцатому изданию 7
Предисловие к восемнадцатому изданию 8

1. Общие свойства живых существ и предмет зоологии (*Переводчик О. И. Чибисова*) 9

2. Функциональная структура животных клеток 11
Клеточная мембрана 12
Органеллы и дифференцировка цитоплазмы 15
Клеточное ядро 19
Клетка в составе ткани 21

3. Генетика и цитология 24
Природа и структура вещества наследственности 24
Хромосомы, митоз, оплодотворение, мейоз 27
Хромосомы 27
Митоз 35
Оплодотворение 39
Мейоз и образование гамет 43
Наследование и локализация генов 50
Комбинирование и распределение генов 50
Сцепление генов 58
Рекомбинация в группах сцепления 60
Наследственность и определение пола 65
Мутации, генный баланс, аллелизм и популяционная генетика 69
Типы мутаций 69
Генный баланс 72
Частота мутаций и спектр жизнеспособности 74
Аллелизм 76
Частота генов и популяционная генетика 77

Первичное действие генов 80
ДНК → РНК → белки 80
Генетический код 82
От гена к фену 83
Ген как функциональная единица 83
Повторяющиеся последовательности ДНК и амплификация генов 86
Регуляция активности генов 88
Метаболические цепи 89
Летальные факторы 91
Плейотропия и полигения 92
Соматическая генетика 95
Зачаток и окружающая среда 97
Роль цитоплазмы 102

4. Процессы развития (*Переводчик Д. В. Попов*) 103
Размножение и онтогенез 103
Простейшие 105
Многоклеточные 108
Тематика исследования 108
Периоды развития 108
Организация яйцеклетки 109
Через дробление к бластуле 111
Морфогенетические движения гаструляции 115
Различные способы образования мезодермы 124
Органогенез 125
Детерминация и индукционные системы 136
Организация за счет градиентных систем и позиционной информации 151
Метаморфоз 155
Регенерация 158
Старение и смерть 161

5. Физиология 164
Обмен веществ и энергии 164
Питание 170
Циркуляция 181
Дыхание 191
Экскреция 195
Теплопродукция 199
Гуморальная регуляция 201
Движение 207
Амебоидное движение 207
Волнообразное движение мембран 209
Мерцательное движение 209
Мышечное движение 212

Нервная координация 224
Нейроны 224
Генерирование и проведение возбуждения 228
Нервные системы 231
Сенсорные системы 245
Фоторецепция 253
Терморецепция 267
Хеморецепция 268
Механорецепция 272
Электро- и магниторецепция 286
Поведение 287
6. Экология (*Переводчик А. В. Чесунов*) 307
Структура и динамика экосистем 312
Межпопуляционные взаимодействия 319
7. Планы строения и сравнительная морфология (*Переводчик О. И. Чибисова*) 330
Protozoa (простейшие) 332
Flagellata (жгутиковые, жгутиконосцы) 333
Rhizopoda (корненожки) 336
Sporozoa (споровики) 339
Ciliata (инфузории) 341
Metazoa (многоклеточные) 344
Porifera (губки) (*Переводчик А. В. Чесунов*) 347
Coelenterata (кишечнополостные) 350
Bilateria (двусторонне, или билатерально симметричные) 358
Plathelminthes (плоские черви) 359
Nemathelminthes (круглые черви) 366
Tentaculata (щупальцевые) и Branchiotremata (полухордовые) . . . 371
Annelida (аннелиды, или кольчатые черви) 374
Arthropoda (артроподы, или членистоногие) 377
Chelicerata (хелицеровые) 384
Crustacea (ракообразные) 387
Tracheata (трахейнодышащие) 392
Mollusca (мягкотелые, моллюски) 404
Echinodermata (иглокожие) 411
Chordata (хордовые (*Переводчик Н. В. Хмелевская*) 417
Tunicata (оболочники) 417
Acrania (бесчерепные) 419

Vertebrata (позвоночные) 423
Agnatha (бесчелюстные) 424
Chondrichthyes (хрящевые рыбы) 425
Osteichthyes (костные рыбы) 425
Amphibia (земноводные) 427
Reptilia (пресмыкающиеся) 427
Aves (птицы) 428
Mammalia (млекопитающие) 430
Покровы, кожа 433
Зубы 438
Скелет 442
Нервная система 452
Кровеносная система 455
Мочеполовая система 457
8. Эволюция (*Переводчик А. В. Чесунов*) 466
Понятие вида и таксономия 466
Эволюция как реальность; признаки и доказательства 468
Естественная система 468
Сравнительная морфология и гомологии 469
Онтогенетические данные 470
Рудиментарные органы 471
«Филогенетические деревья» молекулярных структур 471
Ископаемые остатки как документы 473
Факторы эволюции 477
История 477
Мутации 478
Рекомбинации 480
Естественный отбор 480
Изоляция 482
Дрейф генов 484
Нерешенные вопросы 485
Литература 486
Предметный указатель 493
Указатель латинских родовых названий 516