

С.И. ЛЕВУШКИН, И.А. ШИЛОВ

# ОБЩАЯ ЗООЛОГИЯ

Рекомендовано  
Государственным комитетом  
Российской Федерации по высшему образованию  
в качестве учебника  
для студентов высших учебных заведений,  
обучающихся по биологическим специальностям



Москва  
«Высшая школа» 1994

ББК 28.6  
Л 37  
УДК 59

*Федеральная программа книгоиздания России*

Рецензенты:

кафедры зоологии позвоночных (зав. кафедрой — проф. В.А. Кузнецов) и зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета (зав. кафедрой — проф. А.И. Голубев); проф. Н.М. Чернова (Московский педагогический государственный университет им. В.И. Ленина)

Левушкин С.И., Шилов И.А.

Л 37 **Общая зоология: Учеб. для студ. биол. спец. вузов. — М.: Высш. шк., 1994. — 432 с.: ил.**

ISBN 5-06-002210-2

Проблема общей зоологии — объяснение многообразия животного мира, признаваемого целостным объектом научного исследования. В I части книги это многообразие, единицей которого считают тип организации, выводится из многообразия межорганизменных (биологических) отношений. Во II части — таксономическая структура важнейшей группы животных — хордовых — рассматривается как результат морфофункциональной эволюции во взаимосвязи процессов адаптации и корреляции.

Л  $\frac{1907000000-120}{001(01)-94}$  82—93

ББК 28.6  
59

*Учебное издание*

Левушкин Станислав Иванович,  
Шилов Игорь Александрович

**ОБЩАЯ ЗООЛОГИЯ**

Редактор *Н.А. Соколова*. Художественный редактор *Т.А. Коленкова*.  
Технический редактор *И.А. Балелина*. Корректор *Г.И. Кострикова*.  
Оператор *М.Н. Паскарь*.

ИБ №9256

ЛР. №010146 от 25.12.91. Изд. №ХЕ-55. Сдано в набор 16.09.93. Подп. в печать 18.05.94.

Формат 60x88<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бум. тип. №2. Гарнитура Таймс. Печать офсетная.

Объем 26,46 усл. печ. л. 26,46 усл. кр.-отт. 27,05 уч.- изд. л.

Тираж 6 000 экз. Зак. 268.

Издательство «Высшая школа», 101430, Москва, ГСП-4, Неглинная ул., д. 29/14.

Набрано на персональных компьютерах издательства.

Отпечатано в Акционерном обществе открытого типа «Оригинал»,  
101898, Москва, Центр, Хохловский пер., 7.

ISBN 5-06-002210-2

© С.И. Левушкин, И.А. Шилов, 1994

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Интенсивное развитие биологии, дифференциация этой фундаментальной науки на многие специальности, а также успешные исследования в области физиологии и биохимии привели к изменению требований к таким общебиологическим дисциплинам, как ботаника и зоология. Так как большинство студентов младших курсов впоследствии не специализируются в области зоологии и ботаники, от этих предметов требуется не столько конкретное описание морфологии и систематики, сколько изложение общих принципов эволюции и функционирования различных форм организации жизни, а также общих экологических закономерностей. Между тем все ныне существующие учебники зоологии для вузов построены по старому принципу детального описания морфологии, в лучшем случае дополненного сравнительно-анатомическим обзором, и подробного рассмотрения системы животного мира и отдельных таксонов. Общебиологическое значение таких учебников ограничено.

Предлагаемый учебник написан на принципиально иной основе. Его главная цель — ознакомить студентов с общими закономерностями эволюционного развития животного мира в связи с особенностями функционирования организмов в разных условиях среды, показать прогрессивные пути эволюции, связанные с активизацией питания, наращиванием общего уровня метаболизма и энергетики организмов, становлением разнообразия форм живого, открывающего возможность увеличения числа используемых экологических ниш. На примере царства животных демонстрируются общебиологические принципы существования жизни в биосфере нашей планеты. Такой подход выводит зоологию на уровень общебиологической науки и становится необходимой для интеграции всех знаний о жизни.

Учебник состоит из двух частей и рассчитан на прохождение курса в двух семестрах. В I части рассматриваются общие принципы зоологии как науки о животных, структура этой науки и ее связь с другими биологическими дисциплинами, общие закономерности становления и эволюции животных как гетеротрофов, показывается многообразие планов строения (типов организации). Обсуждаются такие общебиологические проблемы, как происхождение многоклеточности, уровни изучения многообразия животных и др. Во II части на примере одного типа (хордовые) рассматривается морфофункциональная эволюция в связи с особенностями среды обитания

и общими принципами повышения активности, энергетики, характером высшей нервной деятельности и гомеостазирования организмов.

Учебник написан доц. С.И. Левушкиным (I часть) и проф. чл.-кор. АН СССР И.А. Шиловым (II часть) на основе многолетнего чтения курса общей зоологии на биологическом факультете МГУ. Учебник рассчитан на студентов-биологов общего профиля. Для студентов, специализирующихся в области зоологии, предполагается дополнение этого курса расширенным изучением зоологии беспозвоночных и позвоночных в процессе дальнейшего обучения.

Авторы просят замечания и советы по тексту данного учебника присылать по адресу: 119899, Москва, Биологический факультет МГУ. Все замечания будут приняты с благодарностью.

*Авторы*

# ЧАСТЫ

## ЖИВОТНЫЙ ТИП ОРГАНИЗАЦИИ И ТИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОТНЫХ

---

### ВВЕДЕНИЕ

#### ОБЩАЯ ЗООЛОГИЯ КАК ОБЩАЯ ТЕОРИЯ ЖИВОТНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

На вопрос, почему Земля населена множеством разнообразных животных, почему на планете возникли именно такие, а не какие-то другие их формы, можно ответить, лишь уяснив, что животный мир *не сумма видов, популяций, особей* — неких «биологических систем», «приспособленных к условиям существования», «саморегулирующихся, с отлаженно взаимодействующими частями», а закономерно устроенное многообразие («связное разнообразие»), целостное природное тело (как определил объект науки В.И. Вернадский). Для исследования этой развивающейся структуры употребим уже существующий термин «общая зоология», но при одном условии: если вложить в него определенный и новый смысл.

До сих пор общей зоологией принято считать учебную дисциплину, обычно включающую два раздела: 1) изложение проблематики и основных достижений таких отраслей этой науки, как морфология, физиология, генетика, экология животных, эмбриология, зоогеография, палеозоология (список можно расширить или сократить); 2) обзор крупных таксонов животного царства (их можно связать как ветви «родословного древа»). Иногда первый раздел курса опускают, лишая его даже формального права, повода именоваться общей зоологией. В любом варианте такой учебный предмет отличается краткостью, вызванной ориентацией на ознакомление с «начатками» (отнюдь не началами) зоологии будущих специалистов такого профиля, где знание о животных приобретает оттенок побочности, второстепенности — то ли как «общеобразовательное», то ли как прикладное. Подобная практика оправдывает бытующее мнение о ненужности общей зоологии в плане подготовки зоолога-специалиста.

А между тем объединить животных в животный мир и таким образом сделать стройной и целостной науку о них — зоологию (что

прежде всего необходимо именно зоологу) — не может ни общебиологическая дисциплина (чаще всего на это претендуют филогенетика или филогенетическая систематика), ни одна из областей зоологического знания, кроме общей зоологии. Именно общая зоология должна и способна стать стержнем всего зоологического знания, но лишь отказавшись от роли краткого курса ради выделения в особую (во всех значениях слова) зоологическую дисциплину — науку и учебный предмет.

## 1. Общая зоология как наука

*Предмет общей зоологии* — животный мир в целом как закономерно устроенное многообразие.

Предлагаемый аспект изучения животных ориентирует на определенный круг проблем. В их числе:

- 1) характеристика животного типа организации как одного из уровней жизни;
- 2) происхождение животных;
- 3) причина их многообразия и механизмы его развертывания;
- 4) основные ветви развития и уровни организации животных.

В конечном счете общая зоология должна ответить на вопрос: что такое животная организация и каково возможное многообразие на ее основе? В поле зрения дисциплины — *животный мир как целостная развивающаяся структура*. Это положение будет наполняться содержанием, конкретизироваться самим исследованием в предложенном направлении.

А чтобы начать его, нужно выбрать метод.

До сих пор большинство зоологов считают, что будущие успехи в познании животных неотделимы от совершенствования традиционных методов познания — сравнения и обобщения. Не отрицая важной роли в науке движения мысли от частного к общему — индуктивной логики, приходится признать ее непригодность для построения общей зоологии.

Можно ли решиться оперировать животным миром в целом, опираясь на тот набор форм, который удалось обнаружить в природе (добавить — на Земле) к данному моменту? Столь ли невероятны открытия таких существ (ныне живущих, ископаемых и т. д.), которые существенно изменяют наше восприятие животного многообразия? Есть ли уверенность, что зоологи выловили или поймают всех животных, обеспечивающих полноценность, добротность в применении методов сравнения и обобщения, т. е. в доказательности индукции, обеспеченной полнотой эмпирического материала?

Вряд ли кто решится сказать «да». Разумнее ответить «нет».

Исследование животного мира в целом, выявляющее принципы, на которых осуществляется его возможное, или допустимое, много-

образии,— задача теоретической науки. И хотя общая зоология, претендуя на роль одной из ветвей зоологического знания, а не его теоретической составляющей, обязана включать и эмпирию, и теорию, значение последней несравненно существеннее.

Эмпирия общей зоологии — ее собственные, т. е. *общезоологические факты*. Однако она не добывает их в «общезоологических» наблюдениях или экспериментах. Они обобщение накопленного всей эмпирической зоологией.

Продукцией же, получаемой от общей зоологии, оказывается *общезоологическая теория*.

Особо следует подчеркнуть, что, оставаясь частью биологии, зоология конкретизирует биологическое многообразие, не вырывая животных из генерального многообразия организмов, а рассматривая их его частью и определяя эту часть не прямым сравнением с другими формами, а через целое — нахождением места животных во всей системе организмов (биологической системе).

Зависимость общей зоологии от развитости биологического знания такова, что *без общей теории жизни нельзя построить общую теорию животной организации, т. е. общую зоологию*.

Теперь можно если не определить общую зоологию как науку, то хотя бы назвать ее существенные черты.

Итак, общая зоология:

1) исследует животный мир как целостную развивающуюся структуру;

2) обращается при этом к общезоологическим фактам, но не занимается их изысканием в наблюдении и эксперименте, а обобщает данные (или пользуется обобщенными данными), накопленными всей эмпирической зоологией;

3) строит общезоологическую теорию как теорию животной организации;

4) берет на вооружение *дедуктивно-аксиоматический метод* познания животных, с одной стороны, выявляя общезоологические и общебиологические факты, а с другой — вытекая из общей теории жизни.

## 2. Общая зоология как учебный предмет

Сказанное о науке определяет особенности ее преподавания.

Общая зоология:

1) может быть воспринята только после знакомства с общей теорией жизни;

2) входит в число дисциплин, формирующих мировоззрение биолога (можно сказать и шире — всесторонне развитой личности);

3) играет роль стержневой дисциплины в подготовке зоолога;

4) не претендует на роль краткого курса зоологии и не заменяет других зоологических дисциплин ни для будущего профессионала-зоолога, ни в тех программах обучения, где зоологии отведена не главная или даже прикладная роль.

## РАЗДЕЛ ПЕРВЫЙ

### ОБЩАЯ ТЕОРИЯ ЖИЗНИ И ЖИВОТНЫЙ ТИП ОРГАНИЗАЦИИ

#### ГЛАВА I

#### ДВА ПОДХОДА К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ЖИЗНИ

И обыденное сознание, и наука сходятся на том, что жизнью наделен *организм*. Поляризация взглядов приходит с ответами на вопросы: что такое организм и почему организмы разнообразны?

Два пути открываются перед исследователем, пытающимся решить «загадку организма»:

1) признать внутриорганизменные процессы основой (причиной) жизни, а организм — биологической системой и заняться в целях изучения и объяснения явления анализом взаимодействия частей (органов, тканей, клеток, органелл, молекул и т. д.) «носителя жизни» — организма как целого;

2) считать межорганизменные отношения причиной (основой) возникновения и функционирования специфических биологических закономерностей и особого явления, сущностно обособленного от процессов, которые разворачиваются на молекулярном уровне, — жизни; увидеть в организмах биологические элементы, а биологическую систему — неким множеством организмов (в популяции, биоценозе и т. п.) и сосредоточить внимание на поиске надорганизменного «биологического тела» и анализе внутренних для него взаимодействий, взаимоотношений его частей (организмов).

В биологии обе точки зрения нашли приверженцев. Сложились два подхода, две установки на понимание сущности жизни:

1) редукционизм, стремящийся разработать и утвердить представление о «молекулярной основе жизни»;

2) композиционизм, родившийся на базе эволюционной теории, которая предложила концепцию популяции, надорганизменного целого, обеспечивающего биологическую форму развития.

На уровне теоретической биологии эти установки несовместимы. Нельзя, разумеется, отрицать необходимость изучения и внутриорганизменных процессов, и межорганизменных отношений. Более того, чрезвычайно полезны и плодотворны контакты разноразноуровневых исследований. Но когда речь заходит о сущности (основе,



причине) жизни, ученый должен сделать однозначный выбор — встать на позиции либо редукционизма, либо композиционизма.

От того, на какой путь встанет теоретическая биология — редукционизма или композиционизма, прямо зависят место и роль зоологии в структуре биологического знания и, в частности, содержание (и сама необходимость) общей зоологии.

Весьма показательно и не случайно то особое внимание, которое выдающиеся зоологи нашей страны уделяли общебиологической проблематике именно в рассматриваемом здесь аспекте.

## 1. Редукционизм

«Особенность этого очерка от других, имеющих в русской и иностранной литературе та, что в нем отведено широкое место данным общей физиологии и так называемой механике развития и экспериментальной зоологии вообще.

Условия жизнедеятельности клетки, гипотезы, объясняющие эту жизнедеятельность с точки зрения физико-химической, попытки воспроизвести, хотя бы в грубой форме, физическую сторону этих явлений...— все это характеризует направление биологии позднейшего времени», — писал В.М. Шимкевич в 1900 г.

В приведенном предисловии к учебнику зоологии автор подчеркивает, что организм (в частности, животный) состоит из клеток и т. д., что объяснение жизни (в том числе животной) нужно искать внутри организма (углубляясь до физико-химических процессов). Цитата взята из книги, названной «Биологические основы зоологии».

## 2. Композиционизм

«В основе биологического учения лежат или должны лежать три основных понятия: жизни, организма и совокупности организмов, или живого покрова Земли», — написал В.Н. Беклемишев в 1964 г.

В первой фразе работы выдающийся зоолог утверждает, что организм (любой) составляет часть надорганизменного целого, сложенного всеми живыми существами планеты, и подводит к мысли, что жизнь (биологическое движение) нужно искать в отношениях между организмами в рамках их совокупности. Цитата выписана из статьи, озаглавленной «Об общих принципах организации жизни».

## 3. Выбор точки зрения, или «остановка на установке», как условие построения научной теории

Прежде чем предпочесть одну из установок на объяснение жизни, полезно отметить три особенности предстоящего выбора.

Во-первых, опыт эмпирической биологии (имеющийся и будущий) не подскажет правильного решения. Бесплезно надеяться на то, что

«загадка жизни» будет решена с открытием новых ее форм или в гениальном эксперименте. Фактического материала вполне достаточно, если проблема выбора точки зрения заявила о себе. Уже можно говорить об определенном «пресыщении фактом», т. е. зрелости эмпирической науки. И это такое же условие для начала результативной теоретической работы, как и вынесенная в заглавие «остановка на установке».

Во-вторых, вместе с выбором установки приходится принимать некое обязательство: либо объяснить свойства надорганизменных биологических структур внутренними свойствами организмов, либо вывести внутреннее строение организмов как следствие отношений между ними (в последнем случае важнейшим моментом объяснения выступит интериоризация межорганизменных отношений).

В-третьих, выбор формирует то или иное понимание явления жизни, и в зависимости от него строится ее определение.

Многообразие (животных) — традиционный объект зоологии, и для зоолога естественно не только описание, но и объяснение жизни привязать к анализу многообразия организмов, т. е. *строить общую теорию жизни на основе композиционизма*.

Чем еще подкрепить такое решение? Неудачами редукционистов в их попытках создать общебиологическую теорию и возможностями композиционизма исследовать жизнь как явление, не сводимое к физико-химическим процессам, не объяснимое превращениями вещества и энергии, сущностно причастное иной форме реальности.

Сделаем выбор в пользу композиционизма. Следующим шагом должно стать разъяснение, как же тогда понимать жизнь.

## Г Л А В А II

### ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНИ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ КОМПОЗИЦИОНИСТА

В основе биологического определения жизни должно лежать уже процитированное положение В.Н. Беклемишева.

Еще два важных высказывания помогают его сформулировать:

«Мы можем сосредоточить внимание не на отдельных организмах, а на всей сложнейшей фабрике жизни в целом... Тогда отдельные живые организмы можно рассматривать просто как элементы этой системы» (К. Гробстайн. Стратегия жизни, 1968);

«...понятие жизни относится не к отдельным организмам, а ко всей совокупности живых существ, связанных определенными взаимоотношениями» (М.М. Камшилов. Эволюция биосферы, 1974).

Три цитаты содержат концептуальную основу композиционистского определения жизни: связывают три понятия В.Н. Беклемишева, необходимость системного подхода (К. Гробстайн), вынесение жизни за пределы организма (М.М. Камшилов).

## 1. Три основных понятия биологии

Не сводимая к физико-химическому знанию биология нуждается в специфическом понятийном аппарате. Его формированию мешают попытки описать явление жизни в виде сложного цикла химических реакций или как антиэнтропийный процесс.

Отказ от редуccionистского подхода ставит под сомнение возможность пользоваться понятиями «молекула» (или «биомолекула»), «энтропия» (или «негэнтропия») и т. п. на уровне общебиологической теории. В ней должны работать *только собственно биологические понятия*. Только они и названы В.Н. Беклемишевым.

Эмпирическая биология ввела в науку очень много специальных понятий. Ряд из них — вид, популяция, биоценоз и т. д. — претендуют на роль не только очень важных, но и центральных для всей биологии. Однако анализ их употребления свидетельствует об их необходимости только для определенных разделов биологии, специальных биологических дисциплин. В других же областях своей науки биолог обходится без них. Ограничение круга общих понятий — условие построения общей теории. Их необходимый и достаточный минимум и назван В.Н. Беклемишевым.

## 2. Системный подход в общей биологии

К. Гробстайн истолковывает жизнь, используя важнейшие общенаучные понятия «система» (для надорганизменной структуры) и «элемент» (для организма). Общебиологический понятийный аппарат в трактовке В.Н. Беклемишева полностью удовлетворяет потребностям системного анализа. В нем легко обнаруживаются:

система — живой покров Земли,

элементы — организмы,

способ существования системы как множества элементов и элемента в системе — жизнь.

Системный анализ — метод развитого научного исследования. Однако до сих пор он недостаточно разработан, понимается по-разному. Следующие определения должны помочь избежать неясности:

*система* — тип целостного объекта конкретно-научного исследования, инвариантная структура (т. е. сущность-специфика) которого определена исключительно внутренними (т. е. внутрисистемными) отношениями;

*элемент* — тип целостного объекта, инвариант которого определен его внешними внутрисистемными отношениями;

в системе действует два типа прямых связей — между системой и элементом и между элементами;

элементы связаны с системой прямо и (или) опосредованно (через элементы).

Биологическая система — только вся совокупность организмов планеты (с момента возникновения жизни до ее исчезновения). В ней формируются и функционируют все типы биологических отношений; среди них историческая связь, без анализа которой исследовать и понять жизнь нельзя: системный подход неотделим от исторического, предмет научного анализа — система в развитии.

### 3. Жизнь вне организма

Вслед за М.М. Камшиловым совокупность организмов планеты следует признать живой без всяких оговорок — живым (биологическим) телом системного уровня. Нельзя, однако, утверждать, что «понятие жизни относится не к отдельным организмам».

И к ним тоже.

Похоже, что отказ признать организм живым — нечто вроде предупреждающей реакции. Отстаивая «еретическую» идею предельной биологической целостности (системности) совокупности организмов, а не отдельного организма, ее защитник слегка увлекается. Да и как, утверждая единство живого, говорить о «двойной жизни»?

Но как совокупность организмов планеты, так и каждый из них имеют одну общую основу существования — внутрисистемные отношения единого биологического тела («живого покрова Земли») и потому живы — у них одна жизнь.

Однако их жизни различны. Во-первых, организм живет в осуществлении внешних связей, а совокупность организмов — внутренних. Во-вторых, отдельному организму наряду с жизнью свойственна жизнедеятельность.

*Жизнедеятельность* — совокупность процессов и взаимодействий, объединяющих части организма, т. е. физиологических: еще не физических, но выводящих на биофизические, биомеханические, биохимические объяснения; хотя, с другой стороны, те же процессы — результат интериоризации межорганизменных отношений (например, деление клеток, которое изначально было механизмом размножения организмов, у многоклеточных служит росту отдельного организма).

Жизнь совокупности организмов — отнюдь не сумма жизней, а вот ее «жизнедеятельность» — не более чем «сумма жизнедеятельностей» живых существ. Суммирование — не метод композиционизма, осваивающего системный анализ с его концепцией целостности.

---

<sup>1</sup> Интериоризация — преобразование внешних для тела отношений во внутренние, в биологической системе осуществляется слиянием множества организмов низшего порядка в организм высшего порядка; в частности, связи одноклеточных существ между собой переходят в межклеточные связи многоклеточных.

Композиционистское определение жизни констатирует ее планетарное единство и, отбросив тривиальные противопоставления жизнь — смерть, живое — неживое, должно признать реальное различие полюсов самого явления, где носитель жизни — двухуровневое целое.

#### 4. Предварительное определение жизни

*Жизнь — способ существования совокупности организмов планеты (биологической системы) и отдельного организма (биологического элемента), состоящий в сохранении ансамбля специфических внутрисистемных отношений: организма к совокупности в целом и межорганизменных.*

Сила (соединение биологического и общенаучного понятийных аппаратов) и слабость (предварительный характер) этого определения заданы способом его построения. Кроме объединения трех основных понятий биологии, оно ничего не дало.

Что удалось?

Лишить биологию навязываемой ей роли особой области естествознания, утверждающей в нем идею развития. Отделить общую теорию жизни от эволюционной теории. Данное определение отвергает глобальный физикализм<sup>1</sup>, в рамках которого живуче представление о какой-то «полусамостоятельности» биологии, изучающей некоторые физические тела, якобы способные развиваться по биологическим законам.

Во-первых, жизнь — не свойство особо организованных физических тел; жизнь — способ существования биологических тел. Во-вторых, так же как и в физическом мире, в основе жизни лежат законы сохранения — ее констант: организмов, их планетарной совокупности и ансамбля специфических отношений внутри нее.

Что не удалось?

Осталось неясным, что такое организмы и их генеральная совокупность и какие специфические отношения входят в биологический ансамбль.

Впрочем, биологические тела двух уровней определены — друг через друга. Развернуть представление о них — и о жизни — можно лишь раскрыв действительно неопределенное утверждение о хранящем жизнь специфическом ансамбле отношений.

Задача, следовательно, состоит в том, чтобы открыть и изучить биологические отношения.

---

<sup>1</sup> Физикализм — признание физических законов единственными законами природы, предполагающее возможность описать все явления, в том числе и биологические, как вариант физических.

## Г Л А В А III

### БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ

«Все многообразие взаимных отношений между организмами следует, видимо, подразделить на две большие группы — на отношения *генеалогические* и на отношения *экологические*», — писал М.М. Камшилов в 1961 г. в своей монографии «Значение взаимных отношений организмов в эволюции».

Такой вывод, обобщающий огромное количество фактов, можно отнести ко всем отношениям в биологической системе, как межорганизменным, так и тем, которые объединяют отдельный организм со всей их совокупностью. По существу, предложено первое деление в классификации биологических отношений.

#### 1. Отказ от постулирования структуры биологических отношений в пользу ее выведения

Разделение биологических отношений на два типа (по М.М. Камшилову) можно принять как аксиому, т. е. на веру. Но нельзя избежать сомнений; а именно: в том ли наборе выделены отношения?

Вера и сомнение движут мысль. Однако доказательность увеличивается, когда прежняя аксиома предстает следствием более общего положения. Особый случай такого укрепления фундамента знания — вынесение оснований науки за ее рамки.

В развитии логического процесса, завершением которого служит вывод, нередко видят мысленный слепок исторического процесса, итогом которого была развитая форма явления. Соотношение исторического и логического, конечно, много сложнее. И все же привлекает идея обнаружить искомым нами ансамбль биологических отношений путем логической реконструкции истории Земли — в момент появления жизни на ней.

Можно ли историю жизни считать частью истории Земли? И да, и нет.

Возникновение «живого покрова» — закономерный этап развития планет определенного типа. Но появление жизни на Земле — отнюдь не завершение химической эволюции (которая продолжается и получает новые возможности в формировании биологического многообразия) и даже не выход на новый уровень вещественно-энергетических отношений. Начало жизни — ее самопорождение, т. е. развертывание с нуля прежде не существовавшей в данной точке Вселенной системы тел (организмов, их генеральной совокупности) и отношений (биологических, носящих характер не вещественно-энергетических, а информационных).

Предбиологическое развитие готовит условия жизни. Какими они должны быть? Вероятно, могут быть разными. В единственном

известном нам случае эти условия воплотились в определенные молекулярные структуры (белки, нуклеиновые кислоты и т. д.). Возможна ли жизнь на другой «основе» (корректнее — в других условиях)? Нет пока ответа на вопрос, обязательны ли белково-нуклеотидная структура и вообще молекулярное строение вещества для реализации («прививки») биологических отношений. Но можно утверждать: *причина жизни* — в их существовании, т. е. *в самой биологической структуре*, а не вне ее.

Если причина жизни заключена в ней самой, то как обнаружить основания биологии за рамками этой науки?

Апория<sup>1</sup> разрешима. И для этого, отказавшись от беспредельно общих рассуждений, попытаемся выяснить, каким образом развитие молекулярной структуры создает условия для появления жизни — выяснить все-таки в общем виде.

Физико-химическую ситуацию на планете, чреватой жизнью, определим как *преджизнь*. Она не «зерно» биологических отношений, а «предпочва» для них. «Почвообразование» — развертывание молекулярной структуры, ее усложнение. Универсальным способом последнего признаем объединение молекул. Тогда необходимо и достаточно исследовать межмолекулярные отношения (признав молекулы элементарными объектами, не имеющими в контексте проводимого анализа внутреннего строения).

Такой взгляд на химическую эволюцию естествен для биолога, ориентирующегося в своей области на примат межорганизменных отношений.

## 2. Преджизнь: развертывание многообразия межмолекулярных отношений

Когда вопрос о происхождении жизни ставится в общей форме, т. е. как проблема формирования ансамбля биологических отношений — в едином (инвариантном) наборе во всех случаях (вариантах) его реализации, то молекулярная преджизнь должна восприниматься не как физико-химическое, а как предбиологическое состояние (в одном из своих вариантов). Оно не нуждается в анализе с позиций собственно физики и химии; в частности, наша задача не требует строгого определения молекулы, необходимого названным наукам (общего представления о ней, которое дают элементарные курсы физики и химии, будет достаточно).

Будем исходить из того, что жизнь возможна в разных физико-химических условиях (не обязательно обусловлена наличием

---

<sup>1</sup> Апория — противоречие, кажущееся логически неразрешимым; отражение противоречивости мира в нашем восприятии.

белков, нуклеиновых кислот и т. д.), однако не при любой молекулярной структуре. Признаем также, что эта структура способна развиваться из состояния, исключающего жизнь, до этапа, когда появляются условия жизни. Закономерности ее развития (развертывания) и будут нас интересовать.

Если (допустим это) развертывание молекулярной структуры протекает как саморазвитие, элементарным объектом его анализа станет молекула, взаимодействующая с себе подобными. Тогда она не состоит из атомов, ионов, радикалов и т. п., т. е. — неделима.

Молекула предстоящего анализа — совокупность межмолекулярных отношений. Нас будут интересовать не их механизмы, а две формы их проявления: объединение и разъединение молекул. Понимаемое в широком смысле объединение молекул возможно в двух вариантах: во-первых, как слияние нескольких в одну, не превращающее прежде самостоятельные объекты в части образующегося; во-вторых, как группирование, или агрегирование, сохраняющее у молекул их прежние способности сливаться и делиться (и в группе, в агрегации). Соответственно и разделение молекул не следует считать переходом скрытой многомолекулярности в явную: в агрегациях и до их распада множественность молекул явна, а в молекуле, возникшей путем слияния, ее нет.

Таким образом, внутримолекулярные процессы нацело исключаются из обсуждения. *Предмет исследования — только межмолекулярные отношения, их развивающееся (развертывающееся) многообразие.*

Многообразие создают разные типы молекул; его изменение, в частности направленное изменение — развитие, обеспечивают переходы молекул (из) одного типа в другой.

Создание формального аппарата, необходимого для анализа межмолекулярных отношений, начнем с введения первых обозначений:

- — вся совокупность неагрегированных молекул одного типа;
- вся совокупность агрегированных молекул одного типа;
- — переход молекул (из) одного типа в другой.

Возможны следующие переходы:

$$\bullet \longrightarrow \bullet \quad (1)$$

$$\bullet \longrightarrow \quad (2)$$



→ (3)

• ← (4)

Эти четыре отношения делятся на две группы.

Первая группа (случаи 1 и 3) — лишь направление вектора различает типы молекул, выделяя:

• ← — возникающие и растущие совокупности молекул;  
←

← • — убывающие и исчезающие совокупности молекул.  
←

Переход меняет *численное соотношение* молекул разных типов. Его можно интерпретировать либо как слияние, либо как деление молекул. Иными словами, это или реакция соединения, или реакция разложения, т. е. в любом случае — химическое превращение.

Вторая группа (случаи 2 и 4) — и знаки совокупностей, и направление вектора различают типы молекул, выделяя не только их, но и типы перехода молекул:

• → — агрегирование;

• ← — дезагрегирование.

Переход с необходимостью меняет *взаимное положение* молекул (распределение в пространстве). Их генеральную совокупность характеризует новое физическое состояние. Химические превращения при этом возможны, неопределенны (либо реакция соединения, либо реакция разложения) и должны быть учтены в полной картине изменений, которая далее будет рассматриваться как физико-химическое преобразование.

В трех из четырех отношений перехода участвуют неагрегированные молекулы. Полагая, что они (а не агрегации) первичны в молекулярном многообразии, исключим из процессов преджизни взаимодействия между агрегациями. Анализируя предбиологическую ситуацию, ограничим круг ее элементарных процессов четырьмя. В него войдут: 1) реакция соединения, 2) агрегирование, 3) реакция разложения, 4) дезагрегирование.

Если агрегирование и дезагрегирование удалось записать в знаковой форме (правда, оговорив потом, что наряду с физическими

изменениями изображены и неопределенные химические превращения), то вопрос о графической передаче реакций соединения и разложения нужно решить. Для этого разделим молекулы на следующие типы:

*неделимые* (но слагаемые), т. е. реагенты реакций соединения и продукты реакций разложения (но не соединения);

*неслагаемые* (но делимые), т. е. реагенты реакций разложения и продукты реакций соединения (но не разложения);

*неопределенные* (и слагаемые, и делимые), т. е. и реагенты, и продукты реакций соединения и разложения.

Выделим в пространстве межмолекулярных отношений три поля — для каждого из типов молекул:

Неделимые  
молекулы

•

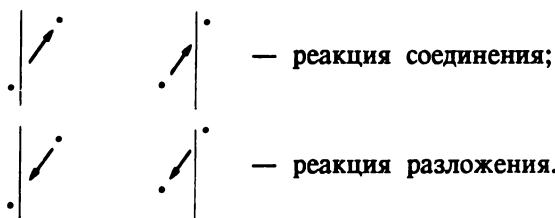
Неопределенные  
молекулы

•

Неслагаемые  
молекулы

•

Знак перехода из левого поля в правое обозначит реакцию соединения, вектор противоположного направления — реакцию разложения. Обе реакции «в чистом виде» — не осложненные сопряжением с агрегированием или дезагрегированием — могут быть записаны в двух вариантах:

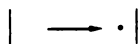


Уточняющую характеристику получают неопределенные молекулы: из них исключаются либо неделимые, либо неслагаемые молекулы (т. е. которые участвуют в реакции в качестве ее второго компонента).

Многообразие химических превращений неагрегированных молекул, записанное ранее как




что в разделенном на поле пространстве отношений принимает вид



не исчерпывается четырьмя записанными реакциями. Это частные случаи, сумма которых не передает возможность неопределен-

ных молекул объединиться в неслагаемые или разделиться на неделимые.

Общая форма реакции соединения (разложения) может быть получена, причем в предельно сжатом виде, как одно отношение, если рассмотреть взаимодействие не двух, а трех типов молекул в том же трехпольном пространстве:

 — реакция соединения неагрегированных молекул в общей форме, где

- | — неделимые молекулы,
- ← — неопределенные для реакций соединения (слагаемые или неслагаемые), делимые,
- ← • — слагаемые, делимые.


Последняя характеристика последнего типа молекул необходима, чтобы не нарушить условие, сформулированное в определении:

- — вся совокупность молекул определенного типа, различить
- | →      и      ← •

Удвоение знака перехода с центростремительным расположением векторов отныне будем рассматривать в качестве нового знака:

← → — знак объединения, или сложения.

Реакция соединения в общей форме может разместиться только в левой половине пространства отношений, где нет места неслагаемым молекулам. В этой же половине в общей форме записывается реакция разложения неагрегированных молекул, так как среди ее продуктов неслагаемых молекул быть не может (по определению). Таким образом заполняется левая часть пространства межмолекулярных отношений:

 — реакция разложения неагрегированных молекул в общей форме, где типы молекул отличаются от типов молекул реакции соединения тем, что меняются с ними ролями: реагенты становятся продуктами реакции, и наоборот.

Все химические реакции, протекающие вне агрегаций:

1) расположились в два уровня в левой половине пространства отношений, 2) отдали правую половину физико-химическим преобразованиям.

[Для записи отношений были введены знаки связи (  $\longrightarrow$   $\longleftarrow$  — знак разъединения, или деления) и знаки

ограничения (  $\bullet$  ,  $\cdot$  ,  $|$  — знак границы), что перекликается с разрабатываемым рядом философов представлением об отношении как единстве связи и ограничения.]

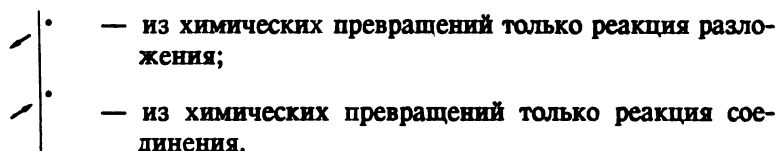
Весь набор химических реакций преджизни (и соединения, и разложения) может протекать в трех ситуациях:

1) вне связи с агрегациями (что уже записано двумя отношениями);

2) в связи с агрегированием;

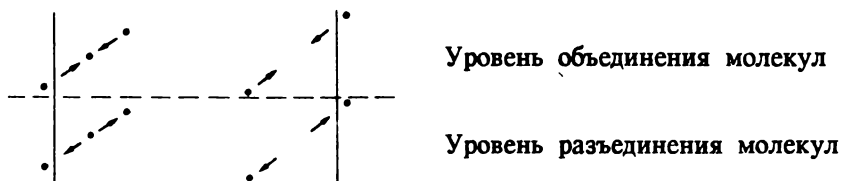
3) в связи с дезагрегированием.

То, что агрегирование может быть сопряжено с разложением молекул, а дезагрегирование — с их соединением, демонстрируют следующие отношения:



Следует учесть, что когда сдвоенные знаки используются для передачи не одного, а двух типологически разных преобразований (химических и молекулярно-физических), то их направления могут быть встречными: агрегирование + разложение, дезагрегирование + соединение.

Однако в первом случае разделившиеся молекулы входят вместе с другими в агрегацию, т. е. объединяются, а во втором — слившиеся молекулы выходят вместе с другими из агрегации, т. е. разъединяются. Два уровня многообразия межмолекулярных отношений, складывающих преджизнь, можно назвать:



Уровень объединения признан в многообразии начальным (I) из соображений первичности, исходности в структуре неделимых молекул. Оба процесса этого уровня начинаются одновременно и практически мгновенно дополняются — все же вторичными — процессами II уровня.

Четыре отношения передают предбиологическую ситуацию: молекулярная преджизнь — *все многообразие реакций соединения и разложения, идущих вне связи с агрегациями и сопряженно с агрегированием и дезагрегированием и сочетающихся с участием в последних процессах неслагаемых молекул.*

Эта ситуация может перерасти в другую, но тоже и только физико-химическую, которая, во-первых, обеспечит условия реализации принципиально иных, не вещественно-энергетических — биологических — отношений, а во-вторых, будет сосуществовать с этими новыми отношениями.

За преджизнью может возникнуть молекулярная среда жизни.

### 3. Среда жизни: «до и после востребования»

Среда жизни — новый (III) уровень в разворачивании многообразия межмолекулярных отношений. Уже освоенные термины «преджизнь», «среда жизни» подталкивают к тому, чтобы развернутую в истории молекулярную структуру биолог поделит на два состояния.

В пользу такого мнения свидетельствует теснейшая связь выделенных выше I и II уровней. Каждый из них подпитывает другой, поставляя ему материал: реакции соединения формируют молекулы, способные к реакциям разложения; продукты последних готовы к химическому объединению; рождение агрегаций — условие для начала дезагрегирования, а оно, в свою очередь, позволяет продолжаться собиранию молекул в агрегации.

Среда жизни иначе отделена от преджизни, чем ее уровни друг от друга. Среда жизни не дополняет, а сменяет преджизнь, не ликвидируя ее, а отодвигая за новые границы, в которых продолжится развитие молекулярных структур.

Признавая существование двух последовательных состояний молекулярной структуры, следует выделить три уровня разворачивания межмолекулярных отношений, как три шага (этапа), ведущих к появлению жизни на планете.

Предложенная запись уровней (состояния) преджизни передает:

- 1) набор складывающихся предбиологическую структуру отношений,
- 2) распределение этих отношений в обеспечивающем их существование пространстве.

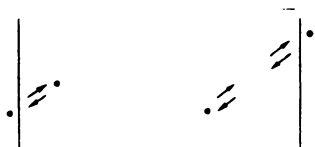
Взаимосвязь процессов не выявлена, за исключением сопряженности агрегирования и дезагрегирования с химическими реакциями соединения и разложения.

Переход от выделения набора межмолекулярных отношений к складыванию их в ансамбль — первое условие описания (появления) среды жизни. Ее трактовка не как второго состояния физико-химической ситуации, а как третьего уровня в развертывании многообразия межмолекулярных отношений позволяет использовать в рассуждениях *метод триады*, расчленяющий завершенный процесс развития на три этапа: *тезис, антитезис и синтез*.

Первый уровень нашей схемы — *объединение молекул* — будем рассматривать как тезис — набор отношений, прямо ведущий к формированию среды жизни (+). Второй уровень — *разъединение молекул* — есть антитезис: те же типы молекул вступают в противоположные отношения, которые необходимы для поддержания среды жизни, но косвенно, а непосредственно, будучи вырванными из ансамбля, ведут к ее разрушению (-).

Синтез предполагает *объединение разноуровневых отношений, качественно изменяющих ситуацию*. Четыре процесса сводятся к двум двумя способами.

Первый из них — сложение в один обоих процессов одной половины пространства отношений с укрупнением типов молекул. При такой операции молекулы-реагенты и продукты реакции с единой химико-физической характеристикой (неделимые, неопределенные, неслагаемые; входящие в агрегации, выходящие из агрегаций, не участвующие в агрегировании — дезагрегировании) перестают различаться, предстают одним типом, а рассматриваемый этап формирования молекулярного многообразия — одним уровнем:



Уровень объединения и разъединения молекул

Все агрегированные (в то же время обязательно неопределенные) молекулы стали одним типом, а неагрегированные сгруппировались вместо 10 типов в 4: 1) неделимые, 2) неопределенные и не участвующие в агрегировании-деагрегировании, 3) неопределенные, участвующие в этих процессах, 4) неслагаемые.

Изменился также знак связи (вместе с изменением отграничения, выразившимся в перекройке границ между типами молекул): знак

перехода оказался замененным на  $\rightleftharpoons$  — знак взаимоперехода, или обменной связи.

Преобразования, затронувшие обе стороны отношения, внесли существенную новизну, зафиксировав молекулярные круговороты, хотя они подразумевались уже тогда, когда речь шла о взаимодополнительности I и II уровней, а теперь лишь приняли явный вид.

В итоге первый способ объединения отношений позволил лишь выразить в знаковой форме некую сумму представлений, возникающую при совместном рассмотрении процессов, записанных изначально четырьмя отдельными отношениями. Сжатая запись и четкое выявление круговоротов — вот, пожалуй, и вся новизна. Молекулярное многообразие не перешло в новое качество, оставшись преджизнью. Синтеза не получилось, хотя и удалось *сложение*.

Второй способ объединения разноуровневых отношений нуждается в предварительном пояснении.

От набора к ансамблю отношений можно перейти лишь обнаружив связи между всеми исследуемыми отношениями. Все четыре отношения преджизни предстают неким единством, состоящим из исходного отношения и трех производных, полученных преобразованием первого, если каждое характеризуется двумя параметрами, принимающими два противоположных значения (+ и -). Один из нужных нам параметров уже упоминался со знаками «+» и «-» как объединение и разъединение молекул. Теперь назовем оба.

Параметры межмолекулярных отношений:

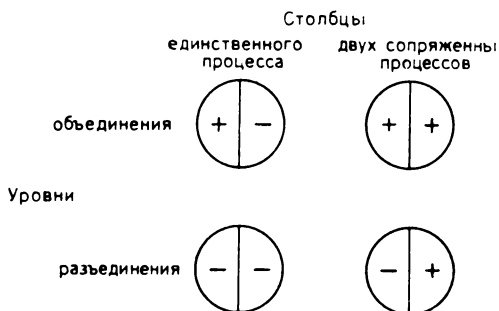
I. Направление процессов, сопрягающихся с жизнью:

- 1) прямой поддержки — объединение молекул (+),
- 2) косвенной поддержки — разъединение молекул (-).

II. Число процессов, сопрягающихся с жизнью:

- 1) полное (достаточное) — два (химический и молекулярно-физический) (+),
- 2) неполное (недостаточное) — один (химический) (-).

Четыре отношения преджизни получают следующие знаки (слева — направление, справа — число процессов):



На уровне I нужно выделить исходное отношение. Поскольку и реакцию соединения, и агрегирование нельзя не признать равно первичными, одновременно возникающими, оба способа объединения молекул следует считать начальными.

Докажем, что каждое из них имеет три производных отношения: объект, который характеризуют два параметра, принимающие положительное и отрицательное значение, преобразуется либо сменой одного знака, либо обоих, т. е. тремя путями. «Полуизмененные» варианты соседствуют с начальным: один по горизонтали (на уровне), другой по вертикали (в столбце).

Объединение двух отношений, каждое из которых обладает одним из параметров со знаком начального варианта, возвращает к нему, но в то же время наделяет возникающее объединенное отношение признаками, не свойственными первичному и взятыми у его полной противоположности.

Так, если начальное отношение передается знаками «+ —», а его антитеза — знаками «— +», то объединяются отношения со знаками «+ +» и «— —», что в итоге дает удвоение: «+ + — —», т. е. оба параметра с двумя возможными значениями. Аналогично, при начальном отношении «+ +» и антитезе «— —» возникающее объединенное отношение имеет те же двоякие знаки: «+ + — —».

Попарное сложение отношений по вертикали (да и по горизонтали) приводит к иным результатам: «+ — — —» и «+ + + —», т. е. не может соединить в одном отношении все значения обоих параметров.

Когда же такое «+ + — —» соединение получается, то это уже больше, чем сложение пары отношений: осуществляется синтез как *концентрированная передача всего разноуровневого и разностолбцового многообразия*.

Синтез отнюдь не прямолинейное и потому весьма грубое сложение начального тезиса и его полного антитезиса. Путь к нему лежит через «полутона», «полуизмененные» варианты исходного состояния много (двух-) планового отношения.

Перейдем к процедуре синтеза двух уровней многообразия межмолекулярных отношений, заметив, что для этого придется — с целью укрупнения типов молекул — создать для них и такой:

— агрегации и приравненные к ним совокупности неагрегированных молекул.

Сложение отношений ликвидировало уровневое построение многообразия. Вопрос о том, перемещаются ли объединительные процессы на уровень разъединения или разъединительные — на уровень объединения, не имел смысла.

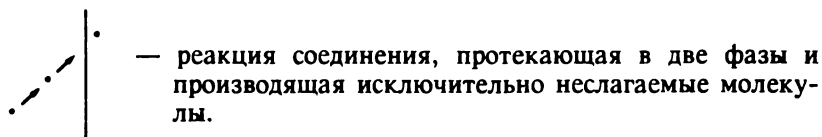
Метод триады выстраивает трехуровневую схему. Необходимо решать, опускать ли отношения объединения «вниз» или, напротив,



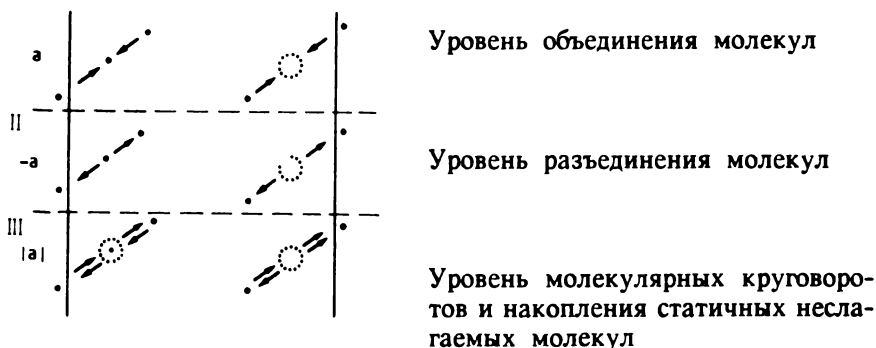
поднимать отношения разъединения «вверх» (перекрестное движение оголит одну из половин пространства отношений и потому отвергается сразу).

Переход с I уровня на II был обеспечен изменением отношений верхней горизонтали. Поэтому и переход со II уровня на III выразим как перестройку предшествующего, т. е. к разъединительным процессам опустим объединительные.

Сложение ситуаций «— —» и «++» в левой половине пространства отношений сложностей не вызывает. Напротив, в их правую половину нельзя перенести запись реакции соединения в общей форме. Из попадающих в крайнее поле неопределенных молекул в нем остаются только неслагаемые, но они не могут участвовать в реакциях соединения. Выход из затруднения один: представить эти реакции частным случаем, изменив направление одного из знаков перехода. Уровнем разъединения не будет отторгнута:



Теперь можно обозначить (выделить и записать в знаковой форме) все три уровня развертывания межмолекулярных отношений, где  $a$  — тезис,  $-a$  — антитезис,  $|a|$  — синтез, взаимно уничтожающий все знаки всех параметров процессов:



Записана полная и инвариантная структура предбиологического молекулярного многообразия: полная, так как все процессы, готовящие условия жизни, представлены; инвариантная, так как возможные варианты, в которых структура реализуется (белковая или иные), не конкретизируются.

Последний (третий) уровень — одновременно и *преджизнь*, и условия жизни — *среда жизни до востребования*.

Поскольку синтез включает (использует в качестве способа осуществления) сложение, среда жизни поддерживает молекулярные круговороты. Однако они выглядят неполными: часть неслагаемых молекул (вычлененная как особый тип из неопределенных) не участвует в химических превращениях (реакциях соединения и разложения) стабильна в этом плане, количественно растет. Запись обнаруживает лишь вещественно-энергетический круговорот, состоящий из процессов агрегирования-деагрегирования и реакций соединения-разложения, причем последние протекают исключительно в агрегациях или приравненных к ним совокупностях молекул (самосборка необходимых для жизни — органических — молекул преобразована).

Выпадение стабильных неслагаемых молекул из вещественно-энергетического цикла еще не означает, что они не входят ни в какие *молекулярные круговороты*.

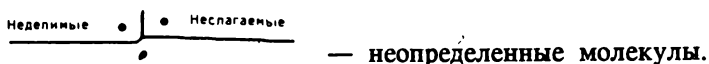
Именно *стабильные*, т. е. *неслагаемые* и *неделимые* молекулы (неделимость, уже упоминавшуюся, также следует подчеркнуть), если они способны не только к выходу из агрегаций, но и к встраиванию в них, могут обеспечивать преемственность физико-химической организации неустойчивых — распадающихся и возникающих — совокупностей молекул. При оговоренных условиях на молекулярном уровне сформируется второй, дополнительный к вещественно-энергетическому, *информационный круговорот*.

Попытаемся показать, что он возможен.

Чтобы выделить неслагаемые — неделимые молекулы в качестве особого типа, перестроим классификацию молекул, распределив их сначала по двум группам:

- — определенные молекулы;
- — неопределенные молекулы.

Второй шаг приводит к привычному делению:



На границе неделимых и неслагаемых располагаются:

- † — неделимые — неслагаемые молекулы, или информационные макромолекулы.

Термин, вводимый со вторым названием — *макромолекулы*, — подчеркивает, что возникают они не из «немолекул» (предмолекулярных структур) и не в результате реакций разложения, а как итог цепочки реакций соединения, т. е. неделимы не потому, что просты, а потому, что сложны. Знак, появившийся для них, уже начертанием выделил совокупность макромолекул † из совокупности молекул ••.

Если совокупность молекул в анализируемом многообразии получает физико-химическую характеристику отнесением к одному из трех полей пространства отношения, то макромолекулы фиксируют эту характеристику в самом знаке совокупности, который передает неделимость — неслагаемость, и включение в агрегации молекул (не макромолекул), и выход из них. Тем самым для макромолекул перестают существовать границы полей. Их исчезновение означает, что при взаимодействии с макромолекулами все молекулы оказываются неопределенными (в химическом отношении), а подразделяются только на агрегированные и неагрегированные.

В пространстве без прежних границ теряет смысл проделанное выше изменение направления знака перехода. Сохранив знак обменной связи, можно поставить вместо знака неслагаемых (и неделимых) молекул знак макромолекул. Такой подстановкой допускается, что макромолекулы не только сохраняются при дезагрегировании (что было зафиксировано как накопление статичных неслагаемых молекул), но и включаются в агрегации (что отнюдь не следует из предыдущих рассуждений и должно быть постулировано). В пространстве межмолекулярных отношений, но утрачивающем поле, вне полей можно записать:



— отношение информационного круговорота.

Точнее, здесь два круговорота:



— круговорот, сохраняющий качество информационных макромолекул;



— круговорот, изменяющий их количество.

Таким образом, если и только если формирующиеся в агрегациях и сохраняющиеся вне их (после выброса или после распада агрегаций)

макромолекулы включаются в новые агрегации (существующие или возникающие) и если эти макромолекулы берут на себя функции (что вероятно) хранения и передачи информации, на молекулярном уровне завершается формирование условий жизни и вместе с нею появляется среда жизни в собственном смысле слова.

Итак, к среде жизни «до востребования» добавилась среда «в собственном смысле слова». В какой связи они? Выражение «до и после» скрывает вопрос: каким образом первая фаза порождает (переходит во) вторую? Есть ли на это ответ?

В структуре развертывающегося многообразия межмолекулярных отношений два ее уровня (I и II) — объединения и разъединения — складываются в одно состояние — преджизнь. В противовес этому объединению последний (III) уровень — среда жизни — разъединен на состояния «до и после востребования». Раздвоение связано с тем, что среда дает возможность, во-первых, проявиться ансамблю биологических отношений («появлению жизни») и, во-вторых, сосуществовать с одним из вариантов молекулярной структуры («существованию жизни»).

Два состояния среды жизни с еще меньшим правом, чем два уровня преджизни, можно рассматривать во временной последовательности. Скорее, это две стороны (или формы) связи жизни с ее средой. Историческая и структурная? Важнее увидеть проблему в сопряжении исследования двух многообразий на переходе из потенциального состояния в актуальное. На стреле времени? Нет, вне его — в круговороте, вечном для инвариантных структур.

С точки зрения реализации биологических отношений формирование — накопление стабильных макромолекул и приобретение ими роли хранителей-переносчиков информации — один момент естественной истории. С точки зрения развертывания молекулярного многообразия его третий, завершающий, уровень един как два круговорота — вещественно-энергетический и информационный (в записи среды жизни «до востребования» крайне неудобен для интерпретации знак  $\Rightarrow$  ).

Зачем последний уровень развернутой структуры межмолекулярных отношений делить на две горизонталы, если среда жизни становится таковой лишь в единстве с жизнью и в противоположении ей? Для того чтобы показать: анализу нужна ее потенциальная составляющая.

Выход на эту составляющую позволяет рассмотреть некое виртуальное состояние<sup>1</sup>, т. е. такое, которое, не вписываясь в

---

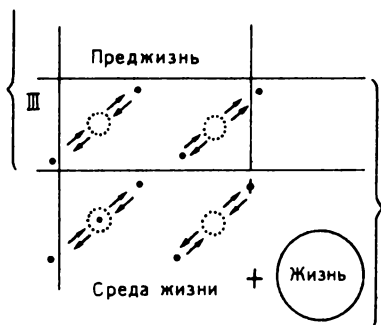
<sup>1</sup> Виртуальные состояния: в физике — переходные состояния в превращениях элементарных частиц, в которых обнаруживаются (или представляются обнаруженными) нарушения законов сохранения, но которые необходимы для объяснения переходов; противопоставляются реальным состояниям, так как не регистрируются и не могут регистрироваться наблюдателем.

«реальную», эмпирически наблюдаемую последовательность состояний, необходимо для теории, объясняющей явление.

*Потенциальная среда жизни* (до востребования, виртуальная) высвечивает условия:

- 1) формирования завершающего уровня многообразия межмолекулярных отношений,
- 2) реализации начального уровня многообразия биологических отношений.

Итоговая схема с двумя вариантами записи среды жизни позволяет рассматривать преджизнь как потенцию возникновения жизни независимо от того, проявилась ли она на планете.



Уровень круговоротов и накопления информации (III) — область сопряжения молекулярной и биологической структур

Для того чтобы представить молекулярное состояние среды жизни как два круговорота — вещественно-энергетический и информационный, — необходимо было выйти на промежуточную запись: «уровень круговоротов и накопления стабильных неслагаемых молекул».

Чтобы обнаружить ансамбль биологических отношений, есть один путь — взглянуться в ту же промежуточную пару отношений:



#### 4. Сопряжение молекулярной и биологической структур: вариант среды и инвариант жизни

Появление среды жизни вытесняет преджизнь за рамки проводимого анализа, а не из природы (и не с планеты): процессы, сложившиеся на предбиологическом уровне, продолжают идти, но сопряжены с биологическими отношениями не они, а те, что стали

результатом их синтеза. После него формируется *молекулярная среда жизни* с двумя ее характерными особенностями.

Во-первых, специфические молекулы, становящиеся условием жизни, образуются в химических реакциях, которые идут только в агрегациях (или приравненных к ним совокупностях молекул). Химические превращения неагрегированных молекул остаются в преджизни. Только в агрегациях производятся органические вещества.

Во-вторых, информационные макромолекулы, накапливающиеся и стабильные, включаются в особый новый круговорот. Они появляются в агрегациях не в химических реакциях, а захватом (или внедрением) при агрегировании. Их круговорот — не в цикле разрушения — воссоздания, а в смене вхождения агрегации выходом из нее. Хранение и перенос информации макромолекулами обеспечивают преемственность (родственное сходство) молекулярных структур возникших агрегаций с исчезнувшими.

Агрегации и макромолекулы вступают в отношения, для описания которых пригодны — и отнюдь не в переносном смысле, хотя и со своими нюансами, — термины (а за ними стоят понятия), традиционно относимые к биологическим.

Агрегациям свойственно *питание* как включение новых молекул в протекающие в них химические превращения. А если происходит отторжение нераспадающейся агрегацией трансформированного ею молекулярного материала, то это *выделение*.

Питание и выделение вовлекают неагрегированные молекулы в *обмен веществ*, складывающийся из двух фаз-процессов: физических преобразований (агрегирование и дезагрегирование), обеспечивающих *обмен с внешней средой*, и химических реакций в агрегациях — *метаболизм*.

В обмене веществ участвуют:

 — совокупность питающихся (и выделяющих) агрегаций;

 — питательная (внешняя) среда.

В обмене веществ созидание и разрушение равноправны. В ходе его предельно сложные молекулярные структуры неизбежно распадаются на элементарные. И если обмен веществ не регулируется внешним по отношению к нему механизмом, то устойчивость его сложных молекул не обеспечена, непрерывность среды жизни не гарантирована. Функцию таких гарантов и регуляторов обменных процессов способны принять на себя стабильные информационные макромолекулы.

Задача сохранения агрегаций в круговороте веществ неразрешима, их исчезновению может противостоять возобновление повторением.

Последнее же предполагает преемственность, связанную, в свою очередь, с выходом из круговорота, размыканием круга в линию. Линейность дополняет и организует возвращающийся в прежнюю точку цикл синтеза сохранением и передачей не синтезируемых в обмене веществ стабильных макромолекул. Однако число их необходимо увеличивать, поскольку от потерь по разным причинам убывает и множество «вечных» молекул. Чтобы восполнять (и наращивать) его, нужен иной, чем синтез, способ умножения — тиражирование копий, или *репликация*. Подобно синтезу и во взаимодействии с ним, поставляющим вещество, она протекает в агрегациях.

Репликация дает макромолекулы, новые по веществу, но сохраняя их прежнюю информационную структуру, т. е. обеспечивает *наследование*.

В наследовании участвуют:

1) агрегации двух типов, или в одной из ролей, необходимых процессу:


 — донор-предок;

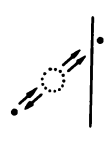
 — реципиент-потомок;

2) совокупность стабильных макромолекул:

 — информационная (внешняя) среда.

Осмысленные в двух кругах понятий отношения среды жизни можно и назвать соответственно им:

 — пищевое отношение на молекулярном уровне, т. е. воспроизводство органических молекул в ходе обмена веществом между агрегациями и питательной средой;

 — генеалогическое отношение на молекулярном уровне, т. е. расширенное воспроизводство информационных макромолекул в ходе обмена информацией между агрегациями и информационной средой:



Названия отношений не должны создавать иллюзии, что в ползрении появилась жизнь: объектом осталась физико-химическая структура.

Характер исследованию задала установка на познание молекул в отношениях между ними. Она не изменилась и пока сохраняется, объекта иного — другой науки (биологии) — не будет.

Что делать, чтобы стать биологом?

Взять на вооружение принцип дополнительности Бора<sup>1</sup>, заслуживающий того, чтобы лечь в основу всей методологии конкретных наук. Его понимают по-разному, но суть принципа в следующем: явление, которое эмпириком воспринималось и описывалось как единое (одно), в теоретическом объяснении предстает разными (многими, минимум двумя) явлениями.

Развертывание многообразия межмолекулярных отношений, по существу, закончилось записью генеалогического отношения в его первой, выведенной, форме — «до востребования». Она была признана виртуальным состоянием. Графическому изображению реального состояния понадобился новый постулат: стабильные макромолекулы принимают функцию хранения и передачи информации, создавая новый круговорот. Такое расширение аксиоматической базы сохранило ее физико-химический характер. Осталась неиспользованной вторая возможность — принципиальной смены точки зрения на явление.

Необходимость нового постулата возникает, когда можно пересмотреть познавательную установку: отказаться от старой и найти новую. В нашем случае такая перемена означала бы только одно: отказ рассматривать ситуацию на молекулярном уровне (межмолекулярные отношения).

Разумеется, пересмотр должен распространяться на все отношения уровня, и на пищевое тоже. С него и следует начать.

Не вышли ли мы на организм — фундаментальное понятие любой (и редукционистской, и композиционистской) концепции жизни?

Действительно, для редукциониста агрегация молекул, участвующая в пищевом отношении, и есть «организм на молекулярном уровне». Композиционисту такой «организм» не известен. Для него даже такая агрегация (и приравненная к ней совокупность молекул) — объект физико-химического, а не биологического многообразия и не более чем часть среды жизни, а именно *внутренняя среда организма*.

---

<sup>1</sup> Принцип дополнительности Бора — признание зависимости представления об объекте от инструмента, которым он исследуется, а шире — необходимое включение в природный объект свойств изучающего его субъекта; важное следствие принципа — необходимость познания действительности путем разделения прежде единого явления на два сопряженных, но по сути самостоятельных, нуждающихся для объяснения в особой теории каждое.



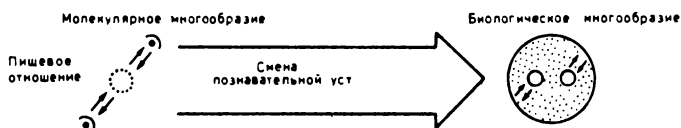
Совпадение пространственно-временных характеристик организма и его внутренней среды отнюдь не сводит их в одно явление. Объектов два и каждому нужен свой знак:

— внутренняя среда организма;

○ — организм.

Организм не состоит из молекул и не взаимодействует с ними, но всем компонентам биологического отношения находятся аналоги на молекулярном уровне. На переходе к биологическому многообразию место агрегаций молекул занимает множество организмов: в пищевом отношении — множество питающихся организмов, а место совокупности неагрегированных молекул вещественного круговорота занимает одно пищевое тело.

Единичные объекты в молекулярном многообразии не рассматривались. Теперь появилось единственное для всех организмов пищевое тело, и в записи биологических отношений нужно предусмотреть способ передавать количественную характеристику объектов делением на две группы: один — много. Сделать это просто: единичность объекта в данном отношении передает один (единственный) знак, а множественность — два одинаковых знака (два — уже много). Такое решение подсказывает обеспеченный им перенос в новое — биологическое — отношение из прежнего — молекулярного — знаков перехода прежнего типа и в прежнем числе:



Так же преобразуется:



Множество организмов взаимодействует в генеалогическом отношении с аналогом совокупности информационных молекул и молекул, обеспечивающих их репликацию; это генеалогическое тело.

Организм, вступая в биологические отношения, раздваивается (речь идет не об удвоении знака): в одном из них он *питающийся*,

в другом — *размножающийся*. Быть и тем и другим в одном отношении он не способен.

Такой организм — «агрегация» элементарных биологических тел, поставляющая конкретному отношению одно из них. Конкретные же отношения составлены либо питающимися и пищевыми, либо размножающимися и генеалогическими телами — неразделимыми парами. В обоих отношениях оба компонента равноправны (вплоть до того, что любой из них может стать ведущей стороной отношения) и потому воспринимаются как объекты одного класса — «полуорганизмы».

Если анализ биологического многообразия порождает «элементарные биологические тела», «полуорганизмы», можно ли по-прежнему утверждать: организм — биологический элемент? Можно, поскольку понятия «элемент» и «система» вводятся одновременно, а эта связка еще не рассматривалась.

Биологическая система, позволяющая сформироваться и функционировать всему ансамблю биологических отношений, одна на планете. Конкретизированная выделением основных (не сводимых к другим) типов отношений — пищевого и генеалогического, — она предстает как совокупность своих подсистем. Каждую из них можно считать и системой, но не биологической, а соответственно трофической и генеалогической.

Элемент биологической системы — организм. Он столь же неделим, как совокупность биологических отношений, сколь его функциональные роли неслиянны в одном отношении, реализуются в одной подсистеме.

Элементарные биологические тела в подсистемах (трофической и генеалогической системах) — «полуорганизмы» и «полуэлементы», т. е. функциональные роли организмов — элементов.

Представление о «полуорганизмах» не ставит (не должно ставить) под сомнение элементарность организма. Напротив, оно позволяет рассматривать элементарный уровень биологической структуры как уровень организмов: тела, воспринимающиеся сначала как их противоположность, не просто объединяются с живыми существами в один класс, они (не утрачивая специфики) включаются в число организмов. Таким образом, межорганизменные отношения занимают то же место в анализе биологического многообразия, какое межмолекулярные отношения имели в проведенном исследовании преджизни и среды жизни.

Выделить в таком объеме класс организмов (и приравненных к ним тел) и так интерпретировать *межорганизменные отношения* позволяют следующие соображения:

1) пищевые и генеалогические тела, взаимодействующие с питающимися и размножающимися организмами, уравниваются с ними качественным единством (несмотря на несовпадение количества

возможных функциональных ролей), что превращает все компоненты отношений в «полуорганизмы»;

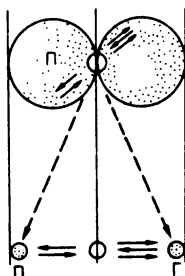
2) организмы переходят в «полуорганизмы»: могут быть пищевыми и генеалогическими телами (растительной и животной пищей; гаметами);

3) «полуорганизмы» переходят в организмы, что нет нужды конкретизировать, опускаясь до молекулярных превращений: необходимо и достаточно понимать этот переход как убывание пищевых и генеалогических тел и адекватное ему прибавление питающихся и размножающихся организмов.

Компоненты биологических отношений связаны знаком взаимоперехода, или обменной связи.

Функциональную двойственность организма и сопряженное с нею его превращение в «полуорганизмы» (  $\longrightarrow$  ,  $\longleftarrow$  ), а также

отмеченный взаимопереход (  $\rightleftharpoons$  ) поясняет схема



где П — пищевое тело,  
Г — генеалогическое тело,

⊖ — питающийся и размножающийся организм,

----> — обретение организмом функциональной роли пищевого или генеалогического тела.

Нижняя строчка схемы объединила два биологических отношения — пищевое и генеалогическое — как взаимодействия одного класса — межорганизменные, или — на языке системного подхода — межэлементные. Последнее определение пригодно и для межмолекулярных отношений, что свидетельствует об использовании конкретными науками общенаучной методологии.

Однако предстоящий анализ биологического многообразия должен существенно отличаться от схемы, реализованной при исследовании молекул, их агрегаций и приравненных к ним образований, уже тем, что первые полученные биологические отношения проде-

монстрировали не межэлементные, а элемент-системные связи, свойственные не уровню индивидов и не уровню их совокупностей, обеспечивающие единство, сцепление обоих уровней, фиксируя взаимодействия элемента со всей системой, индивида с их генеральной совокупностью, выступающей в роли целого — тела.

Аналізу биологического многообразия необходим *системный метод* во всей его полноте, тогда как на молекулярном уровне он был применен в урезанном виде. Система как таковая там не появилась, что можно объяснить иной целью исследования. Задача познания сущности (инварианта) физико-химического способа существования природных тел не стояла. Нужно было лишь представить себе состояния преджизни и среды жизни (в одном из возможных их вариантов). Когда же предстоит выявить инвариант жизни, объектом изучения становится биологическая система в полном ансамбле ее отношений: и межэлементных, и элемент-системных. Последние так и не появились в поле зрения при обсуждении молекулярных вариантов преджизни и среды жизни, в которой пищевое и генеалогическое отношения возникли и остались межмолекулярными, т. е. межэлементными.

В отличие от молекулярных пищевого и генеалогического отношений их биологические аналоги вписаны в систему, определены ею.

Более того, именно биологическая система создает пространственно-временные рамки молекулярным пищевому и генеалогическому отношениям.

Пространственно-временное совмещение, как уже было отмечено, не означает слияния объектов разной сущности в одно явление: биологические пищевое и генеалогическое отношения — взаимодействие макротел, а не молекул, о которых в новом теоретическом построении следует забыть.

Компоненты биологических отношений (не молекулы, не агрегации, не приравненные к ним совокупности) были названы, что, по сути дела, и дает им определения. Теперь можно уточнить и определение жизни: *жизнь — способ существования совокупности организмов планеты (биологической системы) и отдельного организма (биологического элемента), состоящий в сохранении ансамбля элемент-системных и межэлементных отношений — пищевого и генеалогического.*

Предварительное определение жизни включало утверждение о сохранении ее «специфическим ансамблем отношений». Теперь он раскрыт как «пищевое и генеалогическое отношения». Оба названия были введены для физико-химических процессов. Однако биологические отношения были получены не из молекулярных, а

через них: вариант среды (условия существования) анализировался для того, чтобы представить себе инвариант жизни (способ существования природных тел иной сущности).

Запись двух биологических отношений стала необходимой предпосылкой (среди других) построения общей теории жизни.

## Г Л А В А IV

### ПРЕДПОСЫЛКИ ПОСТРОЕНИЯ ОБЩЕЙ ТЕОРИИ ЖИЗНИ

Конкретная естественно-научная теория должна объяснить природное явление, которое исследователь-эмпирик обнаружил наблюдением или в эксперименте. Его вопрос толкает к созданию теории, но продуктивен лишь тогда, когда корректен. Точка зрения теоретика обеспечивает необходимую коррекцию.

В нашем случае она уже приведена — выбором композиционистского понимания жизни.

Следующим шагом должна или могла быть формулировка необходимого набора тех исходных положений, из которых складывается *аксиоматическая база теории*.

Экскурс в молекулярное многообразие не обязателен, но все же оказался полезным, так как позволил обсудить проблему соотношения биологических и физико-химических процессов и явлений, обойти которую нельзя, если всерьез отстаивать композиционистские взгляды.

Так или иначе сконструированная аксиоматическая база должна быть развернута во всей полноте заложенных в ней выводов и следствий. А для этого необходимо знать, как это делать, т. е. сформулировать *правила вывода*.

Исходная аксиоматика и правила вывода суть предпосылки (в узком понимании) построения (развертывания) конкретно-научной теории, которую как любую теорию рождает дедуктивно-аксиоматический метод познания.

#### 1. Три исходных отношения развертывающегося биологического многообразия

Понятия «пищевое отношение», «питающийся организм» и его «пищевое тело» (пища) легко вписываются в элементарные биологические представления, подготовлены обыденным, т. е. доначным, знанием. Им нужна лишь небольшая шлифовка.

Определенную сложность для восприятия представляет положение о взаимопереходе компонентов отношения: пищевого тела в питающийся организм, питающегося организма в его пищевое тело.

Смутить может сделанное выше пояснение: этот взаимопереход не следует рассматривать как обмен веществ, не нужно, объясняя его, переходить на уровень молекулярных процессов.

Если переходы обменной связи неотделимы друг от друга, образуют не внешние отношения между телами, а внутренние — в сформированном ими теле, исследованию подлежит уже не движение (переходы, взаимопереход, развитие), а структура. Слиянием противоположно направленных векторов рождается новый тип связи:

← — структурная связь.

В пищевом отношении работает именно она, объединяя его компоненты — организмы (и приравненные к ним объекты) — в биологическое тело высшей целостности — совокупность организмов планеты. Вот измененная трактовка исходного пищевого отношения, которая, как представляется, снимает трудности его усвоения:



— пищевое отношение, с помощью которого осуществлена структурная биологическая связь.

Понятия «генеалогическое отношение», «размножающийся организм» и его «генеалогическое тело» замыкаются в свой круг, где смысл, во всяком случае биологический, ясен отнюдь не всегда. Что такое генеалогическое тело? На физико-химическом уровне с ним сопряжена совокупность информационных макромолекул и молекул, обеспечивающих их репликацию. А что оно представляет собой в жизни, до сих пор разъяснено не было.

Кажется, можно не объяснять, что такое *размножающийся организм*. Его функциональная роль в ансамбле биологических отношений как будто понятна. Но ведь у него она не одна, что и было зафиксировано в четырех определениях такого организма: *донор, реципиент, предок, потомок*. Объединяются роли двумя способами. Во-первых, одним отношением, где ими наделяются разные тела, но существующие только в паре-связке: донор — один организм-индивид, реципиент — другой, но одного без другого нет; аналогична ситуация с предком и потомком. Во-вторых, роли объединяются, когда две из них берет на себя одно тело: донор — предок, реципиент — потомок. Но в таком случае оно раздвоено, участвуя, по сути дела, в двух разных отношениях, в двух процессах: первый из них — передача информации от одной особи к другой (донор — реципиент), а второй — передача информации из одного поколения (генерации) в другое (предок — потомок). В дальнейшем будет показано, что различия между двумя процессами не ограничиваются отмеченным, но и его достаточно, чтобы разбить генеалогическое отношение на два.

Одно из отношений, которое необходимо выделить, имеет достаточно полного аналога на молекулярном уровне и должно описать процесс переноса информации при помощи специфического тела (аналога информационных макромолекул). Таким телом могут быть разные природные объекты, но не любые — их круг ограничен. (Подобным же образом ограничен выбор пищевого тела в пищевом отношении.) Так получим *генетическое отношение* и его компонентов — организмы в ролях донора и реципиента и специфический носитель наследственности — *генетическое тело* (конкретизируемое в биологии на физико-химическом знании — представлениями о хромосоме, гене и т. п.).

Две особенности генетического отношения: 1) трансляция, транзит информации (наследование) и 2) использование с этой целью специфического носителя (генетическое тело) — должна отразить запись отношения:



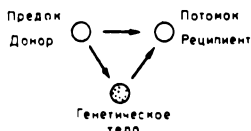
— генетическое отношение.

Наследование в линии предок-потомок может идти как по генетическому, так и по другим каналам. Для передачи информации обучением предложен термин «социальное наследование», что расширяет понятия предка и потомка, относя к ним, например, учителя и ученика. Одновременно снимается задача характеризовать носителя информации, механизм передачи. Они не исчезают, но специфичность носителя расплывается: все новые и новые природные объекты могут принимать функцию информационного тела, их круг растет и его граница не видна.

Возникает ситуация, когда передачу информации (наследование) нужно иметь в виду в самом общем, нерасшифрованном виде. В записи отношение ее достаточно передать направлением вектора:

Предок                      ○ → ○                      Потомок

Канал передачи информации можно указать дополнительно. Если он генетический, то:



Полученное отношение оказалось новым как межэлементное (межорганизменное), но по набору компонентов уже известным (чуть измененным) — генеалогическим (без генеалогического тела).

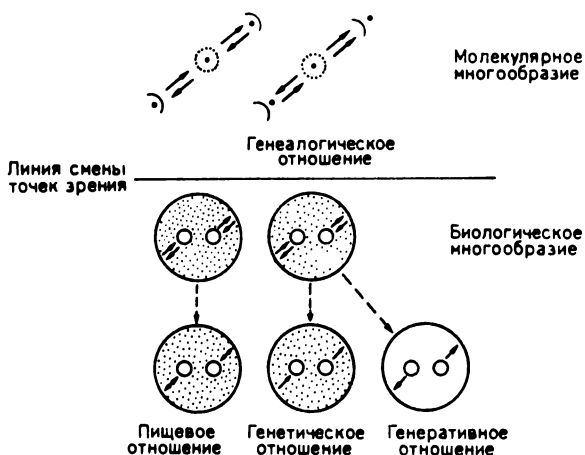
Действительно новым было отношение, включенное в генеалогическое, но выделенное выше в качестве отдельного (предок — потомок). Оно завершает ансамбль отношений, воплощающий в себе инвариант жизни, явно оказываясь вторым в комплексном генеалогическом. Приведем его к одному виду с пищевым и генетическим.

Прежде, однако, следует уточнить, какую же сторону (функцию) жизни описывает выделяемое отношение.

Генеалогию передает не только линия, но и древо. Наряду с наследованием признаков предка идет увеличение числа потомков. Запись генетического отношения эту сторону процесса (или этот процесс) подразумевает, но не передает в знаковой форме.

Принимая наследование как нечто само собой разумеющееся и как бы забывая о нем, можно сделать предметом отображения изменение числа особей, сопровождающее смену поколений.

Ее опишет *генеративное отношение*, оперирующее двумя понятиями: «предок» и «потомок». Получить его можно разложением генеалогического комплекса на составляющие, что удачно совмещается с общей картиной формирования ансамбля биологических отношений в сопоставлении с молекулярным многообразием:




Генеративное отношение можно сблизить с генетическим и противопоставить их вместе пищевому. Но можно подчеркнуть специфику генеративного отношения его противопоставлением генетическому и пищевому, вместе взятым.

Сходство генетического и генеративного отношения в том, что их компоненты соединяет связь перехода (  $\longrightarrow$  ). В противоположность структурной связи пищевого отношения (  $\longleftrightarrow$  ) это связь развития.



Разумеется, не следует думать, что пищевое отношение не развивается, не усложняется, не движется к своей высшей форме, что генетическое и генеративное отношения не служат сохранению биологической системы. Тем не менее пищевое отношение — стабилизирующая подсистема жизни, генетическое и генеративное — не просто динамичные подсистемы, но в своей связке готовят условия для появления социальной организации, на первых порах подкрепляющей биологическую, но затем ведущей к самоотрицанию жизни — вытеснению одного типа (канала) информации — генетического — другим.

Отличие генеративного отношения от пищевого и генетического в том, что для него не нужно вводить понятие «полуорганизма» и

(знак  ). В противоположность отношениям, которые сопряжены с аналогами на молекулярном уровне (и требуют двух знаков:


 и  ), генеративное отношение не имеет аналога

там, где наследование обеспечивают только специфические носители (макромолекулы) и генерализованное представление об информации и ее передаче излишне. Генерализация избавляет от конструирования генетического тела — «полуорганизма», отграниченного от функционально двуликого полного организма, и, унифицируя многообразие тел, фиксирует единственную грань между ними — отграничение индивидуальных и коллективных носителей информации:

 — индивид как носитель информации;

 — совокупность индивидов как носитель информации.

Несмотря на все, что сказано, выделение в ансамбле отношений, сохраняющих жизнь и развертывающих ее многообразие, генеративного отношения не означает возможности на биологическом уровне получать, хранить и передавать информацию внегенетическим путем.

Биологический индивид — организм. Организм в качестве двуединого тела — питающегося и размножающегося — наделен только генетическим информационным каналом, в качестве генетического тела — тоже только им. Сводимость информационного процесса к одному своему проявлению — направленному (  ) генетическому наследованию — обеспечивает единство биологического тела. Иного — внегенетического канала передачи, способности к

обмену информацией (  $\rightleftharpoons$  ) — организмам не дано. Таким образом, в биологическом ансамбле отношений

○ → ○ — передача генетической (и только) информации, но как информации вообще, без указания на определенный канал.

Правда, графически точно так же можно передать движение внегенетической информации, в частности обучение. Оно свойственно и высшим животным, но не как организмам. Внегенетический канал — признак социальной организации, обладающей собственным ансамблем отношений. Участвуя в нем, *высшее животное* — уже *совокупность* двух тел: *биологического и социального* (подобно тому, как питающееся тело предстает агрегацией молекул и питающимся организмом в зависимости от точки зрения), а *зоология*, претендуя на всестороннее изучение животных, — уже *часть не только биологии, но и социологии*.

В обоих ансамблях отношений — биологическом и социальном — *генеративное отношение* находит место и тем самым выносятся за их узкие для него рамки: оно специфично, но не как биологическое или социальное, а как *относящееся к информационным процессам вообще*.

В биологическом ансамбле генеративное отношение входит в состав генеалогического и связкой с его второй составляющей — генетическим отношением — сводит процедуру наследования к его генетическому варианту. Если бы ничего, кроме наследования признаков, генеративное отношение не включало, нужда в его специальном выделении при анализе жизни отпала бы. Однако только оно позволяет исследовать в интересующем нас многообразии не специфичный для него, но необходимый процесс смены поколений. Важнейшую его характеристику — изменение числа предков и потомков — генетическое отношение не выявляет.

Сопоставление трех отношений одного ансамбля, разбивающее их на две группы двумя способами, позволяет сделать два вывода.

Во-первых, правомерность соединения генеративного и генетического отношений в генеалогическом комплексе подтверждает их общая направленность (единым знаком связи развития  $\longrightarrow$  ) на обеспечение информационных процессов в биологической системе.

Во-вторых, не менее важное противопоставление генеративного отношения двум другим, вместе взятым (единственным знаком

отграничения ○ ), ложится в основу классификации биологических отношений по их соотношенности с отношениями иных (не биологического) уровней:

I. Биологически специфичные, но одноименные с отношениями молекулярного уровня (сопряженные со средой жизни).

1. Пищевое отношение — взаимоотношение питающегося организма и пищевого тела на основе структурной связи (связи сохранения).
2. Генетическое отношение — взаимоотношение размножающегося организма и генетического тела на основе связи развития (связи перехода).

II. Биологически неспецифичные и одноименные с отношениями на социальном уровне (общие информационным структурам).

3. Генеративное отношение (в биологическом варианте) — изменение числа предков и потомков в смене поколений организмов (количества и качества генетической информации в них).

Чтобы представить ансамбль биологических отношений в предложенном наборе, пришлось довольно долго рассуждать и о разворачивании молекулярного многообразия до пищевого и генеалогического отношений, и о свертывании генеративного отношения до одного — генетического — канала трансляции информации. Цель рассуждений — обосновать правильность расшифровки выражения «ансамбль специфических внутрисистемных отношений».

Но говорить о математическом выводе трех отношений нельзя. Возможен ли он, если исходной точкой биологии была смена точки зрения на природное явление с неизбежным моментом волюнтаризма?

Таким образом данное трем отношениям — пищевому, генетическому и генеративному — истолкование, связывающее их в единый ансамбль, есть аксиоматическая база общей теории жизни.

Ни одно из отношений еще не раскрыто — дано (введено) в единственном (можно полагать, первичном) варианте. Обнаружение всех возможных вариантов каждого, т. е. *разворачивание всего многообразия биологических отношений, и составит содержание общей теории жизни*. А для этого нужно знать, по каким правилам преобразовывать отношения.

## 2. Общая схема разворачивания многообразия биологических отношений

Прежде всего нужно указать параметры, по которым биологические отношения изменяются.

Переход от молекулярной структуры к биологическим телам был связан с их распределением по двум числовым классам: одно — много.

Единственный компонент отношения представлял собой одну из биологических подсистем — трофическую, генетическую или генеративную системы, а множество знаков (тел) — совокупность организмов этих подсистем (систем).

Тот же переход был сопряжен с изменением пространства отношения и положением тел в нем. Молекулярные и биологические

отношения были записаны при помощи трех (по числу) знаков тел — компонентов, но их положение изменилось:



Среди молекулярных тел не показано включение одних в другое

( | — не знак пространственного включения, а знак функционального равенства), биологические индивиды замкнуты своей совокупностью.

Обнаруживаются два меняющихся параметра отношений: 1) численное соотношение компонентов разного типа и 2) их взаимное положение.

Поскольку в любом биологическом отношении различаются два типа тел:

питающийся организм  $\bigcirc \leftarrow \bullet$  пищевое тело, донор

размножающийся организм  $\bigcirc \rightleftharpoons \bullet$  генетическое тело, реципиент



параметры изменяются тремя способами:

1) исходное численное соотношение компонентов преобразуется в противоположное: один — много  $\longrightarrow$  много — один;

2) исходное взаимное положение меняется на противоположное;

3) одновременно совершаются оба перехода.

При обсуждении проблемы многообразия в качестве синонима его развертыванию был использован другой термин — «развитие». У развития две стороны: изменение и сохранение определенных черт исходного состояния.

Преобразование численного соотношения и взаимного положения компонентов изменяет тип отграничения (размер и фактуру знаков тел) в отношении, но сохраняет тип связи (знак  $\leftarrow$  или  $\longrightarrow$ ) в нем.

Анализ многообразия строится как исследование отношений — внешних для организмов (элементов) и внутренних для их совокупностей (подсистем, системы), что исключает возможность обращения к понятиям молекулярного уровня.

Но именно тогда, когда рассматривалось многообразие межмолекулярных отношений, наметился общий формализованный подход

для обнаружения всех возможных вариантов отношения, меняющегося по двум параметрам, и их упорядоченного распределения по уровням — метод триады. Им следует воспользоваться и сейчас — для построения биологической теории, признавая его общенаучную методологическую ценность.

Если, характеризуя численное соотношение компонентов отношения,

а) обозначить:

единичность пищевого тела, генетического тела, потомка (что оказалось признаком первых вариантов биологических отношений) знаком +;

множественность указанных выше тел знаком —;

характеризуя взаимное положение компонентов отношения, обозначить:

закрытость пространства отношения (второй признак первых вариантов биологических отношений) знаком +;

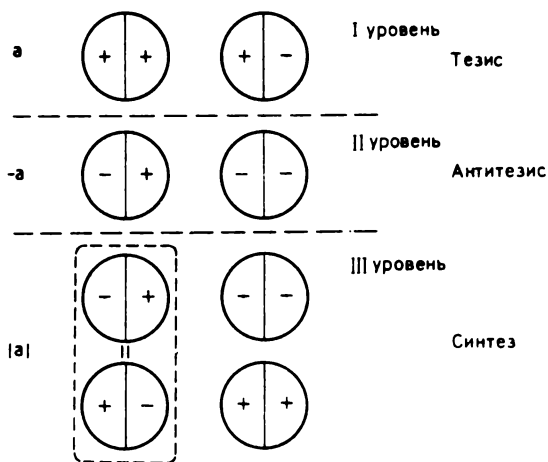
открытость пространства отношения знаком —;

б) представить каждое отношение двумя знаками:

слева — численное соотношение,

справа — взаимное положение;

в) использовать для передачи синтеза двух отношений знак =, то получим схему развертывания многообразия отдельного биологического отношения, применимую к всем трем выделенным типам биологических отношений:



Развертывание многообразия по предложенным правилам само по себе еще не приведет к значимому для нас результату: биологический смысл может внести лишь *интерпретация* знаковых выражений. Она же возможна лишь при обращении к биологической эмпирии.

В знаках и их комплексах предстоит увидеть нечто хорошо известное биологу, наблюдающему живую природу, — отождествить выводимый инвариант, поданный в стиле абстрактной живописи, с явлением жизни, когда идея открываемой картины размыта яркими «вечными» красками, приготовленными в физико-химической лаборатории.

Биологической теории мало своей «остановки на установке» (исходной аксиоматики и правил вывода), ей необходимо «пресыщение фактом» (развитая эмпирическая составляющая науки).

Таким образом, развертывание многообразия одного из биологических отношений распадается на два этапа. Их можно охарактеризовать так:

1) формальный вывод многообразия, приводимый по принятым правилам и завершающийся построением схемы, еще лишенный биологического смысла,

2) интерпретация полученной схемы, возможная лишь на базе развитой биологической эмпирии.

Для каждого типа отношений эту процедуру придется повторить.

## Г Л А В А V

### ТИПЫ ПИЩЕВОГО ОТНОШЕНИЯ

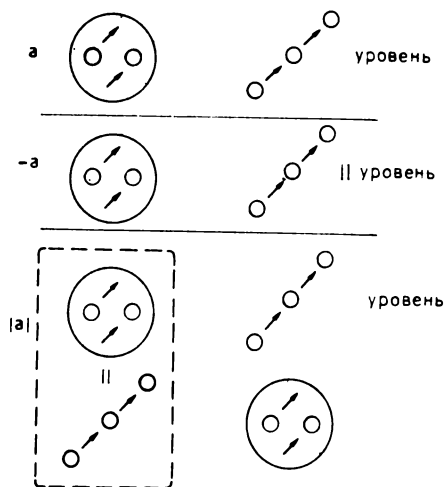
Первостепенная значимость пищевого отношения для живых существ очевидна. Тем не менее его выделение здесь в качестве основного, т. е. не сводимого к другим, типа биологических отношений не вполне отвечает взглядам сторонников композиционистского понимания жизни.

В.Н. Беклемишев выделяет среди биологических биоценотические связи, а уже как их частный случай — трофические, т. е. пищевые. М.М. Камшилов считает одной из двух групп биологических отношений «отношения экологические», а далее пишет: «*Экологические* отношения включают отношения питания, защиты от врагов, конкурентные отношения». *Пищевые* возглавляют перечень. Защита от врагов — прежде всего избегание поедания, т. е. связана с питанием. Конкуренция — в первую очередь за пищу.

Пищевое отношение явно заслуживает того, чтобы появиться при первом же делении в классификации биологических отношений, т. е. оно основное.

#### 1. Формальное построение многообразия пищевых отношений

Ранее отношение было записано в одном варианте как «множество питающихся организмов в закрытом пространстве единственного пищевого тела». Приняв его за исходный, развернем многообразие согласно правилам вывода:



## 2. Поэтапная интерпретация отдельных отношений



— взаимоотношение множества питающихся организмов и одного пищевого тела в его закрытом пространстве.

Графика и словесная характеристика ситуации позволяют истолковать ее двояко.

**Первая интерпретация.** Если множество организмов — их генеральная совокупность на планете («живой покров Земли»), а их единое пищевое тело — все пищевые ресурсы биосферы, тогда пищевое отношение описывает состояние биологической системы в целом — для всех этапов ее развития (то, что существует с момента возникновения жизни до ее исчезновения в этой области Вселенной) и в предельно генерализованном виде (так, что до рассмотрения многообразия типов пищевого отношения дело не доходит). В этот круг заключена некая *трофосфера* как носитель биологического пищевого отношения в общей форме, не разложенной на возможные варианты и включающей все частные случаи.

**Вторая интерпретация.** Если множество организмов — одна из их обособленных группировок на планете, а пищевое тело служит

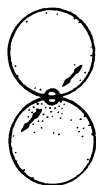
ей и конкретным местообитанием (ситуация одноклеточных водорослей в некотором объеме воды с растворенными в ней солями и газами, паразитов в теле хозяина и т. п.), то это выделенный в тропосфере *тип пищевого отношения*, определить и назвать который лучше в сравнении со следующим, одноуровневым с ним.



— взаимозменение множества питающихся организмов и одного пищевого тела в открытом пространстве отношения.

**Интерпретация.** Так как множество питающихся организмов использует одно пищевое тело, которое неделимо (в биологическом отношении), то такое питание как процесс, объединяющий много организмов с одним макротелом, можно отождествить только с его коллективным перевариванием выделяемыми многими организмами ферментов. Примером могут служить гетеротрофные прокариоты, а новый тип пищевого отношения характеризует наружное и, главное, коллективное пищеварение.

**Первый уровень многообразия типов пищевого отношения.** Два сложившихся его типа объединяет общая черта — *использование одного пищевого тела многими организмами*. При этом вполне возможно (и реализуется) питание одного организма данного уровня многими пищевыми телами, например двумя:



— расщепление одного пищевого тела на два (в частности, на воздушную массу, откуда поступают газы, и почвенный раствор, снабжающий питающийся организм водой и минеральными солями) изменяет строение организма (служит причиной появления высших растений). Стоящие в скобках примеры подсказывают, что первый уровень многообразия пищевых отношений складывают растительные типы питания.

На первый взгляд их характеристика с помощью численного соотношения питающихся организмов и пищевых тел кажется не слишком существенной: автотрофность, например, представляется гораздо более важным признаком. Но это не так. Именно изменение численного соотношения ведет к прогрессу живых существ. Разумеется, не любое количественное изменение. Что принципиально нового дает на рассматриваемом уровне прибавление одного организма (к многим)? Ничего. А что даст прибавление нового пищевого тела (к прежде единственному)? Преобразование строения организма с его прогрессивным изменением (высшие растения). Важно отметить, что



на растительном уровне ведущая сторона пищевого отношения, иницилирующая биологический прогресс,— пищевое тело.

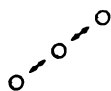
Типами питания на этом уровне оказываются (слева направо) политрофный растительный и гетеротрофный растительный.

Переходим к отношениям следующего уровня.



— взаимодействие множества пищевых тел и одного питающегося организма в его закрытом пространстве.

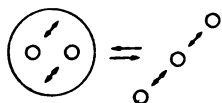
**Интерпретация.** Ситуация расшифровывается вполне определенно, внутренне, а точнее, индивидуальное пищеварение.



— взаимодействие множества пищевых тел и одного питающегося организма в открытом пространстве отношения.

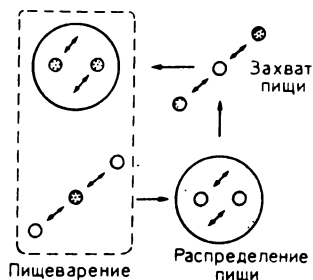
**Интерпретация.** Это какой-то момент питания одного организма многими пищевыми телами. Но какой именно? До сих пор моменты связывались с этапом пищеварения, которое уже появилось в обоих своих противоположных вариантах. Если это тоже пищеварение, то весьма странное и не известное эмпирической зоологии — наружное индивидуальное (переваривание или полупереваривание добычи в ее собственной оболочке — не наружное, а в желудке, в который обращены покровы жертвы). Для данного уровня многообразия внутреннее индивидуальное пищеварение уже записано, но остается непонятным, как пищевые тела попали внутрь тела. Контакт с ними должен быть установлен тогда, когда они находятся еще вне организма. Полагая, что отношение передает именно этот момент, выделим его как *захват пищи*.

Второй уровень многообразия типов пищевого отношения. Два его отношения — *две фазы одного процесса — захват пищи и индивидуальное пищеварение*. Их следует объединить знаком взаимоперехода в один тип отношения и назвать его:



— *протозойный тип питания* (двухфазный пищевой цикл, состоящий из захвата пищи и индивидуального пищеварения).

Новый тип — первый среди животных типов питания, но, прежде чем давать им общую характеристику, запишем второй:



— метазойный тип питания (трех-фазный пищевой цикл, включающий захват пищи, пищеварение и распределение пищи).

**Интерпретация.** Цикл включает не изменившуюся по сравнению с предыдущим отношением фазу захвата пищи, модифицированную фазу пищеварения и новую фазу распределения пищи.

Новое отношение одно формирует третий уровень многообразия типов пищевого отношения, объединяя две функциональные ступени пищевого цикла: метазоона как целостного организма и метазоона как совокупности клеток.

Синтетический характер отношения проявляется прежде всего в двойственности пищеварения. Оно протекает, во-первых, на ступени целостного организма и подобно протозойному в том, что один организм, используя множество пищевых тел, демонстрирует важнейший признак животного питания — *индивидуальное пищеварение*. Но этот же процесс должен трактоваться одновременно и как *коллективное пищеварение* — на другой ступени. Такая двойственность может быть только результатом объединения множества ранее самостоятельных организмов в единый организм, причем остаточная самостоятельность бывших организмов не только сохраняется, но и определяет способ существования метазоона. Он состоит не во внутренней, а во внешней секреции ферментов у тел, обнаруживающих преимущество, — простейших животных, переваривающих пищу, и частей метазоона, выполняющих ту же функцию. И так, во-вторых, у метазоона как совокупности частей — на их ступени — происходит не только коллективное, но и *наружное пищеварение*.

Понятие, пригодное и для самостоятельного организма, и для его части, — клетка.

Таким образом, метазойный тип питания предполагает: 1) *многоклеточность организма*, 2) *внеклеточное пищеварение*, т. е. наличие специализированных клеток, выбрасывающих пищеварительные ферменты наружу (из себя).

Два типа питания, сформированные на втором и третьем уровнях пищевого многообразия, можно рассматривать как общий всем животным анимальный тип питания или, учитывая существенные различия его вариантов, как животные типы питания.

<sup>1</sup> Многоклеточное животное с внеклеточным пищеварением.

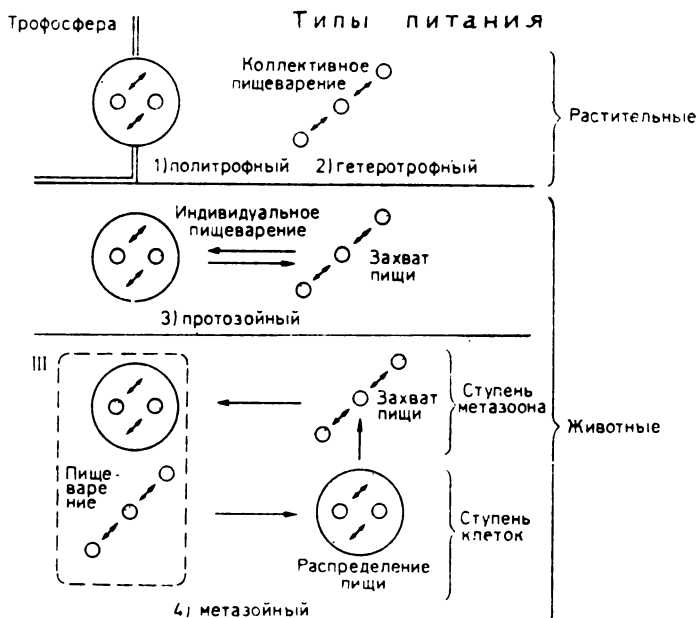
Общие черты анимального типа (животных типов) питания. Они выявляются в сравнении с растительными типами и включают в себя:

- 1) замкнутость питания в пищевой цикл при обязательности двух фаз — захвата пищи и пищеварения,
- 2) индивидуальный характер пищеварения,
- 3) принятие на себя организмом ведущей роли в пищевом отношении (если прибавление ко множеству пищевых тел еще одного принципиально ничего не меняет, то появление вместо одного питающегося организма двух, т. е. его раздвоение, означает выход на новый уровень животной организации, что будет рассмотрено в гл. VI, раздел третий.

Гетеротрофность обязательна для животных, но не служит главной характеристикой анимального питания, поскольку встречается у растений (среди них выделяется один из типов питания — растительный гетеротрофный).

### 3. Полное и инвариантное многообразие пищевого отношения

Теперь формальную схему пищевых отношений можно оживить предложенной для них интерпретацией:



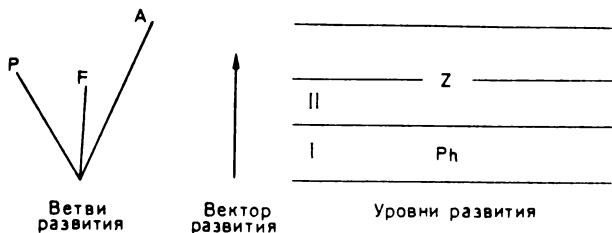
Полученное многообразие — *полное*. В него включены все возможные типы пищевых отношений — двумя способами.

Во-первых, в *трофосфере*, т. е. на уровне биологической системы в целом, реализуются все пищевые взаимодействия, но их частные случаи не выделены и любое конкретное пищевое отношение отображено в общей форме.

Во-вторых, все многообразие целиком делится на *четыре типа пищевых отношений*, т. е. любое конкретное пищевое отношение найдет свое место не только в трофосфере, но и в одном из обнаруженных типов. Обращает внимание, что степень конкретизаций идущих процессов существенно различна в разных типах. Если политрофный растительный тип питания объединяет низшие и высшие зеленые растения, грибы, многих бактерий и паразитов, то анимальный тип питания, которым принято характеризовать животных в целом, оказался разбитым на два: протозойный и метазойный. Такая видимая неравновесность разных типов питания имеет, однако, определенный и достойный внимания смысл, *выделяются как особые типы питания только те из них, которые представляют собой ступеньку на пути к высшей форме пищевого отношения*.

Полученное многообразие — инвариантное. Оно присуще любому варианту жизни, сформировавшему все уровни биологической структуры. Разумеется, ее разворачиванию (как и возникновению) на планете нужны определенные условия, но их нельзя определить точнее, чем условия развития жизни. Для инварианта характерно предельно возможное, т. е. при попытках конкретизации — практически полное, освобождение от учета условий развития, что вытесняется причинным объяснением развития структурой системы в целом, ее уровневым строением. Сказанное не отрицает существования жизни как неполного многообразия, с меньшим числом уровней и даже предполагает такую неполноту на первых этапах развития любого варианта жизни: растительный уровень возникает вместе с жизнью и способен поддерживать ее, оставаясь единственным; но лишь животный уровень, формируя метазойную организацию, завершает формирование биологической системы, переводит ее в развитое состояние и готовит условия для появления на планете социальных отношений.

Двумя группами типов питания обособливаются две половины органического мира — *животные и растения*, которые следует воспринимать как *два уровня жизни*. Так мы возвращаемся к аристотелевскому принципу классификации организмов, заслоненному ныне господствующим среди биологов восприятием формирования многообразия как процесса расхождения ветвей растущего генеалогического и филогенетического дерева. На отрицая этого, нужно все-таки различить и оценить два подхода к выявлению строения биологического многообразия:



Каждый уровень заключен в двух границах: нижней и верхней: оказаться за ними означает соответственно появиться (включая самопорождение) и исчезнуть (включая самоотрицание) явлению, телу, свойству и т. п.

Нижняя граница для растений совпадает с нижней границей жизни, верхняя для животных означает вытеснение биологических отношений социальными, т. е. самоотрицание жизни. А что значит переход с I на II уровень? Смену растительной организации животной, которая выражается в приобретении организмом способности захватывать и индивидуально переваривать пищевые тела (частицы) с утратой при этом способности питаться общим с другими организмами пищевым телом. Такой новый способ питания назван *фагоцитозом*.

Преобразование растений в животных может совершаться (и совершается) многократно в разных группах растительных организмов и отнюдь не начинается какой-то единой ветви развития, если понимать под нею некий филогенетический ствол (A). Но такой переход возможен только для растений определенной высоты организации, вернее, при их достаточной примитивности. Совершенствование растительного питания постепенно сводит на нет способность к фагоцитозу. До его утраты организм определяется: перейти на новый уровень и стать низшим животным или остаться на прежнем уровне с перспективой вывести потомков в высшие растения. Правда, высшими — с общепроизводственной точки зрения — можно назвать и растения, достигшие верхней границы своего уровня жизни, линии перехода. Тогда ими будут одноклеточные водоросли типа эвглени, а не злаки или сложноцветные.

Растения никогда не переходят положенный им предел, не изменяя себя и себе. Но, меняя обличье и сущность, они дважды оказываются за границей своего мира (или «царства»): сначала порождают низших животных, а затем воскресают при появлении высшей формы животной жизни — в виде клеточной ступени.

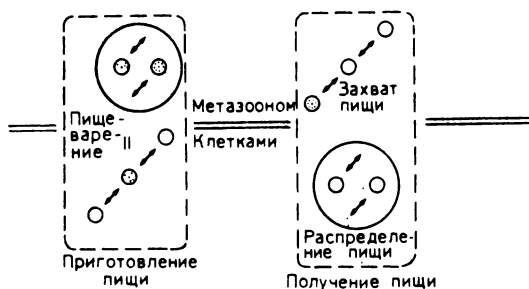
Метазоонный тип питания — синтез протозойного и растительного. Клетки метазоона в пищевом отношении ведут себя подобно

растениям: совокупность секреторных клеток изливает ферменты на одно пищевое тело (гетеротрофный растительный тип питания), а вся совокупность клеток животного погружена в одно пищевое тело (политрофный растительный тип питания) — приготовленную для всех и распределяемую между всеми пищу.

Выделение двух функционально-структурных ступеней в мета-зойном питании свидетельствует о том, что синтез не ликвидирует предшествующие противоположные уровни (тезис и антитезис), но сохраняет их в модифицированном виде, в новой объединяющей рамке.

Принятые правила вывода предписывают слияние двух производных от исходного отношения в нечто единое, содержащее в себе параметры, меняющиеся в данном типе отношений, в обоих их противоположных значениях: «— +» и «+ —» дают вместе «+ + — —». В пищевом отношении его внутренний индивидуальный и наружный коллективный варианты объединились в пищеварение во всей его полноте.

Однако такой же набор знаков (+ + — —) можно получить и путем слияния отношений второго столбца записи метазойного типа питания — захвата пищи и ее распределения. На III уровне молекулярного многообразия благодаря объединению по столбцам возникло два отношения — пищевое и генеалогическое, поскольку оба отношения I уровня были признаны равно первичными. В пищевом отношении первичным признано одно, благодаря чему метазойный цикл сложился не из двух, а из трех фаз. И все же одинаковая сумма знаков в обоих столбцах III уровня делит метазойное пищевое отношение на две стороны:



Этой схемой закончим обсуждение развернутой структуры многообразия пищевых отношений и перейдем к вопросам ее становления.

УРОВНЕВЫЕ ПЕРЕХОДЫ  
В РАМКАХ ПИЩЕВОГО ОТНОШЕНИЯ

Рассмотрим возможные пути переходов в многообразии пищевых отношений с низших уровней на высшие, сразу уточнив, как будем понимать слово «возможный» и термины «высший» и «низший».

Возможный переход — вариант преобразования, подлежащий обсуждению, в ходе которого выясняется степень его вероятности в сравнении с другими — вплоть до признания предельно маловероятным, практически невозможным в принципе или в конкретных условиях.

В частности, поскольку растительный уровень представлен двумя типами питания, переход к единственному типу следующего уровня — протозойному — необходимо (и достаточно) рассмотреть в двух планах: анализируя изменение питания политрофных организмов и гетеротрофных растений.

Обсуждение проблемы низшего и высшего (в данном случае вполне конкретной, а не в общей форме) приобретает смысл постольку, поскольку разноуровневые типы питания различаются степенью индивидуализированности принадлежащих им организмов. Переход уровневой границы есть переход с низшего уровня на высший, так как формирует *новый тип индивида*, повышая его неповторимость, незаменимость.

В частности, смена растительного питания животным не просто перераспределяет роли в пищевом отношении, делая активной стороной организм, но и наделяет этот организм новыми для индивида качествами — поиском пищи, движением к ней (или перемещением ее к себе), узнаванием пищевого объекта на расстоянии (в развитой форме — по облику), распознаванием признаков его присутствия и т. д., словом — персональной ориентацией в мире.

Уровневых переходов — два. Каждый из них требует отдельного обсуждения. Но есть у них и общая основа.

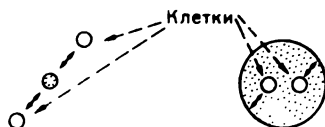
Внешние отношения организмов-элементов, объединяющие их в биологическую систему, многообразие на новом уровне превращает во внутриорганизменные, т. е. интериоризирует.

*Интериоризация* — общий принцип уровневых переходов в рамках биологического многообразия (в частности, пищевых отношений), общий принцип биологического (и не только биологического) прогресса.

Ее важный результат — обретение организмом строения, т. е. функционально-морфологической характеристики, которую можно рассматривать как относительно замкнутую, отвлекаясь от структуры биологической системы в целом. Конечно, это еще не дает возможности проводить морфологический анализ в принятом в биологии аспекте, но позволяет использовать хорошо известные морфологические термины для обозначения вновь вводимых понятий.

Специфику таких понятий формирует сам способ их введения — не обобщением фактов, а обозначением некоторой выведенной ситуации или ее компонента как некое обозначение знака.

Первый морфологический термин уже был встроен подобным образом в характеристику питающегося (переваривающего и распределяющего приготовленную пищу) организма, когда одну из ступеней завершающего пищевого отношения составили



Клетка не получила формального определения — появилось представление о ней. Но уже ясно, в каком направлении разрабатывать дефиницию: клетка — бывший (а может быть, и будущий?) организм, т. е. *клетка возникает в итоге* (а может, и служит предпосылкой?) *интериоризации межорганизменных связей.*

Возможны два способа интериоризации биологических отношений:

- 1) внешние связи втягиваются внутрь отдельным организмом,
- 2) организмы объединяются в организм высшего порядка, а их внешние связи становятся его внутренними связями.

В пищевом отношении интериоризируются связи между питающимся организмом и пищевым телом, возникающие в процессе пищеварения: во-первых, когда наружное коллективное пищеварение преобразуется во внутреннее индивидуальное (первый уровневый переход); во-вторых, когда наружное коллективное пищеварение возникает вторично, но уже как внутреннее для организма в целом — на его клеточной ступени (второй уровневый переход).

В обоих случаях возможны (для обсуждения) два способа перехода: 1) усложнение одного индивида и овладение им межэлементными связями; 2) объединение многих организмов в один и заключение в нем межэлементных связей.

Среди биологов растет число сторонников «объединительной доктрины». С ее позиций проблему первого уровневого перехода разрабатывает концепция симбиогенеза, второго — концепция колониального происхождения многоклеточных организмов. И о той и о другой придется вспомнить при обсуждении соответствующих переходов.

## 1. Возникновение протозойного типа питания: роль симбиотрофии

Во вводной части главы было предложено:

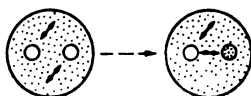
- 1) обсудить возможности перехода к протозойному типу питания от обоих растительных — политрофного и гетеротрофного,



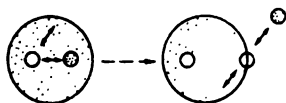
2) рассматривать интериоризацию межорганизменных отношений как механизм формирования организма высшего типа.

К этому нужно добавить: поскольку преобразование пищевого отношения изменяет и питающийся организм, и пищевое тело, нужно исследовать обе эти стороны уровневого перехода. Характер изменений компонентов отношения известен: меняются их численное соотношение и взаимное положение.

В закрытом пространстве политрофного пищевого отношения возможно только одно преобразование — превращение организма (части множества организмов) в пищевое тело (пищевые тела) для другого организма (другой части множества):

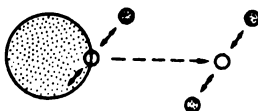


Пищевое тело — бывший организм — и организм, им питающийся, переходят в результате в открытое пространство отношения, так как ни один из компонентов уже не находится внутри другого:



Новая запись отчетливо показывает двойственный характер питания организма (участие его в двух разных типах пищевого отношения). С одной (левой) стороны организм находится в пищевом контакте с телом, которым питается совместно с другими организмами, погруженными в это тело, т. е. сохраняет прежние связи политрофа. С другой (правой) стороны он обнаруживает новые связи гетеротрофа и контактирует с пищевым телом, которое может быть и общим для него и других питающихся организмов открытого пространства отношения, и принадлежащим только ему — персональным.

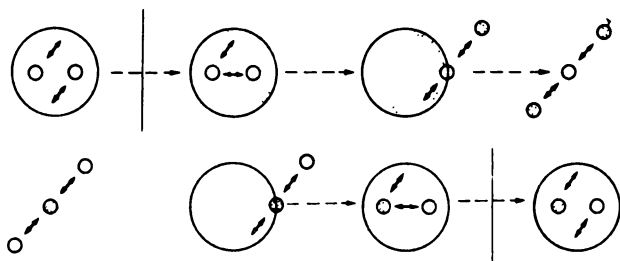
От указанной двойственности можно перейти к единообразию (специализации) либо вернувшись в состояние политрофа, либо став гетеротрофом в открытом пространстве отношения. Второй путь приводит к ситуации, уже расшифрованной как захват пищи:



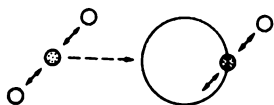
Однако функции питающегося организма можно интерпретировать по-разному: и как захват пищи, и как наружное пищеварение, и как то и другое вместе — гетеротрофное питание.

Определенным образом изменилась характеристика второй стороны отношения: вместо одного пищевого тела, замыкающего пространство отношения, образовалось множество пищевых тел в открытом пространстве отношения.

Записав полный ряд изменений пищевого тела, можно построить аналогичный для питающегося организма:



Если верхняя строка формировалась подбором знаков (графики) для иллюстрации словесных описаний, то нижнюю, полученную формальным приемом (по аналогии), предстоит поэтапно интерпретировать — ситуацию за ситуацией.



Наружное пищеварение

— переходом сохраняется наружное пищеварение и одновременно вводится внутреннее; одно пищевое тело, участвуя в обоих процессах, объединяет их в наружно-внутреннее пищеварение.

**Интерпретация.** Для появления внутреннего пищеварения нужно, чтобы прежнее множество организмов изменило пространственное положение, объединившись вокруг пищевого тела и сформировав таким образом закрытое пространство отношения. Для сохранения наружного пищеварения необходимо, чтобы каждый вошедший в состав совокупности организм остался индивидом, для которого отношение может рассматриваться по-прежнему — в открытом пространстве.

Новый двойственный статус части и целого прежний организм может получать объединением в агрегацию с себе подобным. Целостность агрегации передает большой круг и внутренняя связь в нем с пищевым телом; самостоятельность организма — вынесенный отдельно малый кружок и его внешняя связь с пищевым телом.

Биологический смысл перехода понятен: в закрытом пространстве пищевого отношения пищеварительные ферменты расходуются экономно для достижения нужных концентраций. Механизм перехода (агрегирование) выделяет в особую фазу питания *захват пищи*. Его первым процессом оказывается *заглатывание*, хотя и в неразвитой форме. Для него еще не обязательно соприкосновение компонентов отношения, но оно уже переводит пищевое тело в закрытое пространство, а осуществляется движением особей.

Так появляется *важнейшая черта животной организации — связь движения с питанием*.

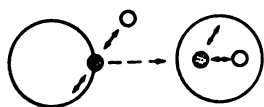
В развитой форме захват пищи включает в себя не только заглатывание, но исторически первым выявляет себя именно оно (а не активное сближение с пищевым телом) и не в виде глотательных движений организма, а как перемещение в пространстве множества организмов. Поэтому отмеченную черту животных можно сформулировать и так: *связь захвата пищи и локомоции*.

Заглатывание подготавливает следующую фазу — *внутреннее пищеварение*, но, чтобы оно могло повторяться (при описанном способе захвата пищи), необходимо *чередование агрегирования и дезагрегирования*. Его регулярность формирует *пищевой цикл из двух фаз*:

1) агрегирование и пребывание в агрегированном состоянии — *питание*, т. е. захват пищи и внутреннее пищеварение;

2) дезагрегирование и пребывание в дезагрегированном состоянии — *непитание*, во время которого возможен поиск пищи.

Итак, питание сопряжено с объединением организмов, утрачивает растительную ацикличность, но еще не приобретает животной цикличности<sup>1</sup>, поскольку это временное объединение. Но даже при таком его характере на память приходит концепция симбиогенеза, одно из положений которой гласит: *уровневый переход* совершается *объединением множества организмов*. Он не завершен, но ведь рассмотрен лишь первый этап процесса. Его второй этап:



— переходом сохраняется только внутреннее пищеварение у совокупности организмов, снимается для нее наружное и одновременно вводится пищевая связь совокупности гетеротрофов с организмом внутри нее.

**Интерпретация.** Без наружного пищеварения нет агрегации, исключительно внутреннее пищеварение превращает ее в *гетерот-*

<sup>1</sup> У простейших животных встречается нечто подобное. Несколько особей солнечников могут сливаться, чтобы переварить крупную добычу, после чего разделяются.

рофный организм II порядка. Организм внутри него — не бывший гетеротроф I порядка (он исчез вместе с наружным пищеварением), а эндосимбионт — автотроф I порядка. Связывающее два разнородных организма пищевое тело — это первичная продукция, создаваемая автотрофом. Стрелка между автотрофом и пищевым телом означает и создание последнего, и его использование в качестве запаса пищи, т. е. питания для автотрофа — *эндотрофия*. Таким образом, изображенное пищевое тело отнюдь не исходная пища для автотрофа, которая не показана и находится за пределами гетеротрофного организма. Такая знаковая «неполнота» отношения закономерна при анализе питания гетеротрофа. Его первичное пищевое тело в графике есть, и связь его показана именно с ним — *экзотрофия*.

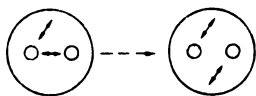
Питание за счет эндосимбионта, который был захвачен при объединении гетеротрофов I порядка в агрегацию, не только препятствует ее распаденю, но и служит мощным стимулом превращения агрегации в совокупный организм II порядка, на первых порах гетеротрофный, который образует еще агрегацию с автотрофом I порядка, а затем автотрофный, когда эндосимбионт утрачивает организменную самостоятельность, преобразуясь в органеллу.

Изучение знака не дает ответа на вопрос, сохраняет ли гетеротроф II порядка способность к захвату пищевых тел. Может и сохранять, и не сохранять. И важно сейчас не это, а то, что включение автотрофа в совокупность гетеротрофов обеспечивает первый уровень переход в многообразии питающихся организмов.

Концепция симбиогенеза получает подтверждение благодаря выполнению второго из ее положений: *в объединительном процессе должны участвовать функционально разнородные организмы*.

Функциональная разнородность — понятие весьма общее. В данном случае речь идет о сопряжении разных типов пищевого отношения, в результате чего выделяется особый тип питания — *симбиотрофия*.

Симбиотрофная агрегация способна преобразоваться в организмы разного типа: может появиться автотроф II порядка, о чем было упомянуто. Но в данной цепочке превращений реализован иной вариант:



— переходом отношение сводится исключительно к внутреннему пищеварению: симбиотрофия и автотроф-эндосимбионт исчезают, а пищевое тело не может быть единственным; в питании обязательно используется множество пищевых тел.

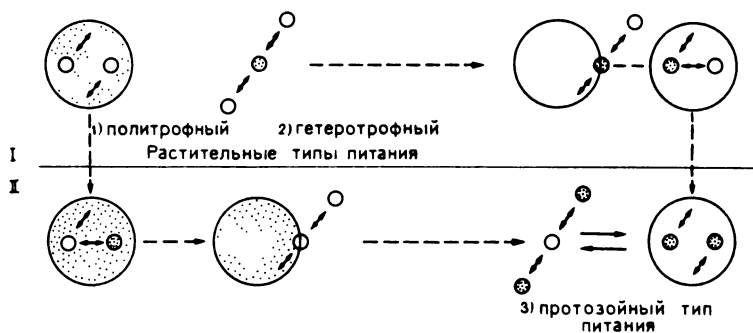
Интерпретация. Питание гетеротрофа II порядка переориентируется с пищевого тела, продуцируемого эндосимбионтом, на множество заглоченных и перевариваемых пищевых тел. Внутри

гетеротрофа они не создаются, и потому необходим захват пищи, который не отражен в обоих сравниваемых отношениях. Ясно, однако, что если для высшей формы пищевого отношения захват пищи обязателен, то для готовящей ее — возможен (по крайней мере).

Переход же возможен при условии, что предпоследней в ряду была не только симбиотрофная, но и миксотрофная агрегация. Смешанный характер ее питания заключался в том, что гетеротроф получал пищу двумя способами: созданную внутри совокупности — от автотрофа и имеющуюся вне ее — заглатыванием. В переходный момент можно отказаться не от питания вообще, а от одной из его сосуществующих форм.

Такой отказ представляет собой выведение из агрегации автотрофа, как бы «взятого напрокат» совокупностью гетеротрофов, чтобы преобразовать ее в совокупный организм.

Итак, растительная гетеротрофия цепью переходов преобразована во внутреннее индивидуальное пищеварение, политрофия — в захват пищи. Их объединением как фаз пищевого цикла возникает протозойный тип питания. Теперь сказанное можно записать как уровневый переход:



В ходе замены одного пищевого тела многими внешние связи становятся внутренними, т. е. четко прослеживается *интериоризация биологических отношений, способ которой — слияние организмов.*

При переходе от множества питающихся организмов к одному, напротив, внутренние связи преобразуются во внешние, иными словами, элемент-системные — в элементные, т. е. в прямые межорганизменные связи (в предложенном здесь широком их толковании). В этой линии преобразований организмы включаются в совокупность пищевых тел.

Согласованный результат обоих параллельных процессов — формирование индивида высшего типа. С возникновением протозойного питания появляется и *животный организм.*

Во всей полноте проблема происхождения животных еще не обсуждена. Пересечение уровня путем слияния множества организмов изменяет не только пищевое, но и генетическое отношение, которое будет исследовано лишь в следующей главе. В этой же нужно рассмотреть следующий уровневый переход — становление высшего типа питания.

## 2. Возникновение метазойного типа питания: роль полиморфизма питающихся организмов

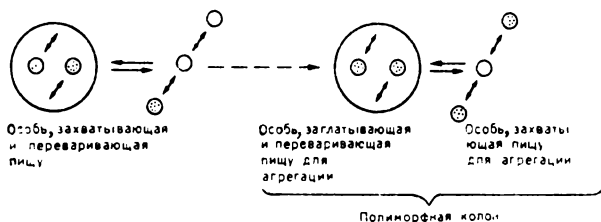
Питающийся метазоон был признан многоклеточным организмом. Теперь можно уточнить: *его клетки — совокупные организмы предыдущего уровня, а их совокупность — организм III порядка.*

Причина нового объединения в конечном счете та же, что выявлена для первого уровневого перехода, — совместное питание.

Условием второго перехода однако же сразу выступает функциональная разнородность объединяющихся особей. Для питающихся организмов она может возникнуть только как *разделение фаз пищевого цикла между организмами в их питающейся агрегации.*

Для такой агрегации есть термин — «колония».

Первый этап второго уровневого перехода изображается так:



*Началом движения к метазоону* нужно признать не объединение в колонию, а *возникновение в ней полиморфизма питающихся организмов*, т. е. появление особей, питающих не только себя, но и их совокупность в целом.

У одиночно питающейся особи заглатывание воспринимается как момент захвата пищи или перехода во вторую фазу пищевого цикла, а в полиморфной колонии оно явно не свойственно особям, захватывающим пищу для всей совокупности организмов. Их функция — сближение пищевого тела с питающейся агрегацией, в котором реализуются *новые формы связи питания и движения.*

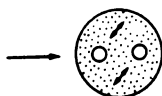
Они могут и должны сыграть важную роль в формировании помех при переходе клеток двух выделенных типов друг в друга.

Пока такой. взаимопереход идет, нет не только метазоона, но и устойчивой базы для преобразований в его направлении: в

полиморфной колонии обменная связь (  $\rightleftharpoons$  ) должна означать не смену организмом своих состояний, но

- ← — передачу пищевого тела от особи, вступившей в контакт с ним, заглатывающей и переваривающей особи;
- — передачу части переваренной пищи другой особи.

Если последняя стрелка может означать передачу всей переваренной пищи всем клеткам совокупности, т. е. *приготовление для них общего пищевого тела*, что было записано (с. 51) как



то можно говорить о метазооне.

Приготовление пищи обозначает стрелка к общему пищевому телу, оно же с включенными внутрь всеми (включая пищеварительные) клетками метазоона уже интерпретировано как



- *распределение пищи* — фаза пищевого цикла, завершающая один и предваряющая другой его круг, — определяющая особенность метазоонного типа питания.

На предыдущем уровне ей соответствует



- *внутриклеточное пищеварение* — определяющая особенность протозойного типа питания.

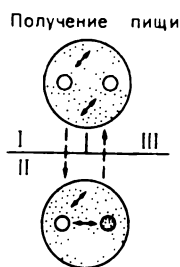
*Утрата внутриклеточного пищеварения и появление фазы распределения пищи* и составляют содержание *второго уровневого перехода — от протозойного к метазоонному типу питания.*

Как было отмечено, *распределение пищи* есть *получение пищи клетками метазоона*. И его же знаком изображается *получение пищи политрофами*. Одинаковый знак и его общее (широкое) толкование объединяют I и II уровни многообразия пищевого отношения. Это понятно, поскольку синтетический характер III

уровня предполагает включение в него измененного, но узнаваемого отношения I уровня. Однако связаны I и III могут быть лишь через II уровень:



При обсуждении первого уровневого перехода вопрос был снят, отношение на II уровне записано:

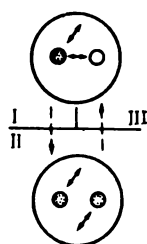


При обсуждении первого уровневого перехода знаки интерпретировались не по одному, а в парных связках. Следовательно, при изменении толкования одного знака, входящего в нее, изменится и толкование второго. На переходе со II уровня на III нижний знак означает уже не питание одного организма двумя пищевыми телами (как на переходе с I на II), а, превращаясь в знак распределения пищи, свидетельствует о передаче полученной (приготовленной) пищи себе самому, организму II порядка (малый кружок с точками), агрегации гетеротрофов II порядка или гетеротрофу III порядка — многоклеточному животному (большой кружок). Единственный показанный организм (в нижнем большом кружке маленький светлый кружок) либо автотроф, и тогда отношение — симбиотрофия, либо гетеротроф, и тогда отношение — *внутриклеточное пищеварение в полиморфной колонии или у многоклеточного животного, не достигшего уровня метазоона.*

По аналогии с рассмотренной ситуацией построим еще один двухуровневый переход с участием отношения внутриклеточного пищеварения, определяющего сущность II уровня типов питания, на нем его и поместив:



Приготовление  
пищи



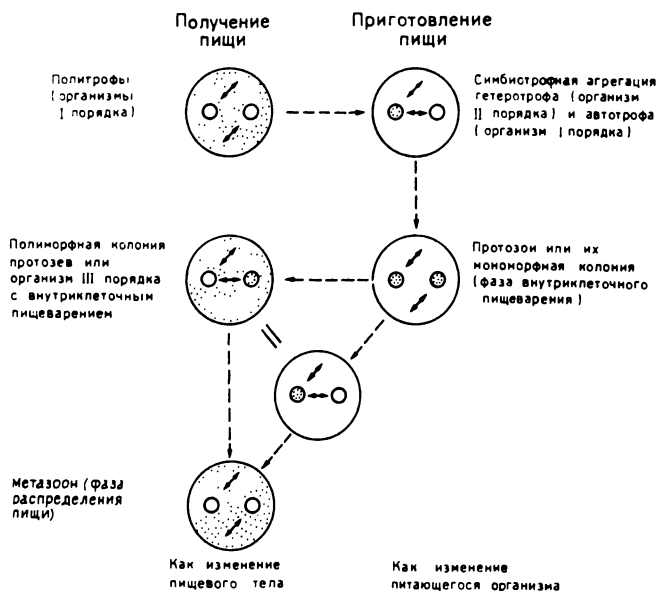
Первый уровневый переход I ----> II) был интерпретирован как смена симбиотрофии внутриклеточным пищеварением.

Интерпретация второго уровневого перехода. В новой паре верхний знак может расшифровываться как агрегация, однако не гетеротрофа с автотрофом, а как *полиморфная колония одноклеточных животных*. Тогда малый кружок — переваривающая особь, готовящая пищевое тело для двух потребностей: для себя и для остальных особей — клеток, не способных к пищеварению (большой круг). Таким образом подчеркнуто сходство автотрофа-эндосимбионта и специализированной пищеварительной клетки, готовящей пищу внутри себя, как производителей, транспортирующих пищу вовне, но в закрытое пространство пищевого отношения.

Однако тот же верхний знак может передавать и питание многоклеточного животного с внутриклеточным пищеварением. Различие между совершенной колонией одноклеточных животных (со специализированными пищеварительными клетками) и нижшим многоклеточным (с внутриклеточным пищеварением) в графическом изображении не улавливается, чем подчеркивается, что в анализе пищевого отношения это различие несущественно, второстепенно.

Наконец, нижний знак в новой связке (не I и II, а II и III уровней) нуждается в корректировке значения: он изображает не только пищеварение у одноклеточной животной особи, но и питание мономорфной колонии, где приготовлением пищи занимаются все без исключения клетки колонии. По отсутствию специализированной структуры организменного (клеточного) типа для приготовления (переваривания) пищи отдельная особь и мономорфная колония одинаковы.

Теперь отношение получения и приготовления пищи можно связать между собой, развернуть в три последовательно расположенных уровня и серией переходов между ними представить весь путь развертывания многообразия пищевых отношений в лицах — организмах и их совокупностях разного строения:



Необходимость параллельно-перекрестного анализа преобразований в двух линиях (столбцах) — пищевого тела и питающегося организма — еще раз подтверждает равноправность компонентов пищевого отношения.

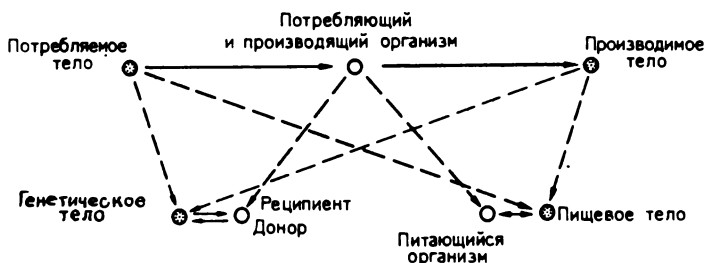
## Г Л А В А VII ТИПЫ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ОТНОШЕНИЯ

Генетическое отношение обладает существенным сходством с пищевым, что отражается в единой фактуре используемых для них знаков. Закончив анализ питания в аспекте получения и приготовления пищевого тела, следует обратить внимание и на то, что пищевое отношение — потребление и производство пищевых тел.

На базе этого положения уточним интерпретацию знаков:

- — потребляющий и производящий организм;
- — потребляемое и производимое тело.

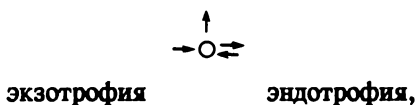
В определении укладываются компоненты и пищевого, и генетического отношений:



Сходство двух отношений сочетается с их существенным различием, отраженным уже в передаче (предельно сжатой записью) типа связи между компонентами:

- $\rightleftarrows$  — один и тот же организм не может быть производителем и потребителем одного и того же тела;
- $\rightarrow$  — один и тот же организм может производить и потреблять то же тело.

Использование первого знака для генетического отношения пояснений не требует. Применение второго знака в пищевом отношении нужно прокомментировать. Вспомним: эндосимбионт-автотроф и переваривающая пищу клетка (организм и часть организма) продуцируют пищевое тело как запас пищи, потребляемый ими самими. Это примеры, но можно сформулировать положение в общем виде: любой питающийся организм создает запас пищи, т. е. пищевое тело для собственного потребления. Двойкий вид пищи зафиксирован терминологией:



в другой форме записи:



Всеобщий характер эндотрофии и возможность невозвращения пищи в экзотрофный круговорот подсказывают, что именно

- $\rightarrow$  — знак пищевого отношения.

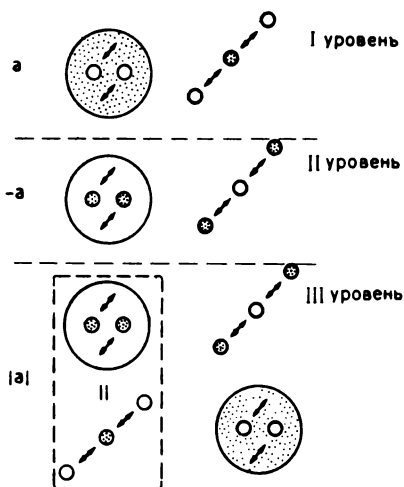
Так же как

→ — знак генетического отношения.

У последнего есть еще одно свойство (или назначение) — передавать *необратимость движения генетической информации*.

## 2. Формальное построение многообразия генетических отношений

Знание исходного отношения и правил вывода делает эту процедуру предельно простой:



В многообразии генетических отношений знаки тел по начертаниям те же, что и в пищевых отношениях, но имеют другие значения:

- ⊗ — генетическое тело или совокупность таких тел, передаваемые донором реципиенту;
- — организм как носитель генетического тела или их совокупности, составляющих его геном;
- — совокупность генетических тел множества организмов, формируемая им и снабжающая генетическими телами его организмы, т. е. их генофонд;



— совокупность организмов как носителей геномов.

В сравнении с пищевым отношением меняется знак связи:

→ — преобразование в генетической структуре, изменяющее геном, т. е. рекомбинация генома.

*Рекомбинация* — переход к новому набору генетических тел в геноме. Многообразие отношений, которые предстоит исследовать, будет многообразием типов рекомбинации.

## 2. Поэтапная интерпретация отдельных отношений



— рекомбинация в момент выброса генетических тел из генома в генофонд и в момент пополнения генома генетическими телами из генофонда.

*Первая интерпретация.* Если принять за генофонд весь запас генетической информации биологической системы (которому в среде жизни соответствует сумма всех информационных макромолекул), то он будет равен сумме генетических тел, входящих в геномы всех организмов и находящихся вне их. При таком подходе выделяется тело — вместительница всех генетических отношений на планете — *геносфера*.

Рекомбинации в ней будут идти и при прямых контактах донора и реципиента, и через неорганизованную часть генофонда, т. е. во всех возможных вариантах. Отношение не передает какого-либо конкретного типа рекомбинации, представляя ее в общей форме.

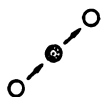
*Вторая интерпретация.* В знаке можно увидеть не геносферу, а генофонд совокупности организмов, состоящий: 1) из суммы геномов организмов (не занятое точками пространства знака) и 2) из внегеномной (внеорганизменной) части (заполненное точками пространство). Такая совокупность меньше всего множества организмов планеты: ей противостоит другая, генофонд которой равен сумме геномов.

Рекомбинации при двураздельном (или двудеином) генофонде — это или выброс части генома организмом (  $\circ \rightarrow$  ), или приобретение им новой части генома (  $\rightarrow \circ$  ).

Графика передает только перемещения генетических тел — из организма или внутри организма, но не указывает их количества.

Ее можно понимать и как выбрасывание или освобождение всего генома (уничтожение организма), и как формирование нового организма вокруг внеорганизменного генома (самосборка организма). Но такое понимание исключает рекомбинацию, которую нельзя свести только к выбросу или только приему генетических тел. Эти два момента должны быть объединены в акт передачи.

Он показан вторым отношением I уровня:

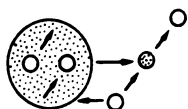


— передача генетического тела донором реципиенту.

Два варианта интерпретации. Фиксация достаточно очевидной ситуации нужна лишь тогда, когда важно показать, что передача генетического тела осуществляется. Именно такое подтверждение требовалось предыдущему отношению: в связке с ним новое приобретает смысл.

Пространство записанного отношения открытое. На вопрос, как передается в нем информация — непосредственно от организма к организму (контактно) или через внеорганизменную часть генофонда (бесконтактно), — ответить нельзя. В связке с предыдущим отношением из двух вариантов передачи остается один.

Соединение двух отношений I уровня в одно позволяет получить дополнительные характеристики для обоих и выделить первый частный случай генетического отношения, специфический *тип рекомбинации*:



— трансформация, рекомбинация путем выброса части генома во внегеномную часть генофонда и получения из нее организмом части своего генома, т. е. при бесконтактной передаче информации.

Две дополнительные стрелки между донором и реципиентом, находящимися в открытом пространстве отношения, и внегеномной частью генофонда, закрывающей пространство для рекомбинаций, описывают процесс бесконтактной передачи информации.

Трансформация — самый примитивный тип рекомбинации и передачи генетической информации, так как при ней возможны:

1) одновременное исполнение организмом ролей донора и реципиента, хотя и для разных генетических тел, т. е. не в акте передачи информации от организма к организму;

2) сочетание удаленности организмов друг от друга с их неподвижностью, что позволяет допустить изначальное отсутствие связи генетических процессов с движением самих организмов.

(Трансформация — единственный известный способ рекомбинации у синезеленых водорослей, которые называют также цианобактериями. Она открыта и у других бактерий.)

Рассмотрим отношение следующего уровня:



— рекомбинация при перемещении генетических тел внутри совокупности организмов.

**Интерпретация.** Знак представляет второй частный случай строения генофонда совокупности организмов, когда он равен сумме геномов и не имеет внегеномной (внеорганизменной) части. Такая структура генофонда предполагает исключительно контактный способ передачи информации.

Он осуществим: 1) слиянием геномов, 2) делением генома, 3) передачей генетических тел из одного генома в другой. Последний вариант отличается от двух первых сохранением прежнего числа геномов и соответственно организмов.

Чтобы выбрать между тремя вариантами, необходимо открытое пространство отношений. Именно оно отличает второе отношение уровня от обсуждаемого:

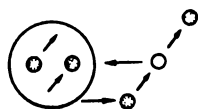


— передача генетических тел донором-реципиентом с разделением этих функций организма в двух актах передачи.

**Интерпретация.** Рекомбинация в геноме одного организма не связана ни с делением, ни со слиянием геномов и организмов. Она может состоять лишь в приеме одного генетического тела и выбросе другого, т. е. в частичной перестройке генома.

Вопрос о том, откуда приходит замещающее генетическое тело и куда уходит замещенное, решен в закрытом пространстве отношения.

Соединение двух отношений II уровня в одной выделяет особый тип рекомбинации:



— *конъюгация*, рекомбинация при контактной передаче информации путем получения одним организмом генетического тела от другого организма генетически единой совокупности, встраивания этого тела в свой геном и выброса собственного генетического тела, т. е. части прежнего генома.

Замещаемое генетическое тело, становясь внегеномным, либо выпадает из генофонда, либо создает его внегеномную часть. В

последнем случае в одной совокупности организмов рекомбинация будет идти и как конъюгация, и как трансформация, т. е. оба названных типа рекомбинации совместятся. Конъюгация, таким образом, способна создать условие для появления трансформации — внегеномную часть генофонда. Тем не менее конъюгация — более совершенный тип рекомбинации и передачи генетической информации, так как:

1) исключает возможность для организма быть одновременно донором и реципиентом, хотя и путем потери части генетического материала;

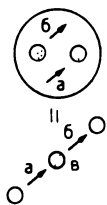
2) побуждает организм к движению ввиду необходимости его контакта с другим для акта рекомбинации. (Конъюгация широко распространена у бактерий и часто сочетается с трансформацией.)

Конъюгация и трансформация обладают существенным сходством; генетическая передача информации и рекомбинация генома организма в своих начальных формах непосредственно не связаны ни с размножением (делением) организмов, ни с половым процессом (слиянием) у них.

Отсутствие такой связи приводит к тому, что конъюгация и трансформация ацикличны.

Завершается формирование многообразия генетических отношений на его III уровне как синтез двух предшествующих — как синтез бесконтактного и контактного способов передачи информации.

Центральный момент синтеза — приравнивание друг к другу двух отношений:



— в записанном комплексе можно различить три составивших его отношения:

*a* — производство генетического тела совокупностью организмов;

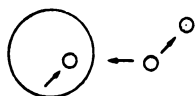
*b* — потребление генетического тела совокупностью организмов;

*v* — передача генетического тела донором реципиенту.

Два первых отношения совмещены в двух пространствах: закрытом и открытом. Передача информации идет только в открытом пространстве отношения.

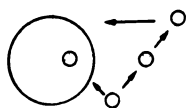
Производство генетического тела внутри генофонда можно обозначить как состояние «старый генофонд + новое генетическое тело». Последнее в момент появления принадлежит и не принадлежит генофонду. А если он сумма геномов, то возникающее генетическое тело входит и не входит в один из них. Эта ситуация, записанная со знаком внегеномного и внегенофондного генетического тела, есть один из моментов конъюгации:





— деление генома реципиента надвое: одна часть остается в организме и входит вместе с ним в генофонд (сумму геномов), а другая выбрасывается (погибает, если не формирует внегеномную часть генофонда).

Однако в сравнении с конъюгацией отношение модифицировано:



— деление генома донора надвое: одна часть остается в «старом» организме (и их совокупности), а другая отходит «новому» организму, возникающему вокруг нее.

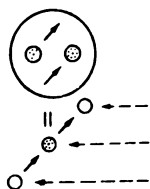
В терминах «старый» и «новый» судьба разделенного генома, т. е. возникших двух геномов, описывается как выделение из одного организма другого. Однако поскольку «старый» и «новый» организмы неотличимы, ситуация воспринимается как деление генома организма-предка на геномы двух организмов-потомков. Каждый потомок получает половинный геном от полного генома предка, но можно считать и наоборот: *диплоидный геном* предка расщепляется на *гаплоидные геномы* потомков, т. е. происходит *редукционное деление*.

*Редукция* (соответствующая выбросу части генома при конъюгации) и есть *рекомбинация* на данном этапе формирования генетического многообразия.

Второе отношение рассматриваемого комплекса — потребление генетического тела. В закрытой совокупности организмов оно выступает как увеличение геномов генофонда; в открытом — как формирование генома нового организма.

Третье отношение — передача генетического тела. Она контактна и бесконтактна в той мере, в какой потомок преемствен по отношению к предку и не сосуществует с ним в пространстве-времени.

Итак,



— редукционное деление в замкнутой совокупности организмов, где

гаплоидный организм,  
гаплоидный геном,  
диплоидный организм.

Диплоидный организм производит и передает гаплоидному гаплоидный геном, прием и потребление которого есть формирование организма-потомка, нового в совокупности организмов.

Восстановление диплоидного генома слиянием двух гаплоидных — еще одна рекомбинация, но уже не делением (выбросом), а слиянием (сопоставимым с приемом внегеномного генетического тела

реципиентом при трансформации и соединением собственной и полученной от донора частей генома реципиентом при конъюгации).

Гаплоидные организмы, служащие для слияния и восстановления диплоидного генома, — *гаметы*; результат их слияния — *зигота*. Рекомбинация при образовании зиготы предполагает не возврат к прежнему диплоидному организму, а возникновение особи, отличной от него, что достигается объединением гамет от разных диплоидных предков.

Гамета зарождается при расщеплении диплоидного генома на гаплоидные, т. е. до деления диплоидного организма, а после него становится организмом.

Гамета перестает быть организмом, когда превращается в геном, сливающийся под оболочкой зиготы с другим геномом:



Эти два перехода объединяются в описании всего периода существования гаметы:



— гамета в фазе зарождения (генома),  
в фазе поиска или ожидания партнера для  
слияния (организма);  
в фазе исчезновения (генома).

Возникающий слиянием гаплоидных диплоидный геном дает зиготу-организм:



Зигота-организм формирует диплоидный геном всей совокупности организмов, ею порожаемой (и равный исходному геному):



Связка двух переходов передает весь период существования зиготы:



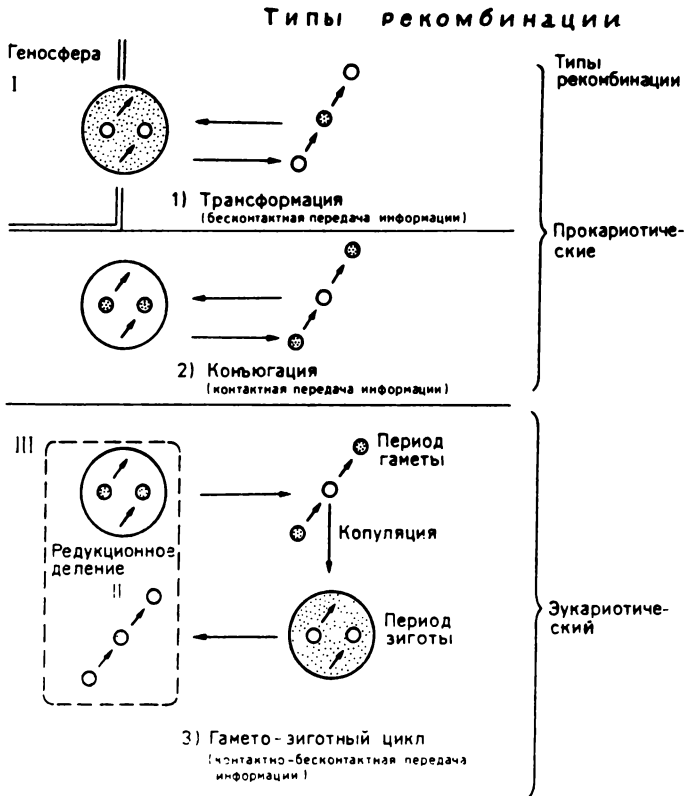
— зигота в фазе зарождения (генома),  
в фазе подготовки к делению (организма),  
в фазе растворения в совокупности орга-  
низмов (ее генома).

Редукционное деление, период гаметы и период зиготы, переходящий в цепь диплоидных поколений, следуют друг за другом и замыкаются в цикл, который по реперным знакам можно определить как *гамето-зиготный*.

Выход на него завершает развёртывание многообразия генетических отношений.

### 3. Полное и инвариантное многообразие генетического отношения

В свете предложенных интерпретаций исходную формальную основу схемы генетических отношений можно развернуть следующим образом:



Полученное многообразие — *полное*.

Полнота генетического многообразия, так же как пищевого, должна рассматриваться в двух аспектах.

Первый из них обращает внимание на системный характер и связанную с ним целостность множества отношений, существование которого поддерживает функциональная полнота. Это не исключает развертывания многообразия, прохождения им этапов, еще не имеющих полного набора отношений, что отражено в уровне делении. Однако последующий уровень не только не вытесняет предыдущий, но и расширяет возможности его существования. Так, уже было отмечено, что при конъюгации реципиент создает потенциальную внегеномную часть генофонда, чем укрепляет позиции более примитивной трансформации. Развитая, развернутая форма многообразия придает ему предельную устойчивость, связывая воедино все его типы-уровни. В обсужденном аспекте полное многообразие генетических отношений есть *геносфера*.

Генетическое отношение не столь богато типами, как пищевое. Выделено их на одно меньше — три. Правда, типов рекомбинации принято выделять больше. В их число обычно включают трансдукцию — перенос части генетического материала из одного генома в другой при помощи вирусов. Но в предложенной схеме этот способ бесконтактной передачи информации вполне вписывается в первый тип-уровень: *трансдукция — частный случай трансформации*, своеобразие которого состоит в появлении переносчика внегеномного (для донора и реципиента) генетического тела. Так же как и в случае типов питания, первый среди типов рекомбинации имеет какое-то количество вариантов, но выявленная цепочка типов фиксирует все этапы развертывания их от низшей формы отношения к высшей. Учитывая, что многообразие ориентировано на фиксацию уровней, а не ветвей в развитии отношения и в неявном виде включает в них различные варианты типов, можно утверждать, что полученное многообразие полное, поскольку содержит *весь набор возможных типов рекомбинации*.

Выведенное многообразие — *инвариантное*. В данном случае, отличив инвариант от варианта, важно четко разграничить общую и молекулярную генетику. Последняя исследует механизм воплощения принципов передачи генетической информации и рекомбинации геномов в конкретных условиях одного из вариантов жизни, но отнюдь не «молекулярные основы» генетических отношений. И в этой связи целый ряд понятий, оказывавшихся необходимыми для многообразия типов рекомбинации, нуждается в первую очередь не в переводе на язык молекулярной генетики, а в определениях, вытекающих из понимания жизни — ее генетической

подсистемы, геносферы — как совокупности межорганизменных отношений. Особенно богатым на понятие оказался III уровень многообразия, но, прежде чем перейти к ним, отметим одну его черту. Аналогичная ей в пищевой многообразии сыграла свою роль в определенном выше анализе.

Из формальной схемы триады следует, что определенной связностью на уровне синтеза обладают отношения внутри обоих столбцов. В пищевом отношении один из них объединил процессы приготовления, а другой — потребления пищи. В генетическом отношении в третьем его типе-уровне также противостоят два процесса:

редукционное деление  
(рекомбинация расщеплением генома)

копуляция  
(рекомбинация слиянием геномов).

Итак, вслед за понятиями гаметы зигота получило определение и понятие *копуляций*. Ясно также, что *гаплоидный геном* — геном гаметы, а *диплоидный геном*, удвоенный по сравнению с предыдущим, — *зиготы*.

Однако совсем без пояснений два первых уровня многообразия генетических отношений были объединены как прокариотические, которым был противопоставлен третий уровень — эукариотический.

*Прокариотические типы рекомбинации* характеризуются ациклическостью, так как не скоординированы с размножением; генофондом из однотипных геномов (без деления на гаплоидные и диплоидные).

*Эукариотический тип рекомбинации* — циклический, т. е. скоординирован с размножением, приводящим к появлению гамет с гаплоидным геномом, и копуляцией — слиянием гамет в зиготу, имеющую диплоидный геном; двумя типами генома исчерпывается генофонд, лишенный внегеномной части.

## Г Л А В А VIII

### СОПРЯЖЕНИЕ В РАЗВЕРТЫВАНИИ ПИЩЕВОГО И ГЕНЕТИЧЕСКОГО ОТНОШЕНИЙ

Соответственно двум группам типов рекомбинации, определением которых была закончена предыдущая глава, выделяются две группы организмов: эукариотические, или *эукариоты*, и прокариотические, или *прокариоты*.

Между ними — уровневый переход.

## 1. Возникновение эукариотических организмов: переход к симбиотрофии как условие преобразования генома, после которого возможен переход к протозойному питанию

Уже обсуждена ситуация в пищевом отношении, когда объединение многих гетеротрофов вокруг автотрофа, который не переваривается и становится симбионтом, служит препятствием распаду агрегации и стимулом к полному слиянию организмов в один совоккупный организм.

Теперь следует уточнить: *деление* совоккупным организмам необходимо, но не для питания, не в пищевом цикле — *ради размножения*. Оно должно кардинально отличаться от дезинтеграции после переваривания пищи — иным распределением генетических тел у потомков одного предка, чем у восстанавливающих свою индивидуальность ранее существовавших особей.

Следовательно, даже для размножения, не говоря уже о выполнении других — интегрирующих — функций, совоккупному организму нужен совоккупный геном.

Он может быть получен объединением геномов сливающихся индивидов. Если такими индивидами были прокариоты, в итоге формируется эукариотический организм.

С пищевым отношением слияние прокариот может быть связано, с генетическим — нет. При контактном способе передачи информации и рекомбинации донор и реципиент не сливаются, после конъюгации — расходятся.

У объединяющихся по иной причине в агрегацию прокариот конъюгация может принять новую форму. Если в совоккупности выделится один реципиент, который втянет в себя не часть, а весь геном всех остальных агрегированных организмов — доноров, то такой реципиент превратится в *ядро* совоккупного организма — клетки в случае утраты донорами разделявших их оболочек.

Геном прокариот может состоять из одного генетического тела, и тогда в момент деления организма (в отсутствие рекомбинации) репликация должна удвоить его.

Геном эукариот обязательно состоит из многих генетических тел (многих геномов прокариот) и может делиться двумя способами:

- 1) с репликацией, дающей потомков с таким же геномом, какой был у предка (без рекомбинации);
- 2) без репликации, с уменьшением вдвое числа генетических тел в геноме потомков в сравнении с геномом предка (с рекомбинацией).

Первый вариант — *митотическое деление*, или *митоз*; второй — *редукционное деление*, или *мейоз*.

Уровневый переход меняет:

1) строение генома (от одного генетического тела в его составе к их множеству);

2) взаимоотношение генома и совокупности организмов (от геномного единообразия особей совокупности к их делению на диплоидных и гаплоидных);

3) связь размножения и рекомбинации (от их нескорректированности к объединению в половом размножении, чередовании мейоза к копуляции);

4) характер размножения (от одной его формы к двум: бесполой и половой);

5) форму передачи генетической информации (от бесконтактных или контактных рекомбинационных процессов к единому бесконтактно-контактному механизму у обоих типов размножения);

6) тип захвата пищи при гетеротрофном питании с внутренним пищеварением: от объединения особей во временную агрегацию к заглатыванию пищи одним организмом.

Прежний способ заглатывания не закрыт для эукариот (и обнаружен, в частности, у солнечников), но практически вытесняется новым: движение организмов в ходе интериоризации преобразуется в движение его частей. На смену агрегированию в пищевом цикле приходят *фагоцитоз* (захват твердой оформленной пищевой частицы) и *пиноцитоз* (захват частицы пищевого тела, общего для этого и других организмов).

Эукариотическая организация разрешает четыре типа питания:

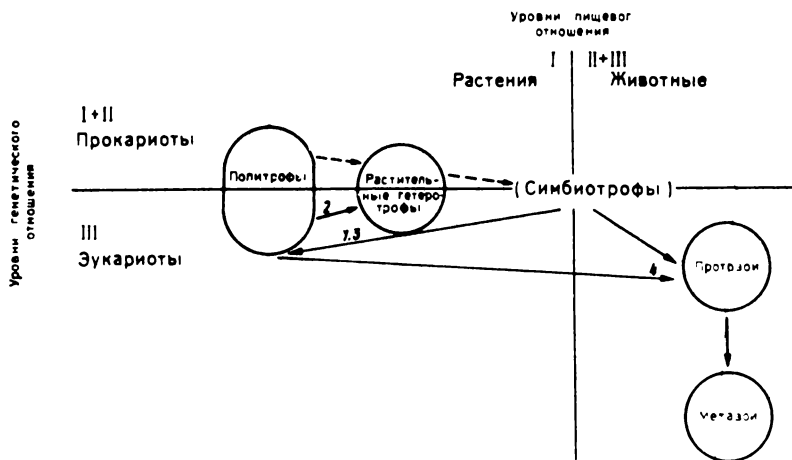
1) совместное использование одного пищевого тела многими автотрофами, когда в таковых преобразуется симбиотрофная агрегация превращением ее эндосимбионта-автотрофа в питающую органеллу при отказе от гетеротрофии, — *автотрофный тип питания эукариот*;

2) совместное использование одного пищевого тела многими гетеротрофами при отказе от индивидуального пищеварения — *гетеротрофный растительный тип питания эукариот*;

3) использование одного пищевого тела многими гетеротрофами, когда каждый из них индивидуально вычленивает, заглатывает и переваривает присваиваемую часть общего пищевого тела, формируя тем самым персонально для себя множество пищевых тел — *гетеротрофный тип питания при помощи пиноцитоза эукариот*;

4) использование многих пищевых тел, обнаруженных, но не созданных гетеротрофом, путем захвата и индивидуального переваривания (фагоцитоза) — *анимальный тип питания эукариот*.

Связь пищевого и генетического отношений, обуславливающую перестройку генома и обеспечивающую формирование нового — анимального типа питания, проиллюстрирует следующая схема:



Стрелка-пунктир обозначает путь к эукариотной организации. Сплошные стрелки — формирование типов питания у эукариот (цифрами отмечено появление вышеперечисленных типов). Заключение симбиотрофов в скобки показывает, что речь идет не о питании организмов, сгруппированных по сходству пищевого отношения, а о функционировании разнородного комплекса организмов — агрегации авто- и гетеротрофов.

Конкретизация условий перехода от про- к эукариотической организации позволяет увидеть больше деталей формирующейся особи. Если у организма морфологически хорошо выражена оболочка, а генетическое тело воплощено в кольцевой макромолекуле, как это наблюдается у бактерий, то слияние прокариот дает такой совокупный эукариотический организм (рис. 1).

У возникающего эукариотического организма с миксотрофным питанием две органеллы — ядро и пластида — имеют двойную мембрану, которая образуется за счет мембраны прокариоты, превращающейся в органеллу, и участков мембран прокариот, окружавших его. Остаточные и сливающиеся участки мембран объединяющихся организмов оставляют в теле совокупного организма замкнутые участки окружающей среды с захваченной пищей — пиноцитозные и фагоцитозные вакуоли.

Интериоризация межорганизменных отношений при возникновении эукариотической особи обеспечивает ей такое внутреннее строение, которое нуждается в специальном описании в терминах цитологии.



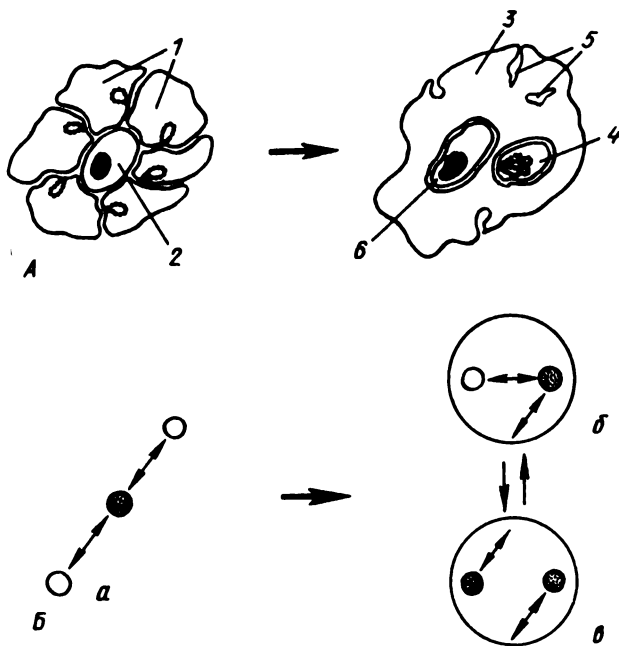


Рис. 1. Преобразование временной агрегации совместно питающихся гетеротрофов-прокариот в симбиотрофную агрегацию гетеротрофа-эукариота и автотрофа-прокариота:

А — на морфологическом уровне: 1 — гетеротрофы с генетическими телами в виде кольцевых макромолекул, 2 — автотроф, 3 — эукариот с ядром (4) и пищеварительными вакуолями (5), б — автотроф в роли эндосимбионта;

Б — на уровне пищевого отношения: а — гетеротрофный растительный тип питания, б — симбиотрофный тип питания, в — протозойный тип питания (фаза пищеварения)

## 2. Цитологическое многообразие как результат развертывания пищевого и генетического отношений

Цитология, первая биологическая морфологическая дисциплина, вслед за трофологией и генетикой свои основные понятия получает из анализа межорганизменных отношений. Но в отличие от предыдущих разделов биологии ее понятийный аппарат не замкнут на один из типов отношений, а складывается их сопряжением.

Объект цитологии можно определить так: *клетка* — организм, обладающий морфофункциональным сходством с частью организма высшего порядка, или часть организма, сходная с организмом низшего порядка; это сходство включает получение и потребление пищи, наличие своего генома и способность размножаться делением.

Подобие клеток организма клеткам-организмам — следствие возникновения первого путем объединения вторых.

В момент появления жизни на планете организм возникает как клетка и первое его существенное усложнение порождает тоже клетку, разумеется, нового строения. Этапность развертывания многообразия организмов выражается в последовательном появлении и дальнейшем сосуществовании двух — низшего и высшего — типов клеток. Им можно предложить следующие определения.

*Прокариотическая клетка* — исторически первая форма существования организма, характеризующаяся одинарным строением генома, который ведет себя как одно генетическое тело, и трансформацией и (или) конъюгацией, обеспечивающими рекомбинацию генома.

Устойчивое агрегирование прокариотических клеток либо дает их колонию, либо служит первым шагом к слиянию, результатом которого оказывается эукариотическая клетка. Слияние (утрата организменных границ, а у большинства — объединяющихся клеток и генома) весьма осложняет поиск прокариотических клеток в составе эукариотической. Тем не менее их можно увидеть в ряде органелл, прежде всего в пластидах (бывших автотрофах-эндосимбионтах), а в клеточных границах одного из объединившихся гетеротрофов концентрируются геномы прочих. Возникает нечто вроде «внеорганизменного генома» прежних особей, сливающего их в один организм высшего порядка, но все еще клетку с одним геномом и способностью размножаться делением.

*Эукариотическая клетка* — исторически вторая форма существования организма, характеризующаяся геномом, который состоит из множества генетических тел и оформлен в виде клеточного ядра, и делением, которое способно совместить размножение с рекомбинацией.

Эукариотические клетки делятся на два типа в генетическом отношении и на два типа — в трофическом.

В генетическом плане выделяются:

*вегетативные клетки*, деление которых сопровождается репликацией, т. е. тиражированием для потомков копий геномов предка, что обеспечивает увеличение количества одинаковых клеток;

*половые клетки*, деление которых протекает как редукционное (без репликации), т. е. дает гаплоидные геномы, способные к слиянию в диплоидные, что обеспечивает рекомбинацию и увеличение качественной разнородности клеток в пределах их совокупности.

Вегетативные клетки могут быть организмами и частями организма; половые, даже возникая как части организма, обязательно получают организменную самостоятельность на стадии гаметы и зиготы.

В трофологическом плане выделяются:

*растительные клетки*, исходно обладающие пластидами для автотрофного питания, но в совокупности, специализируясь, способны их утрачивать;

*животные клетки*, исходно обладающие вакуолью для переваривания пищи, но в совокупностях, специализируясь, способны отказаться от внутриклеточного пищеварения и пищеварения вообще.

Своеобразное возвращение к функционально растительным клеткам у метазоона обсуждалось в гл. V.

С формированием эукариотической структуры возможность принципиально совершенствовать клетку исчерпана, хотя открываются широчайшие перспективы ее специализации. Они связаны, в частности, с тем, что в составе многоклеточных организмов эукариотическая клетка сохраняет все свои основные черты: увидеть ее в строении многоклеточных индивидов несравненно проще, чем отыскать модификации прокариотических клеток или их следы в теле эукариотической клетки. Правда, в том случае, если границы эукариотических клеток при объединении сохраняются. Когда же они исчезают (или не возникают на завершающей стадии клеточного деления), то слившиеся, а не агрегированные эукариотические клетки дают своеобразные *многоядерные и полиплоидные образования*, содержащие во многих ядрах или в одном ядре геном, больший, чем у эукариотической клетки, т. е. больший, чем диплоидный. Увидеть в таких образованиях некоторое множество эукариотических клеток, пожалуй, не легче, чем в последних — прокариотические.

## Г Л А В А IX

### ТИПЫ ГЕНЕРАТИВНОГО ОТНОШЕНИЯ

В двух предыдущих главах уже пришлось рассматривать отношение предок — потомок в связи с сопровождающим его отношением донор — реципиент. Теперь столь тесную близость отношений нужно переосмыслить. Оба входят в генеалогический комплекс, создавая и исчерпывая его, но сейчас нужно выделить и исследовать новую проблему — *многообразие способов формирования поколений (генераций) организмов*.

Графике, изображающей такое отношение, достаточно одного знака тела:

○ — организм в цепи поколений и одного знака связи;

→ — порождение предком потомка.

Направление вектора различает предка и потомка:

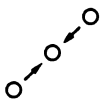
- → — предок,  
→ ○ — потомок.

Таким образом, в отличие от предыдущих в этом отношении компоненты различаются не фактурой знака, а его сочетанием со знаком связи.

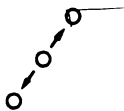
### 1. Формальное построение многообразия генеративного отношения

Прежде чем выполнить эту процедуру, выделим два типа исходных процессов в формировании поколений.

Во-первых, знаками одного размера, что характеризуют межэлементные (прямые межорганизменные) отношения, передаются:



— объединение многих организмов в один;



— разделение одного организма на многие.

Во-вторых, разноразмерными знаками в элемент-системных (опосредованных межорганизменных) отношениях передаются:



— вхождение организмов в некую совокупность (первичная форма генеративного отношения в исходном ансамбле биологических отношений);



— порождение организмов некой их совокупностью.

В первичную форму отношения предыдущих многообразий — пищевого и генетического — была включена вся совокупность организмов планеты. Вся, поскольку, осмысленная как трофосфера и геносфера, она содержала в себе организмы всех эпох и моментов существования жизни в данной точке Вселенной. В такую совокупность нельзя войти (как, впрочем, и выйти из нее). Следовательно,

процесс вхождения в некоторое множество означает, что это не вся совокупность организмов планеты.

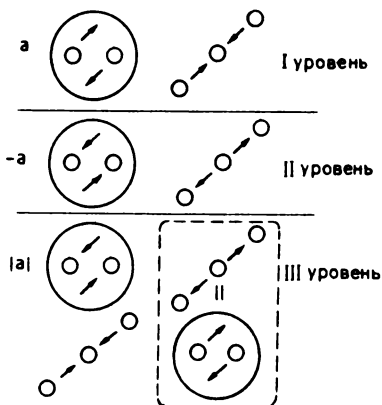
В качестве первичной формы генеративного отношения предложена ситуация, когда множество организмов-предков складывается в совокупность, которую следует рассматривать как их общего потомка. Понять это можно так: возникшее не в результате размножения, а иным путем (например, самосборкой) множество организмов объединяется в группу по родству, доказательством которого может быть только способность особей сливаться друг с другом при невозможности слияния с организмами другого множества. Так, не размножением, а обратным ему процессом формируется первичная популяция. Так исходно возникает некоторое множество популяций на планете. Всеобщим механизмом их образования служит процесс слияния организмов.

Признание первичной множественности популяций снимает представления и о единственном организме, потомки которого населили всю планету, и об одной паре предков для всех ее живых существ. В строгом генеалогическом смысле не приходится говорить и о родословном древе.

Монолитное единство биологической системы нарушено автономностью независимо формирующихся частей: популяции — не подсистемы, т. е. не стороны системы, а полные системы в биологическом пространстве — генеративные системы.

Включает их в единую биологическую систему работающий в ее генетической подсистеме объединительный механизм — слияние организмов, которое и можно считать общим и первичным вариантом генеративного отношения.

Построение формальной схемы начнем с отношения, полученного в ансамбле биологических отношений, но, проводя синтез, учтем как первичную форму слияние организмов в открытом пространстве отношения:



## 2. Поэтапная интерпретация отдельных отношений



— включение организмов, возникающих в популяции, в ее состав.

**Дополнение к данной интерпретации.** Если формирование первичной популяции было представлено как отграничение некоторой совокупности организмов от других путем их слияния (т. е. только при уменьшении их числа), то в дальнейшем знак читается как *размерный рост* одной популяции делением, в результате которого множество приобретает новых индивидов и тем самым увеличивается в объеме не в данный момент, а в период ее существования (от появления до исчезновения). Итак, первое отношение расшифровывается как *популяция, формируемая организмами*.

Но замкнутая совокупность выполняет важную функцию не только «потребляя», но и производя организмы. Это вторая сторона ее способа существования. И она передана знаком на втором уровне многообразия:



— производство популяцией своих организмов.

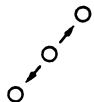
**Интерпретация.** Если в предыдущем отношении популяция оказывалась общим потомком организмов, то в новом — общим их предком, т. е. как популяция, формирующая организмы.

В сумме два интерпретированных знака дают двустороннюю, т. е. полную, характеристику популяции как генеративной системы. Так объединились отношения левого столбца двух уровней: тезиса и антитезиса.

Рассмотрим отношение параллельного столбца:



— слияние организмов;



— деление организмов.

**Интерпретация.** Слияние особей в генеративном отношении, связанном с генетическим в единый генеалогический комплекс, называется *копуляцией* или *половым процессом*. Деление организма

может принять две формы: митотическую и редукционную. В последнем случае следствием его предполагается копуляция.

Знак с двумя потомками делящегося предка позволяет передать обе формы умножения числа организмов. Для этого нужно лишь одного из них соединить стрелкой с копулирующей гаметой:



— копуляция, дающая зиготу, деление которой продуцирует вегетативные организмы и гаметы, участвующие в следующей популяции.

**Дополнительная интерпретация.** Образование гамет, или гаметогенез, осуществляется путем распада организма на половые клетки, в результате которого материнская особь (предок) не может существовать (одновременно с потомками). Иными словами, происходит именно деление всей особи на гаметы, а не выделение их ею.

Делиться на гаметы могут только эукариотические клетки (с диплоидным геномом). В данном случае они — полноценные организмы; такой же статус имеют и зигота, и все ее потомки, т. е. сменяют друг друга поколения эукариотических организмов-клеток.

Таким образом, выделяется первый тип смены поколений — *протобионтный генеративный цикл*.

Его отношения заполняют правый столбец (с. 89), объединяющий два первых уровня рассматриваемого многообразия. Левый, параллельный, столбец занимает генеративная система в своих двух выражениях. Теперь предстоит синтез, переплетающий свойства системы и первого типа генеративного цикла.

Приравниваются два производных от слияния организмов отношения:



— размерный рост совокупности, качественно изменяющий ее;



— численный (количественный) рост эукариотических клеток.

**Интерпретация.** Это первый и единственный уровневый переход в рамках генеративного отношения, создающий организм высшего порядка (два предыдущих уровня были связаны одним типом организма: любым — для генеративной системы, протобионтным — для первого типа формирования поколений).

Клетки — потомки зиготы — складываются в клеточную популяцию (не популяцию организмов), в *многоклеточный организм*. Поскольку для животных термин «метазоон» был применен только к организму с внеклеточным пищеварением, то для многоклеточного животного — и организма вообще — употребим другой термин — «*метабионт*».

Первое отношение, которое его характеризует, — *рост*, идущий на двух уровнях: организма высшего порядка, или метабионта, и бывших организмов, ставших его частями, — клеток. Размножение клеток есть иное выражение для роста метабионтного организма в размерах. Деление клеток в новой ситуации перестает быть размножением организмов.

Для размножения метабионта идет выделение специальных клеток — гамет:



— выделение клеток в совокупности клеток, организмов в организме высшего порядка.

**Интерпретация.** Организм метабионта формирует в себе свои части, которые отчленяются от него и превращаются в самостоятельные организмы. (Можно сопоставить вычленение самостоятельных особей из ранее единой с обособлением персональных пищевых тел из общего пищевого тела организмом, питающимся при помощи пиноцитоза. Там переход от одного ко многим касался пищевого тела, здесь — размножающегося организма. Вот еще один повод подчеркнуть сходство между компонентами биологических отношений, первоначально трудно сопоставимых.)

*Гаметогенез* принимает новую форму. Материнский организм уже не делится на гаметы без остатка, уничтожая себя, но, сохраняясь, выделяет в себе половые клетки.

В простейшем случае гаметы должны быть выведены из тела для встречи с партнером. Но и при внутреннем оплодотворении замкнутое пространство организма нарушается входящей в него чужой, не здесь возникшей половой клеткой и копуляция гамет совершается в открытом пространстве отношения:



— копуляция гамет, одинаковая у всех эукариотических организмов — протобионтов и метабионтов.

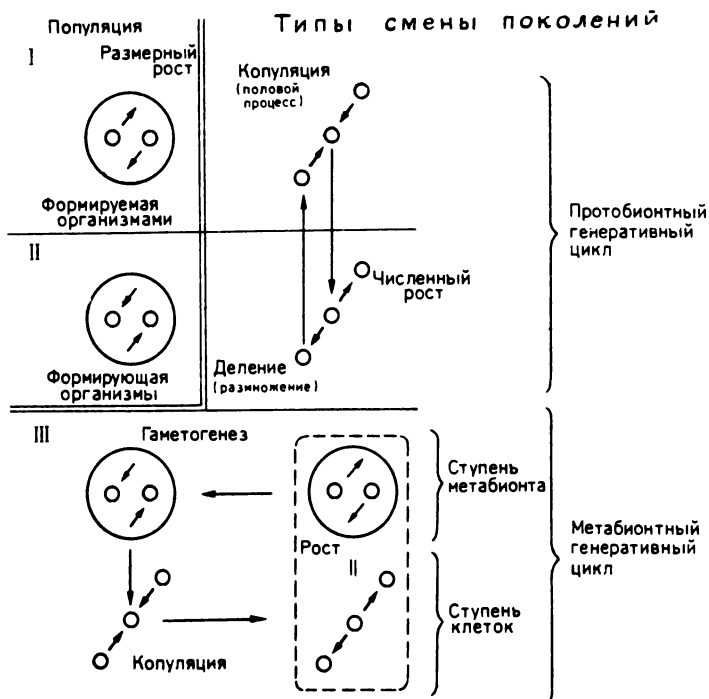
Рост, гаметогенез и копуляция (в описанных формах) складываются во второй тип формирования поколений — *метабионтный генеративный цикл*.

Выход на него позволяет изобразить всю картину многообразия генеративного отношения.



### 3. Полное и инвариантное многообразие генеративного отношения

Уже по начертанию схема генеративного многообразия существенно отличается от двух предыдущих — пищевого и генетического:



Из трех отношений исходного биологического ансамбля у одного — генеративного — была изменена первичная форма, но, так же как у пищевого и генетического, у него на III уровне появляется не только трехфазный цикл, но и две стороны, причем выраженные особенно отчетливо:



Такое противопоставление роста и размножения у метабionтов завершает обсуждение их генеративного цикла. Рассмотрим все многообразие.

Можно ли определить его как *полное*? Можно, несмотря на то что из поля зрения выпали прокариотические организмы и низшим уровнем генеративного многообразия оказался высший уровень генетического — эукариоты. Можно, благодаря тому что в поле зрения оказалась новая система — генеративная, вытеснив прежнюю.

Изначально биологическая система складывается из двух подсистем: пищевой (трофосфера) и генетической (геносфера). Популяционная структура и характеризующее ее генеративное отношение появляются только с формированием эукариотической организации.

Популяции (во множестве — в отличие от биологической системы) складываются не одновременно с началом жизни на планете, а по выполнению двух условий:

- 1) организмы должны обладать способностью к слиянию;
- 2) генофонд совокупности должен быть суммой геномов организмов.

Оба условия не выполняются на уровне прокариот, которые не сливаются и имеют внегеномную часть генофонда.

Если организмы размножаются, то есть и смена поколений, но далеко не всегда она принимает системный характер; наличия генераций недостаточно для существования генеративной системы.

О популяциях как замкнутых генеративных системах у прокариот говорить еще нельзя. Учитывая это, описанное многообразие генеративного отношения — полное. Оно также *инвариантное*. Такое утверждение требует некоторого разъяснения.

С одной стороны, инвариантность обоих генеративных циклов того же рода, что и, например, метазойного питания. В развернутом многообразии названные отношения неизбежно возникают в любом варианте жизни независимо от того, с какого состояния органического мира начинает реализовываться данный тип отношения.

С другой стороны, инвариантность генеративного многообразия может толковаться более широко, чем у двух первых рассмотренных отношений.

Пищевое и генетическое отношения замкнуты в рамках жизни: если нет жизни, то нет ни питающегося организма, ни пищевого тела, ни размножающегося организма, ни генетического тела. Но за пределами биологического многообразия существуют предок и потомок, если называть так два объекта, один из которых создает другой на основе передаваемой в одну сторону информации, т. е.

можно говорить о наследовании — в любой его форме, не обязательно генетической.

Расширить представление о предке и потомке вынуждает сама жизнь, в структуре которой выделяются в качестве самостоятельных генетическое и генеративное отношения. Если первое служит анализу взаимоотношений между организмом и генетическим телом, то во втором последнее только подразумевается, в формальный аппарат исследования уже не входит. Он может быть использован для выявления связей не только между организмами, но и предком и потомком в самом общем виде.

Если при описании протобионтного и метабонтного цикла приходится не только пользоваться биологической терминологией, но и связывать его с понятиями генетического отношения, обсуждая, например, строение генома (т. е. оставаться в рамках биологии), то генеративная система, или популяция, получает очень широкую трактовку: создание коллективного замкнутого информационного поля образующими его индивидами, а индивидов — этим полем.

Таким образом, *генеративная система может воплощаться в биологических и небιологических вариантах.*

## Г Л А В А Х

### ГЕНЕРАТИВНОЕ ОТНОШЕНИЕ В РАМКАХ И ЗА РАМКАМИ ЖИЗНИ (БИОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ)

В рамках биологической системы генеративное отношение удерживает его связь с генетическим в генеалогическом комплексе. Можно также сказать, что биологическая система на определенном этапе ее развертывания (с появлением эукариот) становится условием появления генеративных систем. Они существуют только в связке с другой по типу системой, обслуживая ее, и могут переходить от одной такой системы к иной.

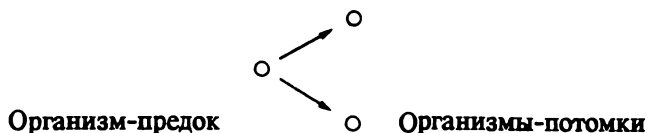
И здесь встают два конкретных вопроса. С какой системой после биологической вступает в контакт генеративная? Каков механизм налаживания нового контакта?

Сначала обсудим второй.

#### 1. Изменение структуры популяции при переходе с протобионтного уровня на метабонтный

Принципиальное отличие протобионтов от метабонтов уже было названо: у первых гаметы возникают путем деления материнского организма, который исчезает; у вторых — выделением материнским организмом, который сохраняется.

Размножение у протобионтов независимо от того, что возникает в результате — гаметы или вегетативные особи, идет по такой схеме:

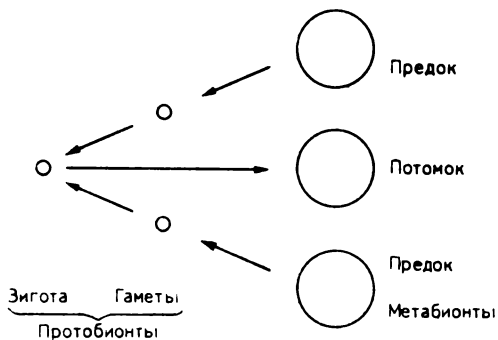


*Уровневые особенности:*

- 1) один предок рождает минимум двух потомков;
- 2) рождение дочерних особей есть одновременно и смерть материнской особи;
- 3) вследствие совмещения смерти-рождения предок и потомок разведены во времени, не могут жить в одном и том же его промежутке.

Последнее обстоятельство весьма важно: не имея общего времени существования, предок и потомок получают только одностороннюю связь — от первого ко второму — и только один информационный канал — с использованием генетического тела.

Половое размножение у метабиионтов идет по другой схеме:



*Уровневые особенности:*

- 1) у двух предков минимально рождается один потомок;
- 2) рождение дочерних особей не означает смерти родительских;
- 3) результатом разделения во времени появления потомков и исчезновения (гибели) предков становится возможным создание наряду с генетическим каналом информации другого — внегенетического при использовании для этого обучения.

Прежде чем обсуждать последствия дополнения генетического канала информации внегенетическим, следует сказать, что и при

бесполом размножении метабрионтов описанный принцип связи поколений сохраняется.

Бесполое размножение отличается лишь тем, что родительская пара заменяется одним предком, в наследовании исчезает момент рекомбинации. Однако специфика формирования нового поколения, собственно метабрионтная его черта, не претерпевает никаких изменений. И в этом случае материнская особь не делится, а отделяет от себя дочерние. (Размножение эукариот-протобрионтов начинается с деления ядра в той или иной форме, т. е. той структуры организма, которая интегрирует его, делает индивидом. Бесполое размножение метабрионтов не связано с расчленением интегрирующего аппарата особи, например мозга. Его начало — выделение части организма предком, части, совершенно неравноценной размножающемуся индивиду. Затем происходит отделение новой особи от старой, а отнюдь не порождение исчезающим старым организмом новых.)

*Бесполое размножение протобрионтов — деление* (выступающее и механизмом гаметогенеза); *бесполое размножение метабрионтов — почкование* (которому в гаметогенезе соответствует выделение половых клеток).

Итак, возможность появления внегенетического канала информации не зависит от того, как размножаются метабрионты — половым или бесполом путем.

Новый способ наследования позволяет:

- 1) передавать благоприобретенное индивидом знание;
- 2) обмениваться информацией особям разных поколений, поскольку открывается путь ее встречному потоку — от потока к предку;
- 3) организовать передачу знаний и обмен ими в совокупности генетически не родственных индивидов.

Последнее обстоятельство означает выход генеративного отношения из генеалогического комплекса.

Передача благоприобретенного знания предполагает, что индивид получает его не наследованием, а исследованием внешнего мира.

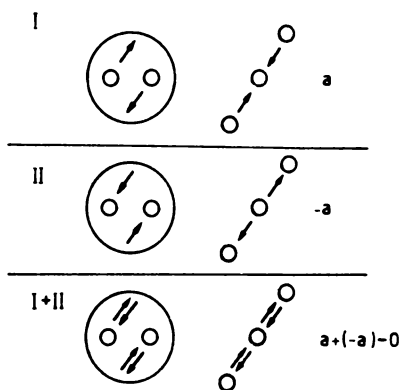
Для исследовательской деятельности существо должно иметь достаточно высокую организацию, что обеспечивает далеко идущий процесс индивидуализации особи. Возрастающая индивидуализация на биологическом уровне связана с формированием организма высшего порядка — совокупного организма, частями которого становятся бывшие самостоятельными особи. Однако самого по себе изменения биологического тела недостаточно; существенно не это, а то, какой тип отношения интериоризуется в результате объединения совокупности индивидов.

Решающую роль в создании организма высшего типа, т. е. предельно индивидуализированного, играет преобразование пищевого отношения. В ходе его коренным образом меняется отношение особи к внешнему миру: необходимым условием ее существования становятся присвоение (захват) пищевого тела и более активный поиск

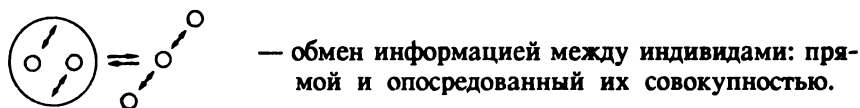
пищи, обслуживать который начинают совершенствующиеся рецепторы (органы чувств) и усложняющиеся анализаторы (мозг). Поисковое и избирательное (анимальное) питание выделяет в (или из) жизнедеятельности организма новую ее сторону (или новую деятельность) — *поведение*.

*Интериоризация генеративного отношения* (превращение гаметогенеза во «внутреннее дело» организма, сохраняющего себя для контакта с собственными потомками) в общем плане еще важнее, чем интериоризация пищевого, поскольку разрешает работу внегенетического канала информации в популяционных структурах. Но такая возможность (в отличие от необходимости захватывать пищу) в случае реализации выводит индивид за рамки биологических отношений, поскольку появляется новый тип межэлементных связей, не заданный ансамблем исходных биологических отношений для развертывания в биологической системе.

Формально его можно получить не синтезом, а сложением по столбцам отношений двух первых уровней генеративного многообразия:



Нуль — точка отсчета развертывания новой системы отношений. Записать его исходный вариант можно, заменив знак обменной связи на знак структурной и связав взаимопереходом (обменной связью) два полученных отношения в одно:



То, что получилось, очень похоже на запись протозойного типа питания. Но это — взаимное питание информацией без какого-либо

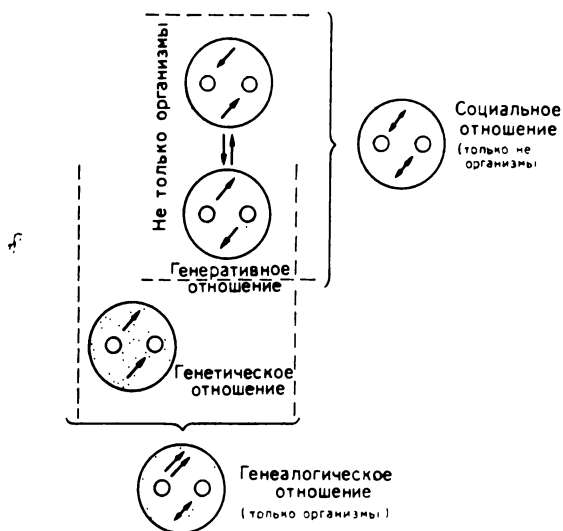
пищевого тела. Обмен информацией становится структурной связью и единственным отношением в инвариантной структуре индивида (элемента) и их совокупности (системы). На новом уровне информации (обмене знаниями) возникает и сохраняет себя *социальная система* и ее элементы — личности.

Генеративные отношения сохраняются и в новом многообразии, но уже за рамками жизни (биологической системы).

## 2. Животное как элемент биологической и социальной систем

Для генеративного отношения возможна только связь развития (смены поколений). Однако благодаря вхождению в комплексы — сложению вариантов этого отношения друг с другом или одного из них с исходной формой генетического отношения — появляется *структурная связь*. Ее можно отыскать в генеалогическом отношении (комплексе), а в социальном она уже показана единственной.

Формирование комплексов с участием генеративных отношений — с уточнением в них представления о предке и потомке — можно проиллюстрировать схемой:



Генеалогическое и социальное отношения оперируют совокупностями индивидов как носителей информации, причем эти совокупности, закрывая пространство отношений, представляют собой информационные системы, т. е. создают, сохраняют и изменяют (развивают) свои структуры через формирование и функционирование внутренних для них — внутрисистемных (систем-элементов).

тных, опосредованных межэлементных) связей. В каждом из отношений эти связи наполнены своим содержанием:

*генеалогическое отношение* — элементарные генетические тела (специфические носители информации), переходя из организмов в их общее генетическое тело — геносферу — и обратно, сохраняют

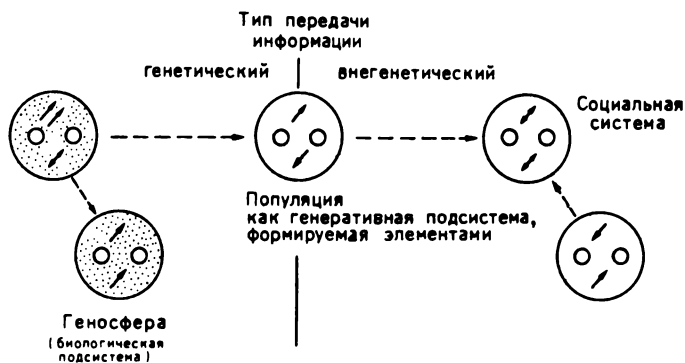
систему в целом и ее элементы (знак  $\rightleftharpoons$  замененный на  $\leftarrow$ ), при этом расширенное воспроизводство элементарных генетических тел ( $\rightleftharpoons$ ) сосредоточено в организмах;

*социальное отношение* — в отсутствие специфического носителя информации существование системы и ее элементов обеспечивается

исключительно информационным обменом между ними ( $\rightleftharpoons$ )

переходит в  $\leftarrow$ ), при этом момент производства элементарных единиц информации в отношении не включается (что оставляет его за пределами собственно социальных связей — в разных вариантах).

Объединяет отношения их комплексный характер, включенность в каждое отношение генеративной составляющей в форме одного из отношений исходного биологического ансамбля. Вычленение этого компонента сопрягает два многообразия:



Сходство начальной совокупности ряда (биологической) и последней в нем (социальной) в том, что в обеих происходит обмен информацией между системой в целом и ее элементом. Различие в том, что организмы не способны обмениваться информацией непосредственно: донор и реципиент передают генетические тела друг другу только в том случае, если лишь один из компонентов геном



(т. е. организм), а другой — геносфера, генофонд или его внегеномная часть. *Обмен генетическими телами между геномами невозможен*, что имеет биологический смысл: формирование такого варианта направленной эволюции, когда необходимое прогрессу увеличение многообразия возникает не путем взаимоизменения контактирующих особей одного поколения, а в ходе смены поколений — в филогенетических рядах, или филумах. Снятие запрета, точнее, его первичная неполнота, что наблюдается у прокариот (при нескорректированности передачи информации, т. е. наследования, и размножения на «допопуляционном уровне» жизни), резко снижает возможности биологического прогресса (прежде всего морфологического), сводя разветвление многообразия часто к приспособительному процессу, в котором общее повышение организации заметной роли не играет.

Непосредственный обмен информацией между индивидами становится важным и полезным, когда возможности индивидуализации на путях морфологического прогресса начинают исчерпывать себя (столь важный его механизм, как переход к организму высшего порядка путем объединения — слияния, агрегирования — ранее самостоятельных особей, уже реализован во всех вариантах). Но такому обмену не могут служить прежние носители информации — генетические тела, если продолжается эволюция, которую они обеспечивают, если она не прерывается мгновенно, но, затухая, продолжает идти параллельно с развивающимся процессом прямого обмена информацией между индивидами. Рядом с генетическим возникает и совершенствуется *внегенетический канал информации*.

Обмен информацией оказывается прямым и в том смысле, что происходит не между геномами, а между индивидами в целом. Поскольку же организма без генома нет — не между организмами.

*Организм* не «дополняет» свою структуру социальными связями (такое «дополнение» исключает закон сохранения биологического ансамбля отношений), а просто *не входит в социальную систему*.

В ней функционирует новый индивид, который, может быть, не в момент появления, а позже — в развитой форме, представляет собой личность.

Можно обсуждать применимость этого понятия к высшим животным, но следует подчеркнуть, что животное, использующее внегенетический канал информации, утрачивает целостность в рамках конкретно-научного исследования и с этого момента становится объектом для двух разных наук: биологии и социологии.

Такое раздвоение образа (сложенного в обыденном сознании общением с высшими представителями животного мира) заставляет вернуться к предмету общей зоологии и зоологии вообще.

Наука о животных, выходя на теоретический уровень, сталкивается с теми же сложностями, что и квантовая механика, признавшая

в электроне волну и частицу (два объекта), а также человековедение со своей проблемой биосоциальности людской природы или породы (один объект?) и т. д. Вот еще один случай, когда приходится обращаться к принципу дополнительности Бора. Уже объединив ранее два разных понятия одним термином «пищевое отношение», признаем многозначность слова «животное» не только в естественном языке, но и в научной терминологии.

И биология, и социология исследуют именно животных, хотя по-разному понимают свой объект, и, если зоология претендует на роль единственной науки о животных, она может мыслиться только синтетическим, точнее комплексным, знанием, включающим биологическую и социологическую дисциплины и связующий их раздел, не обобщающий, но сопрягающий взаимодействующие явления, анализирующий конкретный случай межсистемных отношений.

Здесь задачу межсистемного исследования придется только поставить и определить, с какими животными будем иметь дело в этой работе — организмами или субъектами социальных отношений.

Начинать изложение зоологии логично с характеристики животных как одной из групп организмов, одного из типов биологической организации. Тому есть две причины: во-первых, такую характеристику получит все многообразие животных — животный мир, а не только его высшие представители; во-вторых, животный организм — условие появления социального индивида.

Общая зоология не может быть ограничена рамками биологии, но именно они дают познавательную установку (точку зрения), необходимую для построения общей теории животной организации, описывающей все варианты биологического многообразия той группы живых существ, которую называют животными.

Не будем здесь обсуждать, есть ли животный тип организации в социальной структуре (или животные в ней — часть некоторого типа, несколько разных типов); в биологическом многообразии достаточно отчетливо выделяется *животный тип организации*.

## Г Л А В А XI

### ЖИВОТНЫЙ ТИП ОРГАНИЗАЦИИ (В БИОЛОГИИ)

Все организмы уже распределены по трофическим и генетическим типам, а образующие популяции — по генеративным. Есть и другой способ классифицирования — выделение групп живых существ с учетом участия их во всех биологических отношениях. С его помощью следует очертить круг форм, изучаемых зоологией, — животных.

Совокупность животных, рассматриваемых как целостный объект, называют по-разному: *животное царство, животный мир*. В

название главы вынесен уже употреблявшийся в нашем тексте термин — «животный тип организации».

Возникает вопрос: что такое тип организации?

## 1. Тип организации как единица биологического многообразия

Хотя функциональный смысл многообразия организмов достаточно ясен (хотя бы в круговороте: продуценты — консументы — редуценты), до сих пор сильна традиция объяснять его многообразием условий существования. При таком подходе важнейшая черта жизни не вписывается в ее инвариант, что противоречит результатам проведенного анализа.

Еще распространенное мнение, что изучение многообразия — особая проблема для биологии, не имеющая прямого отношения к вопросу о сущности жизни, и что, лишь ответив на него, можно успешно исследовать проявление единого в разнообразии его форм. И это представление вносит диссонанс во взятый тон изложения биологической основы зоологии.

Отрыв проблемы многообразия от познания сущности жизни и попытки объяснить его внешними по отношению к жизни факторами не совместимы с композиционистским мышлением в биологии. В его русле многообразие организмов — сущностная (инвариантная) черта жизни, порожденная, следовательно, не условиями, в которых она появилась и развивается, а самой структурой биологической системы.

Разумеется, биологическая система реализуется только через конкретные варианты (земной, молекулярный и т. д.), которые обусловлены существованием иных систем на определенном уровне развертывания (развития). Необходимые жизни условия появления и раскрытия во всей полноте обеспечивают *межсистемные отношения*.

На их уровне биологическая структура сопряжена и взаимодействует с молекулярной (физико-химической), социальной, в результате чего проявляется специфика варианта жизни, т. е. условия конкретизируют присущее жизни многообразие, наполняют не ими заданные его рамки бесчисленными жизненными формами, морфо-функциональными типами и т. п.

Предпринятый анализ инвариантной биологической структуры не способен обнаружить все это разнообразие. И задача его другая — найти его рамки, пределы развертывания — многообразие, необходимое любому варианту жизни.

И ему нужна своя единица.

Типы питания, рекомбинации, смены поколений объединили организмы по одному из признаков, отражающих сущность жизни, — инвариантному. Единицей инвариантного многообразия организмов,

учитывающей форму (уровень развитости) всех отношений биологического ансамбля, будет *тип организации — совокупность организмов, объединенных типом питания, типом рекомбинации, типом смены поколений (или его отсутствием)*.

В отличие от уже предложенных классификаций, скорее частного характера, т. е. вносящих упорядочение в трофологию, генетику, учение о популяции, обращение к типу организации объединяет все частные классификации в одну — общую — систему организмов, которую может разрабатывать специальная биологическая дисциплина — *систематика*.

*Тип организации* как основное понятие биологической систематики, во-первых, позволяет выделить крупнейшие группировки организмов уже в рамках инвариантной структуры жизни, т. е. классифицировать *многообразие, причина которого — само существование системы, а не условия ее проявления;*

во-вторых, обеспечивает подразделение крупных групп на более мелкие, т. е. *построение иерархической классификации, в которой каждую совокупность организмов характеризует не только конкретный набор признаков, но и ее систематический ранг;*

в-третьих, тип организации строит *систему организмов* не только на уровне инварианта, но для *любого варианта жизни*, выделяя в инвариантных группировках уже специфические для него совокупности, сформированные условиями существования системы на данной планете.

Итак, понятие типа организации позволяет выделить основные систематические группы организмов. Однако здесь достаточно характеризовать одну из них — животных.

## 2. Животные как тип организации, выявляемый в инвариантной структуре жизни

Всеми сущностными чертами животной организации наделена фагоцитирующая клетка-организм. Ее тип питания — пищевой цикл с фазами захвата пищи и индивидуального пищеварения;

тип рекомбинации — гамето-зиготный цикл с периодами редукционного деления гаметы и зиготы;

тип смены поколений — генеративный цикл с фазами гаметогенеза и копуляции;

структурный тип организма — эукариоты.

Эукариотическая структура обеспечивает реализацию всего комплекса функциональных особенностей животных. Его можно разделить на две части:

1) облигатные черты животных, включающие всего одну из перечисленного набора — индивидуальное пищеварение;

2) факультативные черты животных, которые могут быть общими у них и у растений или отсутствовать у животных; они включены в комплекс благодаря тому, что если рекомбинация идет, то лишь как гамето-зиготный цикл, а если есть смена поколений, то с фазами гаметогенеза и копуляции. (Контраргументами сказанному могут служить росянка и инфузории.)

Росянка, несомненно, обладает индивидуальным пищеварением, а следовательно, и животным типом питания, но в дополнение к основному — растительному. Если представить, что этот миксотроф прекращает фотосинтез и начинает существовать исключительно за счет ловли насекомых, то появится животное: высшее растение совершит уровневый переход в пищевом многообразии, который когда-то сделали или могли сделать одноклеточные водоросли. Однако вообразить это для росянки невозможно.

Инфузориям отнюдь не свойственна конъюгация в том виде, как она была определена при рассмотрении типов генетического отношения. Конъюгацией у этих животных организмов называют не тот не сводимый к другим вариант рекомбинации, который присущ прокариотам, а модификацию копуляции (что будет подробно обсуждено в следующем разделе книги).

Комплекс облигатных и факультативных животных черт сложился двумя путями:

1) на уровневых переходах (с I уровня на II в пищевом многообразии, со II на III — в генетическом);

2) без уровневого перехода (в генеративном многообразии).

В комментарии нуждается второй случай.

В генеративном отношении типы смены поколений выделены только для эукариотических организмов. Тем самым проблема их происхождения кажется снятой. Действительно, здесь — в отличие от генетического многообразия — нет проблемы происхождения эукариот как уровня жизни. Однако вполне правомерен вопрос о выделении их и прокариот как двух ветвей органического мира, берущих начало от самого его корня.

Объединение первичного множества организмов, появившегося не путем размножения, а путем включения в биологическую систему, могло осуществляться двумя способами: во-первых, слиянием определяющих в этом процессе особей; во-вторых, бесконтактным обменом генетическими телами.

Оба способа вместе формировали единую на всю планету геносферу. Ее целостность сочеталась со структурированностью — расчленением на более или менее обособленные группировки по родству. Такие совокупности организмов складывались благодаря циркуляции в них общего набора генетических тел — формирования генофонда.

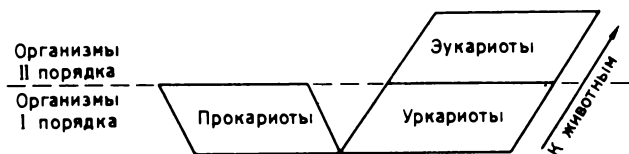
Увеличение на его основе генетического разнообразия организмов достигается обменом частями генома, но не геномами. В бесконтак-

тном варианте задачу решает трансформация, в контактном — она становится технически выполнимой, когда распадение генома закрепляется делением организма на дочерние особи, а восстановление генома и обмен генетическими телами объединены процессом слияния полугеномов в новых комбинациях.

Без этого механизма генетический обмен в слившихся особях при крайне слабой индивидуальности первичных организмов нереален. Поэтому их слияние могло создавать некую популяционную структуру, но единую не столько генетически, сколько в каком-то ином отношении, например по участию в совместном захвате пищи. Появление же генофондов исходно связано с трансформацией, а затем с конъюгацией.

Прокариотические способы рекомбинации первичны, и в то же время невозможность выведения эукариот от прокариот известного нам типа достаточно очевидна. Как решение проблемы возникло представление о том, что равно древними нужно считать две ветви органического мира: прокариотическую и ведущую к эукариотам. Прimitивные представители последней — *уркариоты* — находятся на одном уровне организации с прокариотами. И те, и другие — организмы I порядка, т. е. элементарны в морфологическом плане, не состоят из слившихся организмов. А способность к слиянию — единственное отличие уркариот от организмов иной ветви. Однако оно имеет решающее значение для перехода на следующий уровень.

Лишь в одной из двух ветвей, разделившихся в момент появления жизни, могли возникнуть животные:



Если слияние уркариот связано с захватом пищи, то путь к животным начинается на заре жизни; столь рано закладывающаяся потенция животной организации ведет не только к ее будущей реализации, но и готовит основу под нее — эукариотическое строение клетки.

Комплекс животных черт можно разделить и так:

- 1) адаптивные,
- 2) коррелирующие с ними.

Как адаптации к условиям существования следует рассматривать захват пищи и индивидуальное пищеварение, т. е. фазы пищевого цикла. Они обеспечивают получение пищи (пищевых частиц, добычи) в открытом пространстве отношения и ее наиболее рациональное приготовление и потребление — в закрытом пространстве отношения.

В свете сказанного сейчас и ранее нужно согласовать два утверждения, относящихся к инвариантному многообразию организмов: 1) оно определено условиями существования, т. е. адаптивно, и 2) оно определено структурой самой биологической системы, а не условиями ее существования, т. е. инвариантно.

Высказывания не противоречат друг другу, поскольку речь идет о двух разных типах условий существования;

1) условия существования биологической системы задаются ее взаимодействием с другими системами (молекулярной, социальной), т. е. межсистемными отношениями;

2) условия существования организма как биологического элемента задаются его взаимодействием с другими организмами и приравненными к ним телами (пищевыми, генетическими), а также с системой в целом, т. е. внутрисистемными отношениями.

Утрата адаптивных черт ведет к редукции животного облика организма: к полной — при утрате индивидуального пищеварения (что обычно связано не с возвратом к коллективному, а с отказом от переваривания пищи вообще: животное — симбиотрофная агрегация — растение), к неполной — при утрате захвата пищи (переходом к симбиотрофии).

Животный тип питания возможен только для эукариот. Эукариотическое строение клетки определяет гамето-зиготный тип рекомбинации и смену поколений в виде генеративного цикла.

Как корреляции в связи с определяющим животным признаком — пищевым циклом — следует рассматривать формы генетического и генеративного отношений у животных. Их редукция — при отказе от полового размножения — ни в коей мере не уменьшает «анимальности» организма, его животный характер от этого не страдает.

Таким образом, далеко не все черты, с перечня которых мы начали, обязательны для любого животного. Более того, отсутствие некоторых из них не влияет на характеристику организма как животного. Ее создает тип питания. И если попытаться дать не общую характеристику животных, а их дифференциальный диагноз, то он сведется к двум признакам, выявленным при обсуждении пищевых отношений:

1) *анимальный тип питания* (один из двух вариантов пищевого цикла);

2) *связь питания с движением* (пищедобывающего и локомоторного аппаратов).

Общая характеристика животных, однако, нужна. На ее базе животный тип организации удастся разбить на основные типы организации животных, их крупнейшие группы. Они выявляются уже на уровне инвариантной структуры жизни.

# РАЗДЕЛ ВТОРОЙ

## ТИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОТНЫХ В ОБЩЕЙ ТЕОРИИ ЖИЗНИ

### ГЛАВА I

#### ТИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОТНЫХ КАК РЕАЛИЗУЕМЫЕ КОМБИНАЦИИ ТИПОВ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ

Общая характеристика животных включает в их состав организмы, имеющие:

один из двух типов питания — протозойный или метазойный;  
один из двух типов смены поколений — протобионтный или метабиионтный;

только один тип рекомбинации — гамето-зиготный.

Поскольку генетическое отношение едино для всех животных и не разбивает их на группы, обсуждению подлежат четыре комбинации признаков четырехклеточной матрицы:

Типы смены поколений	Типы питания	
	протозойный	метазойный
протобионтный	?	?
метабиионтный	?	?

#### 1. Тип организации, сочетающий протозойный пищевой и протобионтный генеративный циклы

Протозойное питание сочетается с протобионтной сменой поколений при одном условии: организм животного должен быть построен как эукариотическая клетка. Такое сочетание допускает известное морфологическое разнообразие — одноядерность и многоядерность, но при одноядерных гаметах, что вносит заметное различие в облик вегетативных и половых особей.

Эта группа животных — первая по времени появления. Вопрос о ее возникновении был уже и поставлен, и обсужден как проблема происхождения протозойного типа питания, т. е. животных.

Выделим ее и назовем *эупротозойный тип организации*.

#### 2. Типы организации, сочетающие протозойный пищевой и метабиионтный генеративный циклы

Гаметогенез метабиионта графически был передан так:



— выделение (а не деление на) гаметы внутрь организма (а не в открытое пространство отношения).



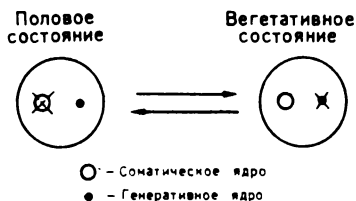
Указанные в скобках признаки протобионтного гаметогенеза исчезают с появлением многоклеточного тела. Многоклеточность уже рассматривалась как формирование организма III порядка, способом которого становится агрегирование.

Второй вариант объединения особей — слияние — был признан механизмом перехода к организму II порядка — эукариотической клетке.

Однако возможно слияние и эукариотических клеток. Его результатом также будет организм III порядка. А достигается это проще не собственно слиянием; тот же эффект дает незавершенное деление эукариотической клетки. Возникающие таким образом полиплоидные и многоядерные организмы по строению генома вполне равноценны многоклеточным, состоящим из диплоидных одноядерных клеток. О возникающих при этом сложностях с формированием гамет уже упоминалось.

Особый вариант строения многоядерного организма и его гаметогенеза появляется при разделении его ядер на два типа. До сих пор ядро рассматривалось только как геном. Однако оно принимает у организмов и другую функцию — регулирует обменные процессы клетки. Отделение этой функции от генетической создает *соматическое ядро*, которое должно дополнять необходимое размножению и рекомбинационным процессам *генеративное ядро*.

Организм с двумя ядрами (двумя типами ядер) совмещает в себе два организма: вегетативную особь, когда функционирует соматическое ядро, и половую с активным генеративным ядром. В вегетативном состоянии генеративное ядро можно считать отсутствующим, в половом — соматическое исчезает, резорбируется:



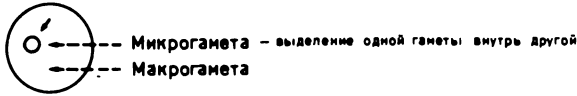
Половое размножение начинается с гаметогенеза, который осуществляется в двух формах:

- 1) делением половой особи на гаметы (протобионтный тип) или
- 2) выделением половой особью гамет (метабионтный тип).

Если генеративное ядро путем редукционного деления (в отсутствие соматического ядра) дает только гаметы, то вместо вегетативной особи в конечном счете образуется совокупность гамет.

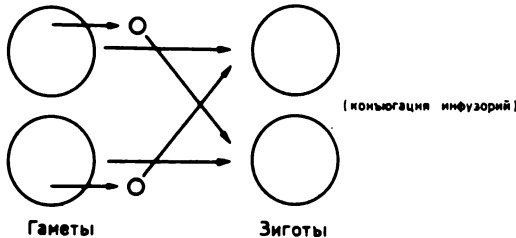
Минимум — две гаметы. Между ними может появиться организменная граница (деление организма вслед за расщеплением генома), но она может и не появиться.

Если функция двух гамет разделяется между: 1) половой особью, сохранившей одно гаплоидное ядро, и 2) вторым гаплоидным ядром, лишенным половой особи (уходящим из нее), — то в момент гаметогенеза получим

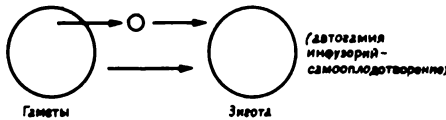


Это модификация метабионтного гаметогенеза, сохраняющая и материнскую особь в облике макрогаметы.

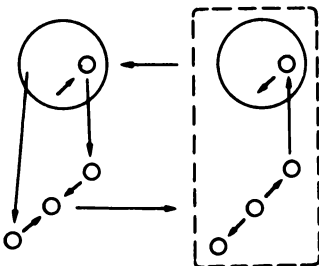
Затем при наличии второй пары гамет происходит копуляция (и рекомбинация):



В отсутствие партнера копуляция идет без рекомбинации (соединением):



Изменение знака гаметогенеза модифицирует запись метабионтного генеративного цикла в целом:



— отношение III уровня генеративного многообразия, отличающееся от типичного метабионтного цикла:

1) отсутствием указания на множественность организмов низшего порядка в фазах гаметогенеза и размерного роста;

2) вынесением в этой связи одного из знаков развития в открытое пространство отношения.

**Интерпретация.** На стадии гаметогенеза:



— тело, отвечающее гамете по характеру генома и особи, давшей гаметы,— по другим признакам;



— гамета, выделенная внутри тела особи, поделившейся на гаметы.

На стадии копуляции в зиготу сливаются две гаметы, не вполне сопоставимые с гаметами многоклеточных: макрогамета (с цитоплазмой вегетативной особи) и микрогамета (лишенная оболочки).

На стадии размерно-численного роста зигота производит особи двух типов, в ходе деления умножая число индивидов и меняя их характер («размерность»); размерный рост (переход к которому указан стрелкой, параллельной знаку равенства) есть включение одного типа особи в другой — формирование вегетативно-полового индивида.

Цикл в целом в какой-то мере переходит между протобионтным и метабиионтным (выделение гамет оказывается в то же время делением), но существенно ближе ко второму, поскольку в смену поколений вводится вегетативно-половой организм с фазами роста (который может быть дополнен бесполом размножением) и полового размножения.

Можно считать, что описана *модификация метабиионтного типа генеративного отношения* для организмов III порядка, совершивших уровневый переход не агрегированием эукариотических клеток, а их слиянием (нерасхождением после деления), которое ликвидировало бывшие организменные границы и создало предпосылки преобразования множества ядер, не реализованных в качестве самостоятельных особей в *гетерокариотный аппарат*, где выделены соматические и генеративные ядра.

Такое строение организма вполне совместимо с протозойным типом питания в вегетативной фазе его существования.

Выделим эту группу животных в *метапротозойный тип организации*. (Пример — инфузории.)

Типичный метабиионтный цикл, предполагающий многоклеточное строение особи, также может сочетаться с протозойным пищевым — при сохранении внутриклеточного пищеварения частью ее клеток. Разделение эукариотических клеток на переваривающие и не переваривающие пищу в агрегациях отмечалось при обсуждении проблемы формирования метазойного питания. Было отмечено, что такая специализация (появляющаяся еще в полиморфной колонии)

не создает метазоона, в характеристику которого обязательно входит внешняя секреция клетками пищеварительных ферментов.

Таким образом, выделяется вторая группа животных с протозойным питанием и метабионтной сменой поколений — *протометазойный тип организации*. (В его состав войдут многоклеточные животные с чисто внутриклеточным пищеварением, которое не только облигатно, но и первично для них, например губки.)

### 3. Несовместимость метазойного питания с протобионтной сменой поколений

В протобионтном цикле гаметогенез — полное распадение особи на половые клетки. Вся масса клеток метазоона не может дать гаметы уже в силу того, что они достаточно специализированы: особые пищеварительные клетки включены в знак отношения.

Вслед за клеточной матрицей, заполненной двумя типами организации, появляется пустая (см. ниже) — одно из сочетаний типов питания и смены поколений невозможно.

### 4. Тип организации, сочетающий метазойный пищевой и метабионтный генеративный циклы

Два варианта первичной специализации клеток — обособление среди них половых и пищеварительных с наружной секрецией — вполне реальны для метазоона. Если это происходит, появляется последняя и предельно совершенная группа животных — их *эуметазойный тип организации*.

### 5. Полное и инвариантное многообразие животных: четыре типа сочетания способов питания и смены поколений. Уровни и ветви многообразия

Знаки вопроса в клетках матрицы, составленной в начале главы, можно снять:

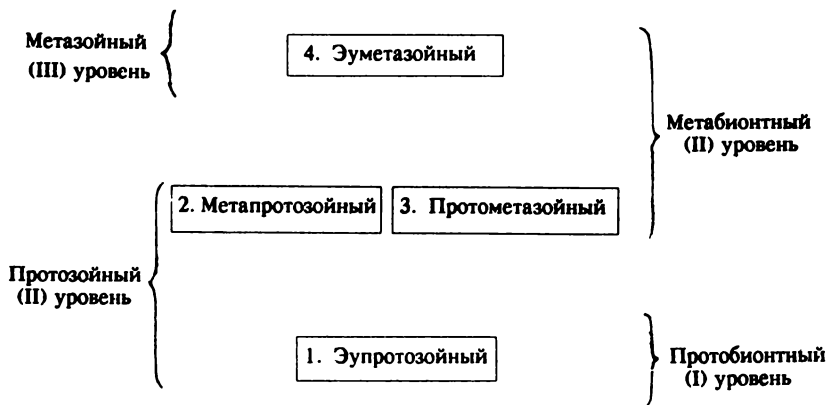
Типы организации животных	С протозойным питанием	С метазойным питанием
С протобионтной сменой поколений	1. Эупротозойный	—
С метабионтной сменой поколений	2. Метапротозойный 3. Протометазойный	4. Эуметазойный

То же многообразие можно изобразить и так:

Типы (уровни)  
пищевого отношения

Типы  
организации животных

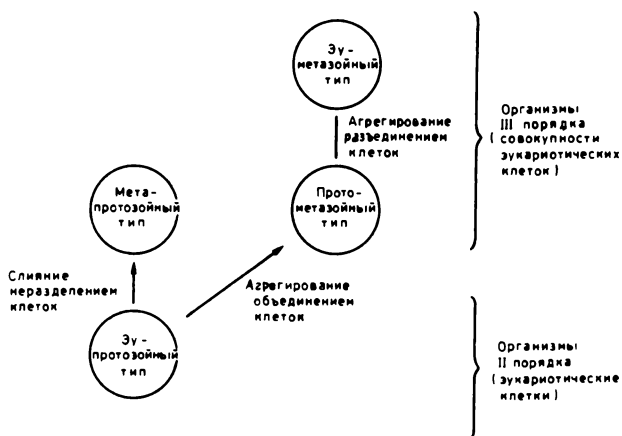
Типы (уровни)  
генеративного отношения



Если рассматривать типы организации в историческом аспекте, т. е. как последовательно возникающие, то расположение их по вертикали выявит *три уровня многообразия*, а занятие второго из них двумя группами животных наметит *две ветви развития*.

Исторический подход выливается в проблему выведения последующих типов организации из предшествующих, а в конечном счете дает схему многообразия, учитывающую уровневые переходы и ветвления.

В такую схему можно преобразовать предыдущую, указав механизмы уровневых переходов и принцип различения ветвей:



Под агрегированием (объединением) клеток имеется в виду формирование их совокупности, в которой выделяются клетки с пищеварительными полостями — вакуолями, а под агрегированием разьединением — расщепление клеточной массы ради создания межклеточной пищеварительной полости — кишки.

Ветви в многообразии типов организации животных можно выделять с его второго уровня, где выявляются два направления преобразования эупротозоев: *метапротозойное* (слиянием) и *метазойное* (агрегированием).

Но можно выделить ветви и с момента появления животных, точнее, выделить два пути развития животных: стволовой *протозойный* (возникший слиянием уркариот и завершающийся слиянием эукариот, т. е. последовательно реализующий две формы слияния: в собственном смысле слова и нерасхождением после деления) и уходящий вверх побеговый *метазойный* (начинающийся и заканчивающийся реализацией двух форм агрегирования). Второй вариант различия — ствола и побега — совпадает с делением животных на простейших и многоклеточных.

Три перехода в анализируемом многообразии уже обсуждены в этой главе (возникновение метапротозоев) или ранее, при рассмотрении происхождения метазойного питания (различие и связь протометазоев и эуметазоев были показаны, хотя и без употребления предложенных здесь названий групп).

Полученное многообразие — *инвариантное*. Упоминание в скобках конкретных групп животных (инфузорий, губок) не означает, что на Земле мы не сталкиваемся с другими воплощениями их типов организации в широкой (инвариантной) трактовке, и не указывает на пути конкретизации инвариантного типа в других (неземных, немолекулярных) условиях жизни.

Полученное многообразие — *полное*. В его рамки укладываются все известные и возможные группы животных.

Дальнейшее деление четырех предельно крупных типов организации на более мелкие, входящие в них, возможно различными способами. Один из них — редукция пищевого цикла.

## Г Л А В А II

### ТИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОТНЫХ С НЕПОЛНЫМ ПИЩЕВЫМ ЦИКЛОМ

Выпадение одной из фаз генеративного цикла (копуляции, что оставляет протобионтам только бесполое, а метабиионтам — бесполое и партеногенетическое размножение) или даже двух его фаз (копуляции и гаметогенеза, что лишает метабиионтов полового

размножения) существенно не меняет типа животной организации. Напротив, она резко перестраивается с редукцией пищевого цикла.

Обязательны для него (как моменты уровневой характеристики) две фазы: захвата пищи и индивидуального пищеварения, — входящие как в протозойный, так и в метазойный типы питания. Они же и не обязательны, т. е. могут отсутствовать у животных обоих уровней многообразия. Дополняющий метазойный цикл этап распределения пищи исчезнуть не может, поскольку это привело бы многоклеточный организм к гибели от голода.

Таким образом, следует обсудить четыре возможных варианта редукции.

### 1. Редукция фазы захвата пищи у протозоев

Животные отказываются от захвата пищи в том случае, если меняют открытое пространство пищевого отношения, в котором они сформировались, на закрытое. Закрыто оно может быть либо пищевым телом, либо питающимся организмом:



— обитание внутри пищевого тела в сочетании с наружным пищеварением; животный пищевой цикл сохраняется, хотя и в урезанном виде, только при использовании пищевого тела одним организмом (индивидуальном пищеварении);



— переваривание размножающихся в теле животного организмов — пищевых тел.

### 2. Редукция фазы захвата пищи у метазоев

Причина и условие утраты метазооном первой фазы пищевого цикла идентичны таковым организмов протозойного уровня. Все сказанное выше можно повторить. Следует лишь добавить, что у многоклеточных животных реально специализация значительной части клеток (в сравнении с числом только переваривающих) на культивирование и переваривание эндосимбионтов.

Ориентация на исключительно внутриклеточное пищеварение не позволяет протометазоям, отказавшимся от захвата пищи, перейти к метазойному типу питания, а эуметазоев возвращает в протометазойное состояние.

### 3. Редукция фазы индивидуального пищеварения у протозоев

Сведение животного питания к захвату пищи может совершаться только переходом к питанию в пищевых агрегациях.

В таком случае складывается новый (точнее, старый, возвращающийся к растительным гетеротрофам) цикл — чередование состояний питания и непитания. (Намек на возможность его появления демонстрируют солнечники.)

### 4. Редукция фазы индивидуального пищеварения у метазоев

Кроме варианта коллективного пищеварения, указанного для протозоев в агрегациях временного типа, для многоклеточных возможен и другой, причем два разных способа будут соответствовать двум уровням организации метазоев: для бескишечных форм — агрегирование; для обладающих кишкой — общая кишечная полость колонии. (Общая кишечная полость известна для колониальных животных, например кишечнополостных.)

### 5. Последствия редукции пищевого цикла для животных

Организм, лишившийся одной из фаз пищевого цикла, утрачивает важную составляющую своей характеристики как животного, его животная сущность проявляется существенно слабее. Такая потеря облика проявляет себя как:

1) *деанимализация*, т. е. движение от животного типа питания к растительному, что связано с отказом от захвата пищи: переход к наружному пищеварению внутри пищевого тела при совместном питании множества (а не одного) организмов переводит животный тип питания в политрофный; тот же результат дает смена переваривания эндосимбионтов на использование продуктов их жизнедеятельности с последующим превращением симбиотрофной агрегации в автотрофа;

2) *деиндивидуализация*, т. е. передача части функций индивида их совокупности (временной агрегации, колонии), что связано с отказом от индивидуального пищеварения: коллективизация пространства пищеварения (общая вакуоль, общая кишка) вызывает распределение индивидуальности между особью и надорганизменной структурой, не обеспечивающей перехода к организму высшего порядка.

Редукция пищевого цикла останавливает движение этой группы животных в направлении высших форм животной организации.



Прогресс достигается животными совершенствованием как захвата пищи, так и пищеварения. Морфофункциональное многообразие животной жизни увеличивается за счет появления ветвей развития и уровней организации. Обе его стороны подлежат исследованию как инвариантные структуры.

### Г Л А В А III ТИПЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ И МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ УРОВНИ ЖИВОТНЫХ

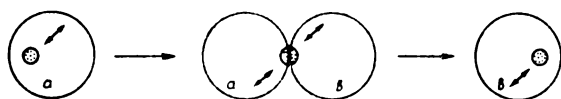
Типы организации животных достаточно ясно определены типами пищеварения — внутриклеточным протозойным и внеклеточным метазойным. Тем не менее к проблеме выделения типов пищеварения необходимо вернуться, вычленив ее как самостоятельную из проблемы многообразия пищевого отношения и оттолкнувшись от важнейшей особенности животной организации — ведущей роли организма в пищевом отношении.

Вспомним, что аналогичный подход — расшифровка ведущей роли пищевого тела в растительном пищевом отношении — позволил дать четкие определения низшим и высшим растениям.

#### 1. Ведущая роль питающегося организма в животном пищевом отношении и формальное построение многообразия типов пищеварения

Когда животное было определено как *организм, питающийся множеством пищевых тел*, это еще не означало, что одним пищевым телом не могут питаться два (и более) животных организма. Смысл дефиниции заключался в констатации особой роли одного-единственного компонента отношения, выделенного среди множества других. Прибавление к этому несчитанному множеству еще одного тела ничего не меняет в отношении, но удвоение единственного компонента меняет ситуацию кардинально.

Пометив питающиеся организмы буквами *a* и *b*, можно изобразить следующее многообразие их отношений с одним (из многих) пищевым телом:

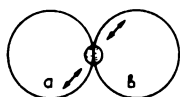


## 2. Интерпретация отношений



— исходный вариант взаимоотношения пищевого тела и питающегося организма в закрытом им пространстве.

**Интерпретация.** Внутриклеточное пищеварение.



— взаимоотношение пищевого тела и двух питающихся организмов в закрытом ими пространстве отношения.

**Интерпретация.** Организмы *a* и *b* — разного порядка: *a* — эукариотическая клетка, *b* — метазоон. Эукариотическая клетка, переваривающая пищу в пищеварительной вакуоли, — ранее самостоятельный организм, вошедший частью в состав метазоона. При такой расшифровке особой изображено частично полостное пищеварение, начинающееся в полости кишки и заканчивающееся в пищеварительной вакуоли:



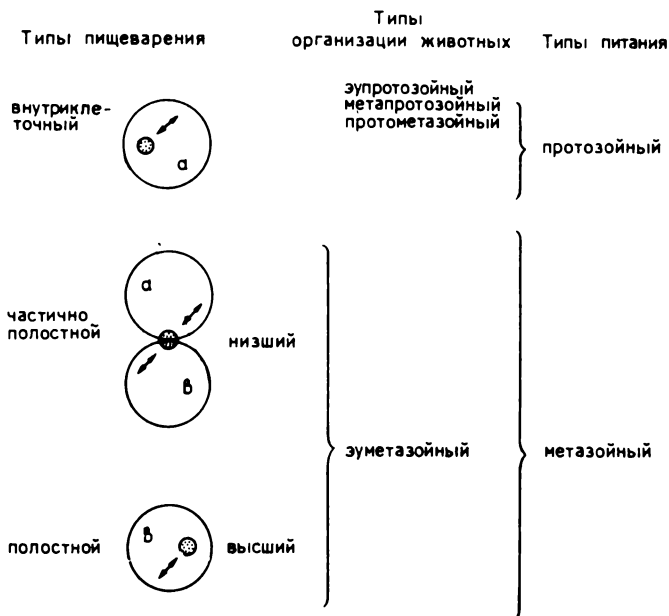
— вторичный вариант взаимоотношения пищи и организма в закрытом пространстве.

**Интерпретация.** Если организм *b* — метазоон, то изображено полостное пищеварение, при котором пищеварительные клетки занимают наружную секрецию и не переваривают в вакуолях.

## 3. Полное и инвариантное многообразие типов пищеварения

Для двух типов пищевого отношения выделены три типа — морфофункциональных уровня — пищеварения, что существенно дополняет представление о его инвариантном многообразии. Благодаря разбивке животных на типы организации стало возможным провести границу внутри многоклеточных животных, по разные стороны которой оказались протометазойные и эуметазойные организмы. Теперь среди эуметазоев обнаружилось низшие и высшие.

Ниже показано соотношение между типами организации животных, типами пищевого отношения и тремя типами пищеварения:



Выделение пищеварения из пищевого отношения (методом ведущей стороны отношения) и дополнение последнего генеративным (комбинаторным методом) позволило выделить пять типов организации животных и проследить смену уровней морфофункциональной организации от эупротозоев до высших зуметазоев.

## Г Л А В А IV

### СПОСОБЫ ЗАХВАТА ПИЩИ И ОСНОВНЫЕ ВЕТВИ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

При обсуждении типов организации животных выявились бифуркации в их многообразии. Наметились две точки расхождения ветвей: 1) от корня животного мира — делением на протозоев и метазоев; 2) в переходе с эупротозойного уровня — делением на метапротозоев и протометазоев.

Обобщая, можно сказать, что наблюдается ветвление на уровне-вом переходе. Оно связано с выбором способа повышения организации и формирования организма следующего порядка. В линии протозоев таким способом стало слияние особей (в двух вариантах), в линии метазоев — агрегирование (тоже в двух вариантах). Расхождение метапротозоев и протометазоев определено тем же выбором между

слиянием и агрегированием. Однако такая форма ветвления обладает ограниченными возможностями для конструирования многообразия, выводя в конечном счете на уровневую характеристику организмов — на типы пищеварения.

Основным и весьма мощным фактором расхождения организмов в морфофункциональном облике вне связи с повышением организации служит ветвление в пределах одного уровня. Его вызывают разные типы захвата пищи.

### 1. Формы пространства отношения и многообразии типов захвата пищи

Две формы пространства отношения — закрытое и открытое — создают две основные группы растительного мира — политрофов и растительных гетеротрофов. Животное пребывает в обеих формах пространства: в закрытом — в фазе индивидуального пищеварения и открытом — в фазе захвата пищи.

Смена вариантов закрытого пищевого отношения (его организация организмом низшего порядка, организмами низшего и высшего порядка вместе, организмом высшего порядка) преобразует один тип (уровень) пищеварения в другой: внутриклеточное — в частично полостное, а последнее — в полостное.

Какие же варианты принимает открытое пространство отношения?

Прежде всего два: 1) изотропное пространство пищевого отношения — вариант, когда один из компонентов отношения может войти в контакт с другим по любому направлению в пространстве; 2) анизотропное пространство пищевого отношения — вариант, когда по каким-то направлениям контакт компонента с партнером возможен, а по другим — нет.

Вариант определяется для каждого из компонентов отношения отдельно, что увеличивает их число до четырех типов:

- |                         |                                |
|-------------------------|--------------------------------|
| ○ — питающийся организм | } в изотропном пространстве,   |
| ● — пищевое тело        |                                |
| Ω — питающийся организм | } в анизотропном пространстве. |
| ⊙ — пищевое тело        |                                |

Черта, введенная в знак компонента, означает:

для питающегося организма — его полярность в отношении захвата пищи, т. е. невозможность ее получения со стороны проведенной черты;

для пищевого тела — ограничение возможности его использования питающимися организмами, т. е. невозможность их контактов с ним со стороны проведенной черты.

Анизотропию могут вызвать две причины: 1) подвижность компонента отношения, обеспечивающая возможность контакта с партнером только по направлению его перемещения; 2) положение компонента на границе пространства пищевого отношения, за которой контакты невозможны.

Четыре типа компонентов могут сложить отношение четырьмя способами:

$\circ \rightarrow \odot$ ,  $\rho \rightarrow \odot$ ,  $\circ \rightarrow \ominus$ ,  $\rho \rightarrow \ominus$

Для развертывающегося многообразия один из этих вариантов должен быть исходным.

## 2. Ведущая роль питающегося организма в животном пищевом отношении и выбор исходного способа захвата пищи

Когда оба компонента находятся в изотропном или анизотропном отношении, выделить ведущую сторону отношения нельзя. Остаются для обсуждения два варианта:

$\rho \rightarrow \odot$  — подвижность питающегося организма возможна:

$\circ \rightarrow \ominus$  — подвижность питающегося организма невозможна.

Поскольку связь локомоции с захватом пищи была признана необходимым моментом появления животной организации, выбор однозначен:

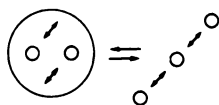
$\rho \rightarrow \odot$  — контакт подвижного организма с неподвижным пищевым телом как исходная форма захвата пищи у животных.

Нахождения начальной точки многообразия все же недостаточно для того, чтобы приступить к его развертыванию. Необходимо разобраться в том, что такое граница пространства отношения, которое открыто.

## 3. Граница пространства отношения как линия соприкосновения двух его форм

Знак закрытого пространства отношения включает в себя и такой элемент, как граница: она передается внешним контуром (линией окружности). У открытого пространства отношения границы как будто бы нет.

Чтобы найти ее, рассмотрим протозойное пищевое отношение:

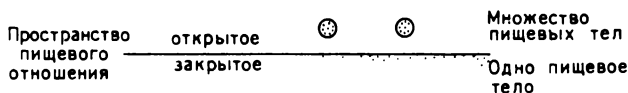


В момент заглатывания пищевые тела переходят из открытого пространства в закрытое. Изобразим условие, «предстартовое состояние» этого процесса:

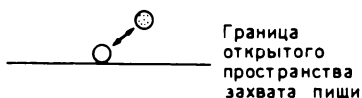


Заглатывание пищевого тела обнаруживает границу открытого пространства отношения: открытость отнюдь не безграничность. В данном случае граница лежит внутри одного типа пищевого отношения, соединяя и разделяя его фазы. Однако она существует и для типов пищевого отношения: на растительном уровне один из них характеризуется закрытостью, другой — открытостью. И тогда уже не в рамках смены фаз, а в истории смены типов питания встает вопрос о пересечении линии, разделяющей и соединяющей две формы пространства отношений.

Для акта захвата пищи такой переход состоит в смене питания одним пищевым телом (в закрытом пространстве) на питание многими пищевыми телами (в открытом пространстве). Две формы пространства получения пищи можно изобразить так:



Организм, находящийся на границе, но в открытом пространстве и питающийся множеством принадлежащих ему пищевых тел, не связан с находящимся за границей телом, как с пищевым. Он отграничен не от пищевого тела, а просто расположен на границе своего пространства отношения, которое обеспечивает его анизотропию:



Итак, граница пространства отношения есть линия соприкосновения его форм — открытого и закрытого пространств. Если она вводится для обсуждения многообразия способов захвата пищи, то полнота анализа предполагает отделение ею области питания одним пищевым телом от области захвата множества пищевых тел. Сузив рамки обсуждения до исследования многообразия форм получения пищи в открытом пространстве (что характеризует животных), можно свести функцию границы до формирования ею анизотропности пространства для компонентов отношения — как питающегося организма, так и пищевого тела.

Сделанный выбор исходного варианта захвата пищи и прояснение представления о границе пространства отношения позволяют рассмотреть возможные способы захвата (получения) пищи.

#### 4. Полное и инвариантное многообразие способов захвата (получения) пищи

На границе открытого пространства пищевого отношения и пищевого тела организм может получать пищу двумя способами:



 т. е.  — пищевое (для других организмов) тело для данного организма таковым не служит;

 — организм использует в питании одно пищевое тело, с которым находится в постоянном контакте.

Два варианта анизотропности, аналогичные показанным для обитателей границы открытого пространства отношения, демонстрируют и животные, движущиеся в нем, не касаясь границы:

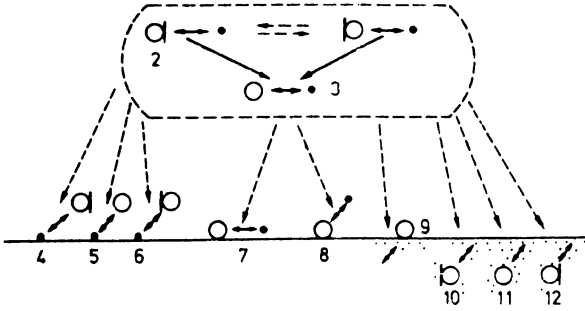
 — захват пищи передним по движению участком тела;

 — захват пищи на заднем относительно движения конце тела.

Новый знак для пищевого тела заменил  и  т. е.

— пищевое тело, анизотропность которого связана только с положением на границе пространства отношения; в его «толще» знак обозначает и подвижные, и неподвижные пищевые тела.

Увеличив число знаков для питающихся организмов и уменьшив для пищевых тел, перейдем к построению схемы многообразия способов захвата (получения) пищи:



Для организмов, находящихся на границе пространства отношения, деление на подвижные и неподвижные формы не проведено.

В многообразии можно выделить шесть групп организмов.

**I группа.** Оба компонента отношения не связаны с границей своего — открытого — пространства. Включает три способа захвата пищи: 1) движущимся организмом на переднем участке тела; 2) движущимся организмом на заднем участке тела; 3) неподвижным организмом.

**II группа.** Из двух компонентов один — пищевое тело — связан с границей открытого пространства отношения. Три способа захвата пищи: 4) на переднем участке движущегося вдоль границы организма; 5) неподвижно зависающим над границей организмом; 6) на заднем конце движущегося вдоль границы организма.

**III группа.** Оба компонента отношения находятся на границе его открытого пространства. Один способ захвата пищи: 7) с характеристикой группы, без уточнения способности или неспособности организма и локомоции.

**IV группа.** Из двух компонентов один — питающийся организм — расположен на границе открытого пространства отношения. Один способ захвата пищи: 8) с характеристикой группы.

**V группа.** Организм расположен на пищевом теле, которым питается. Один способ получения пищи: 9) с характеристикой группы.


**VI группа.** Организм находится внутри пищевого тела, которым питается. Три способа захвата пищи: 10) на переднем участке движущегося организма; 11) в неподвижном состоянии; 12) на заднем участке движущегося организма.

К описанию двенадцати отношений можно добавить следующие замечания:

1) поскольку при выборе первичного способа захвата пищи он был определен как контакт подвижного организма с неподвижным пищевым телом, на исходный характер могут претендовать все отношения с 1-го по 8-е, за исключением двух из трехвариантных групп (3 и 5); однако только для четырех отношений (1, 2, 4, 6)



шести выделенных подвижность — обязательное условие питания ситуациях 7 и 8 движение организма может быть заменено ижением пищевого тела); далее, для отношений 4 и 6 необходимы разные механизмы для локомоции и захвата пищи, так как движение организма вдоль границы пищевого пространства и пищевого тела с линии границы к организму разлагает связь  $\rightarrow$  следующим

образом:  только для ситуаций 1 и 2 возможно объединение

одним механизмом функций локомоции и захвата пищи, когда связь

$\rightarrow$  читается как  $\bullet \rightleftarrows \bigcirc$  Этот предельно простой, а потому и

примитивный способ питания свойствен только двум отношениям:

$\bigcirc \leftarrow \bullet$  — первичные способы захвата пищи, характеризующиеся:  
 $\bigcirc \leftarrow \bullet$

— движением питающегося организма в открытом пространстве пищевого отношения вне связи с его границей;

— захватом как неподвижных, так и подвижных пищевых тел (движение последних утрачивает всякую значимость, будучи преодолено и снято двигательной активностью организма);

— неопределенностью места заглатывания пищи (что отражает непрясленность механизма движения);

— возможностью сочетания обоих способов захвата пищи одним питающимся организмом;

2) любой из двух первичных способов питания может быть преобразован в третий: захват неподвижным организмом подвижных и неподвижных пищевых тел в открытом пространстве отношения вне связи с его границей;

3) три описанных отношения образуют одну — первую — группу способов захвата пищи, единую в том смысле, что разные ее члены могут быть предшественниками одного типа получения пищи; например, ситуации 8 или 9 могут быть выведены из любого отношения первой тройки; таким образом, в общей форме можно говорить лишь о выводимости производных способов захвата пищи от некоторого многообразия исходных (такова ситуация на уровне инварианта, в рамках конкретных вариантов жизни возможно уточнение — от какого из трех отношений следует перейти к новому, не входящему в их группу);

4) производными от трех первых отношений могут быть полноценные животные варианты питания (4—8), предполагающие захват множества пищевых тел в открытом пространстве отношения,

и варианты питания, переходные от животных к растительным гетеротрофным (9—12), стимулирующие использование многими организмами одного пищевого тела даже в закрытом им пространстве отношения;

5) схема не учитывает возможность возникновения организмов с одним типом захвата пищи не только от разных отношений одной группы, но и от отношений разных групп (например, 7 от всех предшествующих по порядковому номеру отношений), а также возможность не только односторонних, но и возвратных переходов; дополнение схемы новыми стрелками слишком усложнило бы картину, что служит основанием остановиться на предложенной — объединенной и огрубленной — передаче формирования многообразия;

б) единственный знак пищевого тела открытого пространства отношения есть просто сокращение записи питания животного многими пищевыми телами; возврат к принятому ранее правилу передачи множества пищевых тел двумя одинаковыми знаками позволяет различить способы захвата пищи еще в одном аспекте:



— последовательный захват пищевых тел, что предполагает их крупные (в сравнении с питающимся организмом) размеры, или *макрофагия*;



— параллельный захват пищевых тел (относительно мелких), или *микрофагия*.

## РАЗДЕЛ ТРЕТИЙ

### ЖИВОТНЫЕ ЗЕМЛИ: ВОПЛОЩЕНИЕ ИНВАРИАНТА В КОНКРЕТНЫХ УСЛОВИЯХ

#### ГЛАВА I

##### ЗЕМНОЙ ВАРИАНТ ЖИЗНИ И ЕГО МЕЖСИСТЕМНЫЕ ОТНОШЕНИЯ

Инвариантная структура не более чем «скелет» биологического многообразия. Его можно разглядывать, изучать, оценивать надежность и красоту. Но только в схемах абстрактных и потому сухих, ограниченных заданной аксиоматикой и правилами вывода и потому совершенно недостаточных для живой науки, идущей бесконечным путем от абстрактного к конкретному.

Скелет принадлежит живому, когда держит «плоть». Она же конкретна, т. е. неотделима от среды, и нарастает по мере продвижения исследования от абстрактного к конкретному, в ходе

которого идущий синтез сущности и условий (атрибутивного и модального) должен восприниматься и в таком смысле: от общего — через особенное — к единичному.

Естествознание до единичного не опускается, не выходя за рамки сужения круга особенного. Если для обществоведения личность неисчерпаема и ради ее изучения можно выделить особую науку — пушкиноведение, шекспироведение, хайямоведение и т. п., — то членение биологии посвящает «минимальную» науку виду: кинология, иппология (объектами которых служат соответственно собака и лошадь).

Верхние ступени пути, ведущего нас вниз, — биология — зоология — зоология позвоночных. Одна лестница? Две. И место стыковки между ними видно вполне отчетливо. Организм и животный организм появляются в любой биологической системе; позвоночное животное и его конкретная форма в инвариантной структуре жизни не выявлены. Стыковка и перелом — переход из области инвариантного многообразия в зону конкретизирующегося многообразия вариантов.

Единственный инвариант входит основой в сколь угодно большое число вариантов.

*Вариантом можно считать и некоторый тип биологической системы, включающий сколь угодно большое число единичных объектов, и совокупность организмов какой-либо планеты, например живой покров Земли.*

*Возможна иерархическая классификация вариантов жизни.*

Но из всего этого предполагаемого разнообразия нам известен единственный вариант жизни — несомненно одна биологическая система, но, вероятно, представляющая и некоторый тип биологической системы.

Обе трактовки совместимы, если земной вариант жизни изменяет характеристику (и объем): все более детализированное описание многообразия в движении мысли от общего к особенному (введением конкретных условий, свойственных нашей планете) будет делать это описание все более земным. *Меняющуюся ступень детализации многообразия, но в то же время фиксированную на каждом этапе исследования и будем называть земным вариантом жизни.*

Если для выявления и полного описания инварианта жизни необходимо и достаточно проанализировать внутренние связи биологической системы, то переход на уровень вариантов расширяет анализ изучением отношений этой системы с другими, которые складываются во внешние условия появления и развертывания жизни, или внешние факторы многообразия органического мира, т. е. мира организмов.

Земной вариант жизни и в момент его возникновения, и в ходе развертывания до заверченного состояния обеспечивают:

- 1) молекулярная внутренняя и внешняя среда,
- 2) геологическая оболочка планеты.

## 1. Молекулярные факторы специфики земной жизни. Биохимия и молекулярная биология — науки о межсистемных отношениях

В рамках общей теории жизни, нацеленной на познание ее инварианта, о том, что организмы и среда их обитания состоят из молекул, не могло быть и речи. В ней организм — совокупность межорганизменных (прямых и опосредованных системой) отношений. Если этот неделимый (элементарный) объект биологии обнаруживал внутреннее строение, то оно оказывалось результатом интериоризации связей, объединявших изначально некоторую совокупность организмов. Такие детали строения особи, как клетка, ее ядро, пищеварительные полости разного рода, общебиологические теории могут обнаружить и исследовать только в качестве морфо-функциональных частей неразложимого целого, ни в коей мере не приписывая им какую-то вещественную «основу».

Тем не менее представление о «молекулярных основах жизни» проникло в науку. У иных авторов, ратующих за признание специфичности биологических объектов, можно прочесть, что они — физические тела, но... развивающиеся по биологическим законам (почему же не по физическим?), другие исследователи подменяют объект биологии: место живого существа занимает «живое вещество».

Несовместимость таких воззрений с композиционистской теорией жизни очевидна. Приняв ее, уже нельзя считать жизнь неким свойством «высокоорганизованного вещества», «способом существования» белковых тел или еще каких-либо химических соединений.

Жизнь — не свойство какого-то класса физических тел или химических структур, но способ существования — функционирования и развития — биологической системы и ее элементов. Это не просто природные объекты, не сводимые к «низшим формам движения материи». Принятый метод рассуждения вообще не позволяет говорить о низшем и высшем, простом и сложном, когда сравниваются компоненты разных систем. Он отрицает мировую ось развития, на которую последовательно нанизываются формы бытия — химическая, биологическая, социальная и т. п. Для нее в природе нет начальной точки — первоматерии, а разнообразие сущего не представить в виде лестницы или родословного древа.

Не будем искать место жизни на их ступенях и ветвях. Вслед за исследованием ее инварианта — атрибутивных особенностей системы — рассмотрим ее земной вариант. Для этого нужно вернуться в область молекулярных явлений.

Мы начинали с нее для того, чтобы, исчерпав выбранный план молекулярного многообразия, задаться вопросом: чем заменить изучение молекул? И последние попали в поле зрения при изменении познавательной установки — не замаскировались, не

приняли скрытую форму, не вошли «в высшую форму движения в снятом виде», а действительно были сняты, удалены за ненадобностью из общей теории жизни, поскольку для инвариантного описания системы безразлично, какие структуры — молекулярные или иные — обеспечивают реализацию и развертывание биологических отношений.

Теперь предметом изучения становится вариант жизни, причем именно тот, отбросив специфику которого удалось выйти к сущности явления. Однако новое обращение к молекулам отнюдь не означает возврата к анализу отношений между их типами — неделимыми, неслагаемыми, неопределенными: конкретный вариант жизни предполагает конкретный вариант химического многообразия — белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, жиры и т. д. Взаимодействие (сопряжение) межорганизменных (биологических) и межмолекулярных (физико-химических) отношений выступает в таком случае механизмом воплощения инварианта в конкретные формы жизни.

Межсистемные связи отражаются междисциплинарной терминологией: пищевое отношение (как один термин) уже было интерпретировано на молекулярном и организменном уровнях (как два понятия).

Многозначность термина, необходимая многоаспектной трофологии, не должна мешать различению химических и биологических понятий. Нужно учитывать, что в описаниях инварианта и варианта слово имеет разные смыслы и только неразличение их создает впечатление молекулярной основы биологического явления.

Рассмотрим многозначность некоторых обычных и важных терминов.

*Пищеварение* — химическое расщепление молекул, когда речь идет о земном варианте жизни. А в инварианте — *приготовление питающимся организмом пищевого тела* к процессу взаимозменения в пищевом отношении. Хотя пищеварение возможно и в закрытом пространстве отношения, лишь в открытом оно становится обязательным, т. е. тогда, когда общее пищевое тело формируется (получает объем и границы) не постоянным контактом с ним множества организмов, а устанавливаемым контактом. В первом случае у пищевого тела не было потенции стать таковым, во втором — поиск потенциальных пищевых тел приводит к акту пищеварения.

В общей теории жизни в соответствии с изложенным все организмы можно разделить на три типа:

- гетеротрофы* — *готовящие пищу* для себя, т. е. переваривающие ее;
- автотрофы* — *не готовящие пищи* для себя, т. е. без пищеварения;
- политрофы* — организмы, для которых вопрос о приготовлении пищи не обсуждается.

В эмпирической биологии, имеющей дело с земным вариантом жизни, деления на три группы<sup>1</sup> нет; ее две группы различаются иначе:

- автотрофы* — *готовящие пищу* для всей совокупности организмов, синтезируя органические вещества из неорганических;
- гетеротрофы* — *не готовящие пищу*, т. е. не способные синтезировать органические вещества из неорганических.

Вторая из предложенных классификаций учитывает превращения молекул, первая — нет.

Чтобы описать трофосферу Земли, базируясь на ее инвариантных чертах и отражая специфику варианта, обе классификации нужно объединить. При этом необходимо учесть тип пространства пищевого отношения, что делит организмы по способу получения (в частности, форме захвата) пищи.

Конкретизация атрибутивного свойства «приготовление пищи» как молекулярных процессов выводит на такую трофологическую классификацию (земной вариант):

- I. Автотрофы — не готовящие пищу для себя (не переваривающие ее), но готовящие для всей совокупности организмов (способные к синтезу органических веществ из неорганических), находясь внутри пищевого тела.
- II. Гетеротрофы — не готовящие пищу для всей совокупности организмов (не способные к синтезу органических веществ из неорганических), но готовящие для себя (переваривающие ее), находясь:

- 1) внутри пищевого тела — пиноцитирующие,
- 2) в открытом пространстве пищевого отношения — фагоцитирующие.

*Миксотрофы* — организмы со смешанным питанием; не сопоставимы с политрофами, для которых принадлежность к автотрофам или гетеротрофам просто не обсуждается.

Животные формируются как фагоцитирующие гетеротрофы.

Если автотрофы делятся затем на фотосинтетиков и хемосинтетиков, т. е. зависимости от способа получения энергии для

---

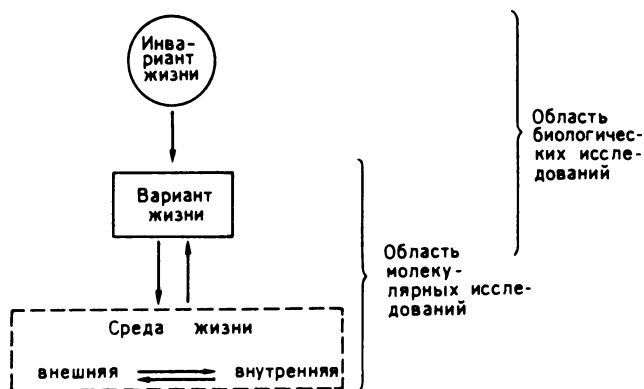
<sup>1</sup> В известной мере они сопоставимы с тремя типами в молекулярном многообразии — путем включения не определяемых по выбранному признаку объектов.

синтеза органики, и предстают как группа, выделяемая и подразделяемая в первую очередь по признакам вещественно-энергетического (физико-химического) характера, то система фагоцитирующих гетеротрофов (животных) разворачивается иначе.

Животное многообразие, даже конкретизированное, в земных формах, гораздо слабее, чем растительное, отражает вещественно-энергетические механизмы реализации инвариантной структуры жизни и в гораздо большей степени — саму эту структуру. Отмеченная особенность проявилась и в общей схеме многообразия пищевого отношения (два животных уровня из трех), и в более детализированной схеме инвариантных структурных уровней (три для животных — по типу пищеварения, два для растений — по типу получения пищи), и в том, что только для животных можно построить схему ветвления для типа (уровня) организации.

Однако, так же как растения, животные Земли одевают «скелет» инварианта молекулярной «плотью». Ее существование поддерживается потоком энергии и круговоротом вещества. Характерная черта варианта — *обмен веществ*, которым связаны и разделены *внутренняя и внешняя среда организмов*. Лишь в этих рамках земная биология может конкретизировать и животный тип организации, и многообразие всех его уровней для нашей планеты.

Сопряжение жизни и молекулярной структуры можно проиллюстрировать схемой:



На схеме выделены две области естествознания, которые нельзя свести в одну, поскольку они исследуют разные ансамбли отношений. Каждая из них накопила большой эмпирический материал, ставит свои проблемы и решает их в рамках своей теории.

*Биологическая проблематика* самостоятельна, т. е. имеет дело со своим классом отношений, и выводит к познанию невещественного

(надвещественного) инварианта жизни и его воплощений в различных вариантах.

*Молекулярная проблематика* — часть физической (в широком смысле включающем химию) и нацелена на познание вещественно-энергетических отношений в их определенном варианте и на одном из их уровней.

Эмпирическая наука может ошибочно отнести к биологическому знанию изучение того, что было названо внутренней средой жизни, например структуры белковой молекулы (более того, под лозунгом единства организма со средой можно и анализ внешних условий существования животных и растений включить в биологию), но теория все ставит на место: взаимодействия организмов подчинены биологическим закономерностям, взаимодействия молекул — физико-химическим.

Принадлежность молекул к внутренней среде организма (вписанность в его пространственно-временной контур) отнюдь не делает их биологическими, т. е. не превращает их взаимодействия в биологические отношения. Но в такой ситуации возникает вопрос, как химический (физический) процесс обеспечивает реализацию биологического, т. е. проблема физико-химического механизма осуществления организменных функций.

Ее призвано решить специальное исследование молекулярных структур и процессов — физико-химическое по теоретической базе и методам, но полезное и биологии, — отнюдь не потому, что оно «вскрывает основу жизни», но потому, что показывает, какие условия обеспечивают реализацию биологических отношений в данной конкретной живой системе.

Поскольку земная жизнь сопряжена с двумя типами молекулярных отношений — вещественным круговоротом (питание) и хранением и передачей информации стабильными макромолекулами (рекомбинационное наследование), — в физико-химическом знании выделяются две области «стыковки» с биологией, а соответственно и две работающие в них дисциплины:

*биохимия* — наука, ориентированная на познание обмена веществ, т. е. пищевого отношения в молекулярном понимании;

*молекулярная биология* — наука, ориентированная на изучение информационных процессов, т. е. генеалогического (генетического) отношения на молекулярном уровне.

В зоологии, ставящей целью описание закономерного многообразия животных на планете как иерархии типов организации, не обнаруживается среди информационных макромолекул существенного



многообразия, влияющего на выделение типов организации. Генетическое и генетическое отношения у животных достаточно единообразны и принципиально общи с другими эукариотами. Так что в этой области сопряжения биологических и молекулярных структур зоология не претендует на особый участок. Молекулярной биологии животных нет и вряд ли она появится.

*Биохимия животных* — достаточно мощный и самостоятельный раздел биохимии. Его обширное поле деятельности включает как изучение процессов пищеварения, так и многие другие направления, прямо или косвенно связанные с питанием: исследования на молекулярном уровне выделения, функций крови, механизмов мышечного сокращения и передачи нервного раздражения и т. д. и т. п. Однако если бедная морфология прокариот делает для них биохимические признаки важнейшими в классификации, то у животных ситуация иная. Их достаточно крупные типы организации получают вполне определенные морфофункциональные характеристики и без указаний на их химические механизмы. Поэтому и биохимическая проблематика не появится в главах, конкретизирующих многообразие животных.

Построение иерархии типов организации животных (на ее верхних этажах) нуждается в первую очередь в конкретизации инварианта не в сопряжении с молекулярными условиями, а в интерпретации пространства биологических отношений как трехмерного пространства геологической оболочки планеты с ее атмосферой, гидросферой и литосферой.

## 2. Геологические факторы специфики земной жизни.

Биогеоценология — наука о межсистемных отношениях

Земной вариант жизни обусловлен не только молекулярной структурой, но и существованием на планете особого — земного — типа. Круговорот вещества сосредоточен в одной из геосфер — биосфере, которая в ином аспекте — физических состояний вещества — включает в себя мощные толщи атмосферы и литосферы и практически всю гидросферу, причем не в виде разграниченных областей и слоев, а как взаимопроникающие компоненты среды жизни.

Вся эта структура представляет собой *многообразие типов местообитания* живых существ. И хотя эту внешнюю среду жизни можно, а при определенном подходе нужно рассматривать на молекулярном уровне, она разбивается и на макротела, взаимодействующие с организмами. В широком понимании это *геологические тела*: воздушные и водные массы, объемы грунта разной плотности (и их поверхности) и т. п. Можно поэтому говорить об особом типе межсистемных связей, имея в виду *взаимодействие совокупности*

организмов планеты (биологической системы) и ее геологической оболочки (геологической системы). Оно разветвляется на уровне их элементов и группировок элементов, но в конечном счете опосредуется системами в целом. Геологическая оболочка придает специфику жизни, а жизнь работает как мощный фактор формирования и изменения всей геологической оболочки.

Геологическая среда в качестве объединенного глобального фактора определяет общие черты всех животных Земли, т. е. земной вариант животного мира.

Расчленение геологической оболочки на разнородные области конкретизирует инвариантное многообразие переводом его в земные типы организации животных.

Их анализу необходима классификация местообитаний.

Двум типам пространства биологических отношений — закрытому и открытому — соответствуют два типа среды первого классифицирующего деления: механически однородная среда и грань двух механически однородных сред. Разграниченность и взаимопроникновение геосфер в населенной оболочке Земли позволяют выделить в ней следующие крупные типы местообитания:

#### I. Однородные среды:

##### A. Представляющие собой одно пищевое тело:

- 1) внутренняя среда другого организма,
- 2) межорганизменная среда (например, толща потребляемого в пищу ила).

##### B. Не сводимые ни к одному пищевому телу, ни к их множеству:

- 3) толща воздуха (газа),
- 4) толща воды (жидкости), или пелагиаль,
- 5) толща твердого тела — монолитного или сложенного частицами (грунта, почвы).

#### II. Грани двух сред:

##### B. Выраженные четко:

- 6) воздуха и воды — поверхностная пленка (сверху),
- 7) воды и воздуха — поверхностная пленка (снизу),
- 8) воды и грунта — дно, или бенталь,
- 9) воздуха и грунта — поверхность суши,
- 10) воды и организма (как пищевого тела),
- 11) воздуха и организма (как пищевого тела),

##### Г. Выражены нечетко — экотоны:

- 12) грунт, насыщенный водой,
- 13) грунт, насыщенный воздухом,
- 14) масса капель воды и частиц грунта, пронизанная воздухом.

Учитывая проникновение газа и жидкости в промежутки между твердыми частями, можно сгруппировать все местообитания в четыре крупных типа:

1. *Водная среда* (со следующими подразделениями дробной классификации: 4, 7, 8, 10, 12 и частично 2),
2. *Воздушная среда* (3, 6, 9, 11, 13 и частично 2),
3. *Воздушно-водная среда* (14),
4. *Организм как среда обитания* (1).

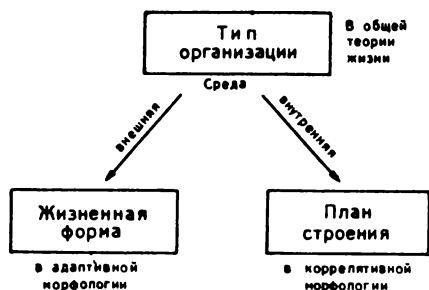
В новую схему не вошло одно из местообитаний первой — толща твердого тела (5). Она весьма малоприспособлена для жизни, если не насыщена водой или воздухом.

Выделенные области геологической оболочки исследуют геолого-географические дисциплины. Полученные ими данные необходимы и биологии как характеристики местообитаний. Например, гидробиология, изучающая организмы водной среды, развивается в тесном контакте с гидрологией. Сложилась и область естествознания, интересующаяся общими закономерностями взаимодействия биологической и геологической систем, — *биогеоценология* — наука, выделяющая на планете комплексные природные объекты, которые включают организмы и геологические тела в качестве равноправных компонентов, и ориентирующая биологию на изучение внешней среды не на молекулярном, а на макроуровне.

Такой подход к внешней среде и будет принят в последующих главах. На аналогичный макроуровень возможен перевод представления о внутренней среде. На переходе от инвариантного многообразия к многообразию форм в рамках конкретного варианта меняется и представление о его единице — типе организации.

### 3. Жизненная форма и план строения организмов — единицы многообразия, конкретизирующие представление о типе организации

Момент зависимости типа организации от условий его существования выявлен уже при анализе инварианта жизни. Однако они были частью его собственной структуры. Вариант привносит условия существования извне, их никоим образом нельзя вывести из строения самой биологической системы. Появляется независимая от нее внутренняя и внешняя среда, объединяемые в одно целое на молекулярном уровне, но отнюдь не сводимые на макроуровне. В результате *морфология* выделяется как самостоятельная и полноценная (строящаяся на собственном основании) биологическая дисциплина, подразделяющаяся на две ветви. Каждая из них получает свое основное понятие, конкретизируя инвариант внешними или внутренними условиями среды:



Таким образом, появились еще два понятия, служащие для описания многообразия организмов:

*жизненная форма* — совокупность организмов с общими адаптивными, в первую очередь морфологическими, чертами, единство которой определено, во-первых, сходством конкретных приспособлений, а во-вторых, сходством по экологической пластичности (место на шкале эврибионтности — стенобионтности);

*план строения* — совокупность организмов с единой схемой расположения частей тела как в целом для организма (проморфология), так и для его относительно обособленных структурных единиц (органология).

Разумеется, влияния внешних и внутренних условий сопряжены и потому существует *общая морфология*.

Однако и специальный учет влияния отдельного типа условий важен для понимания строения организмов, в связи с чем выделяются *адаптивная* (или *экологическая*) *морфология* и *коррелятивная* (или *сравнительная*) *морфология*.

Понятий «тип организации», «жизненная форма», «план строения» достаточно, чтобы описать все многообразие животных (и организмов вообще), развернув его от генеральной совокупности до единичной особи.

Однако чаще зоологи (биологи)-систематики пользуются понятием «таксон».

#### 4. Таксон и его роль в описании многообразия

Таксоном в биологии называют группу организмов, выделенную в иерархической классификации (и потому имеющую определенный ранг — вида, рода, семейства и т. д. до царства). Обычно это определение дополняют: группа в системе растений и животных, основанной К. Линнеем, а ныне строящейся на базе родственных связей организмов, их филогении. Далее термин употребляется в узком, последнем значении.

В рамках общей теории таксономическая (как и филогенетическая) структура жизни не проявилась. Причиной тому анализ уровней, а не ветвей жизни, единственно возможный для общебиологической теории. Его суть — уровневые переходы, осуществимость которых определена, во-первых, потенциями, заложенными в системе в целом, во-вторых, уже достигнутым уровнем (типом) организации претендентов на перевоплощение. Их круг ни в коей мере не формируется родственными связями. К уровневому барьеру подходит множество групп организмов, филогенетически далеких друг от друга, и его преодоление совершается неоднократно. Говорить о таксономическом единстве животных, дав им уровневую характеристику, столь же необоснованно, как сводить в единый таксон всех водных позвоночных.

Попытки очертить границы животного царства как одного из высших таксонов приводят к замечательным результатам. В предложенной М.И. Старобогатовым классификации эукариотических организмов (1986) они разбиты на 3 надцарства и 9 царств, одно из которых — животные. Из всех простейших животными оказались (т. е. обнаружили родство с многоклеточными их представителями) только воротничковые жгутиконосцы. Амебы рассеялись почти по всем царствам. Разумеется, можно ставить и пытаться решить труднейшую задачу построения филогенетически обоснованной таксономической системы органического мира, в рамках которой будет и царство животных — без амеб, споровиков, инфузорий. Имеет право на существование и наука о нем, но ей нужно дать новое название, например — *анималология*.

Зоология же должна сохраниться как наука о животном уровне жизни, животном типе организации, животном мире во всей необходимой ему полноте — многообразии типов организации животных. В отрыве друг от друга каждый из них теряет свою определенность. Такую опасность таит в себе увлечение таксономическим и филогенетическим подходами в систематике, признание за ними исключительного права на создание единой и единственно естественной системы живой природы. Успехи на этом пути свидетельствуют о том, что *филогенетическая таксономия разрушает целостность животного мира*.

Из этого заключения еще не следует, что нужна в исследованиях по филогении отпадает и что большая система в биологии исключает ее таксономическую форму. Следует лишь разграничить задачи разных направлений в биологической систематике.

Классификация типов организации строится «сверху», имеет в основании инвариантную структуру многообразия и по мере его конкретизации путем возрастающей детализации условий, в которых реализуется инвариант, все полнее учитывает специфику биологической системы данной планеты. Ее задача — выявление атрибутивных черт биологического многообразия, в результате которого становится

возможной классификация типов жизни во Вселенной. В ее иерархической структуре найдет свое место и земной вариант.

Таксономическая классификация строится «снизу» — соединением видов в роды, родов в семейства и т. д. до царств (или до их сложения в таксоне ранга органического мира), имеет в основе популяционную структуру многообразия и по мере генерализации объединяющих признаков все настойчивее ставит вопрос об инварианте. Ее задача — демонстрация уникальности конкретной жизни, которая проявляется в том, как объемы типов организации заполняются таксонами. Это позволяет ставить и решать такую проблему, как соотношение таксона и типа организации — жизненной формы, плана строения, от которых в биологии не уйти и которые не заменяются таксоном.

Как уже отмечалось, классификацию вполне можно построить на признаках макроуровня — строении органеллы, клетки, ткани, органа, системы органов. Формирование этих структурных единиц тела в значительной мере идет путем интериоризации межорганизменных связей и отражает инвариант. Иной характер несут признаки молекулярного уровня, связанные только с условиями реализации инварианта, а не с ним самим. Поэтому их роль в характеристике типов организации, особенно на верхних этапах их иерархической классификации, невелика.

Иная ситуация в филогенетической таксономии. Там, где интерес представляет не функциональность признака, а способность его засвидетельствовать родство, молекулы, прежде всего стабильные информационные макромолекулы, могут сыграть важную роль в построении системы организмов.

Таковы некоторые общие соображения относительно принципов описания многообразия животных Земли. Но прежде чем перейти к нему, полезно перечислить те особенности животного мира нашей планеты в целом, которые определены молекулярными и геологическими факторами варианта жизни.

## 5. Животный мир земного типа

Животный мир формируется в тесной связи с растительным, в первую очередь с его автотрофами. Последние делятся на фотосинтезирующих и хемосинтезирующих. Те и другие могут быть пищей для животных.

Первая особенность животного мира Земли — *преимущественное питание растительоядных форм фотосинтетиками — зелеными растениями.*

Случаи использования в пищу хемосинтетиков (в частности, в симбиотрофии) и растительных гетеротрофов (бактерий, грибов) хорошо известны, но не они определяют основной источник энергии

и строительного материала для «зоомассы» Земли. Для многочисленных потребителей разлагающейся органики пищу поставляют преимущественно те же, но отмершие растения или их части (листовой опад и т. п.).

Животные-фитофаги формируют различные механизмы захвата пищи, что прежде всего связано с ее размерами, и естественно подразделяются на микрофагов и макрофагов. В обеих группах достаточно легко переход к зоофагии. Пищедобывающие аппараты микрофагов позволяют улавливать мелкие частицы как растительной, так и животной природы, а кусающие и высасывающие пищу аппараты макрофагов нуждаются в относительно небольшой модификации, чтобы превратить хищника в фитофага.

Преимущественными производителями органического вещества на Земле оказываются фотосинтетики, способные к гидролизу воды, которая становится, таким образом, важным и практически неисчерпаемым запасом пищи. *Фитотрофия* (фотосинтез + гидролиз) — надежный способ получения большой биомассы, служащей для питания животным, а главное — ведет к значительному усложнению растительного организма. Зеленые растения достигают структурных уровней II порядка (эукариоты) и III порядка (многоклеточные организмы), обеспечивая тем самым морфофизиологический прогресс животных, осваивающих сложные типы пищевых тел.

*Хемотрофия* обеспечивает животных пищей, но может наращивать большую биомассу лишь локально, источники получения энергии для хемосинтеза не столь устойчивы и надежны. Главное же — такой способ питания эффективнее при относительно простой структуре организма. Хемосинтетики не достигают на Земле даже структурного уровня организмов II порядка, оставаясь исключительно прокариотами. Ориентация на питание ими отнюдь не способствует морфофизиологическому прогрессу животных. Более того, животные, специализируясь на питании хемосинтетиками, вступают с ними в симбиотические отношения, что ведет к симбиотрофии, препятствующей повышению уровня животной организации, когда она уже сформировалась.

Таким образом, *растительный мир земного типа* не просто обуславливает появление определенных форм животных, но и своей *ориентацией на фитотрофию служит прогрессу животной организации на Земле.*

Животный мир возникает в исходной для себя среде обитания, а затем расширяет ее границы. На Земле важнейшим моментом такого расширения было освоение воздушной среды.

Вторая особенность животного мира нашей планеты — *освоение новых местобитаний в пределах геологической оболочки, резко отличающихся от исходных.*

В случае выхода в новую среду животные могут изменять способы питания (захвата пищи), но наиболее существенны преобразования двигательного аппарата, направленные на увеличение подвижности.

По этому признаку различия между растениями и животными в воздушной среде становятся абсолютными: если в воде встречаются подвижные растительные и неподвижные (сидячие) животные организмы, то на суше все растения неподвижны, а все животные подвижны.

Смена среды обитания влияет на все организмы, но только животные благодаря ей приобретают *способность активно менять места обитания*. Развитые формы двигательного аппарата позволяют решать эту задачу двумя способами: *перемещением в пространстве* (что обеспечивают органы локомоции) и *преобразованием среды* (постройка нор, гнезд и т. п., что обеспечивают модифицированные органы локомоции).

Таким образом, *освоение новых местообитаний на Земле* не просто увеличивает многообразие животных, но и *ориентацией на возрастающую активность по отношению к среде формирует прогрессивные типы животной организации*.

В заключение можно сказать, что конкретные физико-химические условия нашей планеты обуславливают прогресс в животном мире: на молекулярном уровне — сопряжением его (коэволюцией, или синэволюцией) преимущественно с фитотрофными продуцентами органического вещества;

на макроуровне (геологическом) — завоеванием новых сред обитания и освоением в связи с этим роли активных преобразователей среды (для себя).

Условия земного варианта жизни способствуют достижению животными предельного совершенства в осуществлении ими двух определяющих прогресс жизненных отправлений — питания и движения. Животная жизнь на планете рядом ветвей выходит к своему завершающему уровню, где вызревают условия для возникновения социальных систем разного характера и с различными перспективами.

Но до этого финала животные проделывают долгий путь, переходя с одного уровня (типа) организации на другой.

## Г Л А В А II

### ЭУПРОТОЗОЙНЫЕ ФОРМЫ ЗЕМЛИ

Среди эупротозойных организмов нашей планеты хорошо различимы два морфофизиологических типа: *фагоцитирующий жгутиконосец и амеба*.

Спор о том, какой из них первичен, сравнительная зоология решила в пользу жгутиконосца. Эта точка зрения хорошо согласуется с развиваемой концепцией. Пищевое отношение не амебы, а жгутиконосца передает исходный графический вариант захвата пищи:



○ ← • — движущийся в открытом пространстве отношения и не выходящий к его границе организм захватывает пищу на переднем (по ходу движения) конце тела.

**Интерпретация.** Применительно к земным условиям отношение конкретизируется так: в толще воды организм, работая жгутиком, расположенным на переднем конце тела, плывет (ввинчивается в жидкую среду) и подгоняет пищу (осаждаёт мелкие взвешенные частицы к основанию жгута). Движением одной и той же органеллы осуществляются: 1) локомоция — перемещение в пространстве самого организма; 2) начальный акт захвата пищи — перемещение пищевых частиц до соприкосновения с телом.

Описанная ситуация — исходная для выведения многообразия в рамках эупротозойного типа организации. Однако, чтобы такое возникло, необходимы три условия:

1) некоторое множество организмов, обладающих индивидуальной изменчивостью и представляющих в каждый момент некое *исходное многообразие особей*;

2) некоторое множество местообитаний, которые могут быть заселены группами особей предыдущего множества, — доступное для освоения многообразие потенциальных местообитаний;

3) механизм распределения по осваиваемым местообитаниям наиболее пригодных для жизни в них особей исходного многообразия организмов, который можно определить как естественный отбор.

*Естественный отбор* рассматривается здесь не в аспекте выживания наиболее приспособленных, не как способ элиминации (отсева) особей, уменьшающий многообразие, а как *механизм увеличения многообразия организмов и расширения области жизни*.

Такое расширение идет двумя путями: 1) изменением способа существования (прежде всего типа питания, характера движения) в прежних пространственных рамках существования организмов, 2) выходом за эти рамки. В обоих случаях можно говорить о появлении новой ячейки жизни (новой экологической ниши).

Для обозначения исходного многообразия особей можно употребить слово «популяция». Кавычки означают, что термин лишен генетического смысла. «Популяция» — тип организации, особи которого объединены морфофункциональным сходством, одинаково адаптированы к внешним условиям и обладают однотипными корреляциями внутреннего строения. Наличие или отсутствие родства между ними значения не имеет. Вывести из такой совокупности можно только производные типы организации.

Первым конкретным случаем применения всех этих общих положений оказывается обсуждение формирования многообразия эупротозоев.

## 1. Возникновение эупротозойного типа организации и его исходное многообразие

Предками животных — фагоцитирующих жгутиконосцев — могли быть: 1) гетеротрофы симбиотрофной агрегации организмов, 2) миксотрофы, питающиеся как фотосинтетики и пиноцитирующие или фагоцитирующие гетеротрофы, 3) автотрофы (фотосинтетики). В любом случае предшественники организмов с исключительно животным типом питания должны были иметь строение эукариотической клетки. Несколько различающиеся пути выхода на эупротозойный тип организации показаны на рис. 2.

Первый из них — «чистая линия» первичной гетеротрофии, в рамках которой исчезает один из ее вариантов (симбиотрофия), оставляя лишь второй — захват пищи.

Второй путь — снятие возникшего на определенном этапе смешанного питания (миксотрофии) отказом от автотрофии в пользу сохранявшейся и становящейся снова единственным способом получения пищи гетеротрофии.

Третий путь — преодоление временной, но полной автотрофии и формирование вторичной гетеротрофии.

Исходное многообразие «популяции» фагоцитирующих жгутиконосцев обеспечивают: 1) морфологическая вариабельность, 2) вариабельность поведения.

Морфологическая вариабельность должна, с одной стороны, быть сглаженной, представляя непрерывный ряд плавных изменений, уместающийся в пределах генетической популяции (поскольку и она может дать начало разным типам организации), а с другой —

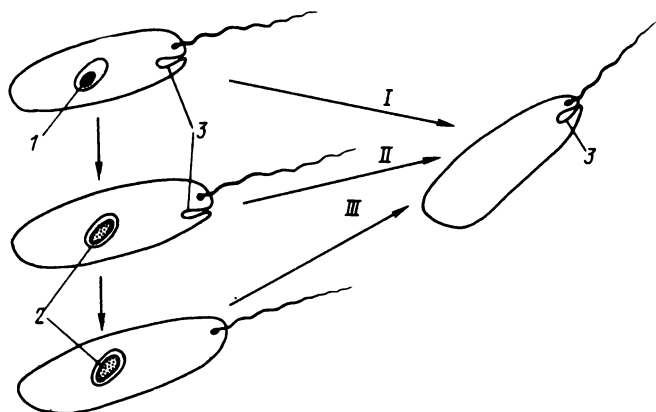


Рис. 2. Пути возникновения эупротозойного типа организации. I — от симбиотрофной агрегации путем утраты автотрофа-эндосимбионта (1), II — от миксотрофа путем утраты хлоропласта (2), III — от автотрофа путем приобретения пищеварительной вакуоли (3)

обладать таким размахом, чтобы стать основой для расхождения крупных ветвей животного мира.

Соединение таких качеств возможно, когда различия между особями невелики, могут носить количественный характер, но затрагивают важнейшие для существования организма морфо-функциональные структуры.

Для животных важнейшая функция — захват пищи, связующий питание и движение. У фагоцитирующего жгутиконосца захват складывается из двух последовательных актов: подгона пищи и (после момента соприкосновения пищевой частицы с телом) заглатывания. Подгон, как уже обсуждено, обеспечен работой жгутика.

Заглатывание частицы происходит в результате прогибания клеточной мембраны и движения цитоплазмы под нею (последний механизм характеризует фагоцитоз и отсутствует при пиноцитозе). Движение цитоплазмы с изменением формы поверхности участка тела можно рассматривать как формирование зачаточной ложноножки (псевдоподии). Там, где происходит заглатывание, она часто не видна, но здесь уже есть потенциальные псевдоподии. В развитии виде они, вытягиваясь в виде лучей или образуя ловчую сеть, могут формировать аппарат для сбора пищи и заменять жгутик.

*Степень развитости жгутика и ложноножки как пищеводобывающих органелл и есть те признаки, варибельность которых ложится в основу формирования новых эупротозойных типов организации.*

Давняя традиция изучения морфологической изменчивости и ее роли в формообразовании была дополнена в работах К.В. Беклемишева, рассматривавшего первые этапы становления многообразия многоклеточных животных, представлением о том, что тот или иной путь развития выбирается в начальный момент, и типом поведения организмов. Такой подход важен и при обсуждении возникновения первичного многообразия животных.

Варибельность поведения связана с возможностью плавающего жгутиконосца менять скорость движения вплоть до остановки, зависания на какой-то момент в толще воды. Локомоторная активность может регулировать интенсивность питания.

Можно полагать, что жгутик унаследован фагоцитирующим жгутиконосцем от предков животных, у которых он использовался только для локомоции и не служил для захвата пищи, точнее ее подгона. Приобретение органеллой новой функции не всегда хорошо согласуется с выполнением прежней. Быстро движущийся организм может уплыть из области, богатой пищевыми частицами. Чтобы остаться в ней, нужно замедлить скорость движения. Сделать это можно при сохранении переднего положения жгутика или превращении ввинчивающего двигательного аппарата в отталкивающий, т. е. при движении вперед прежним задним концом.

В рамках инвариантного многообразия был предусмотрен и такой способ захвата пищи:

○ ← • — организм, движущийся в направлении пищевых частиц, гонит их к своему заднему концу, где и захватывает.

Пример. Воротничковый жгутиконосец *Monosiga ovata* существует в двух формах: сидячей и плавающей. Для сидячих особей характерен пищевой тип биения жгута, который создает ток воды, перемещающий взвешенные в воде частицы по довольно сложным круговым траекториям и подносящий их к организму сзади. «Если особь оторвется от субстрата и не изменит при этом способ биения жгутика, то она будет плавно двигаться в толще воды задним концом вперед. Жгутик выполняет в этом случае функцию двигателя, который направляет токи жидкости от заднего конца клетки к переднему. Тяга, создаваемая пищевыми токами жидкости, вызывает медленное движение особи в противоположную сторону, т. е. задним концом вперед. Чаше, однако, плавающие зооиды движутся не задним, а передним концом вперед, скорость плавания при этом значительно увеличивается. Способ биения жгутика в этом случае принципиально отличается от пищевого. Активно плывущая клетка описывает довольно крутую спираль» (Б.Ф. Жуков, С.А. Карпов. Пресноводные воротничковые жгутиконосцы, 1985).

Если допустить, что пищевое движение жгута начинается не на переходе от прикрепленного состояния к плаванию, а в момент переориентации полюсов у плывущего жгутиконосца, то можно зафиксировать такую смену пищевого отношения:

р ← • ----- → d ← •

Если в исходном отношении локомоторная функция жгутика проявляется мощнее пищедобывающей, то в производном — соотношение функций обратное. В первом случае движение снижает интенсивность питания, во втором интенсивность растет, а скорость перемещения организма в пространстве падает.

От обоих вариантов плавания возможен переход к зависанию в толще воды остановкой работы жгута:

○ ← •

Таким образом, получены все типы отношения, объединенные в I группу способов захвата пищи еще в рамках инвариантной структуры многообразия животных (рис. 3).

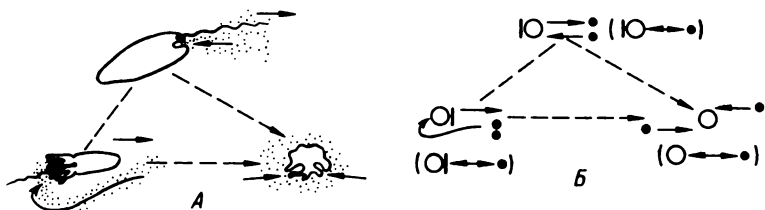


Рис. 3. Исходное многообразие эупротозоев. А — на морфологическом уровне: при положении жгутов на переднем и заднем (по движению) концах тела и при редукции жгутов; Б — на уровне пищевых отношений

Для обеих форм плавающих жгутиконосцев захват пищи осуществляется на одном полюсе — жгутиковом, хотя во время движения он может быть и передним, и задним.

Исходное многообразие эупротозоев может быть «популяцией» и популяцией (в генетическом значении термина). Его может представлять и одна особь в разные моменты индивидуальной жизни, совмещающая разные типы поведения. Однако каждое отношение позволяет сформировать на своей основе и тип организации.

## 2. Тип организации плавающего жгутиконосца-микрофага

Этот тип организации представляется исходным не только для эупротозойных организмов, но и для животных вообще. Как «всеобщий предок» он должен обладать предельно широкой морфологической и поведенческой изменчивостью. Она не исключает и такого разветвления многообразия, при котором его первичный тип исчезает, целиком переходя в производные от него формы. Однако в данном случае он сохранился, по-видимому, в относительно слабо модифицированном виде.

В рамках исходного многообразия эупротозоев соотношение функций питания и движения наиболее удачно решено у организма, плывущего жгутиком вперед. Эта форма и сохраняется как устойчивый тип организации, тогда как две другие (с задним по ходу движения положением жгутов и зависающая в воде) намечают переходы к неподвижным существам — в толще воды и на дне.

Ввинчивающийся в воду жгутиконосец первичен и устойчив и в том плане, что многие его черты сформировались у предков животных, таких, как миксотрофы и автотрофы-фотосинтетики, т. е. еще на растительном уровне. С общих с растениями признаков и нужно начинать рассматривать организацию первых животных, если стоять на позициях историзма.

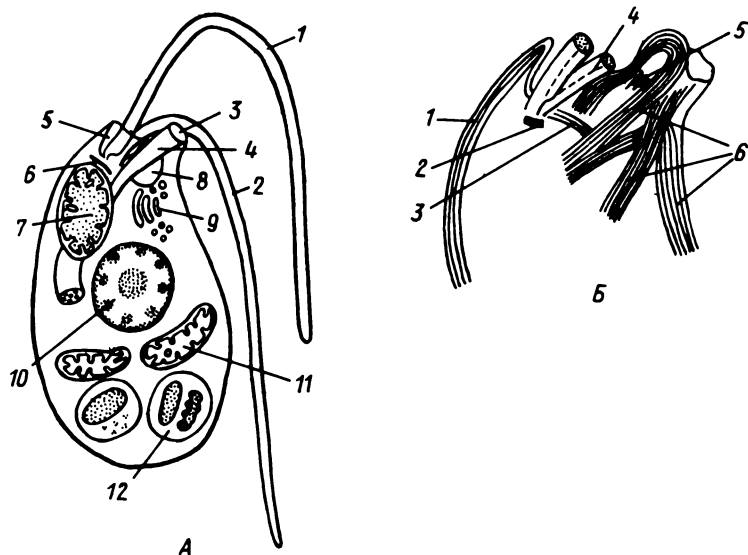


Рис. 4. Схема строения питающегося бактериями жгутиконосца-*Parabodo nitriphilus*: (из А.П. Мьельникова)

А—общий вид: 1—плавательный (двигательный) жгутик, 2—рулевой жгутик, 3—цитостом, 4—цитофаринкс, 5—жгутиковый карман, 6—пластинка между кинетопластом и кинетосомами, 7—кинетопласт, 8—сократительная вакуоль, 9—аппарат Гольджи, 10—ядро, 11—митохондрии, 12—пищеварительные вакуоли; Б—передний конец тела: 1—дорсальные микротрубочки, 2—поперечнополосатый мостик, 3—вентральная лента микротрубочек, 4—параксиальный стержень, 5—поперечнополосатая пластинка, 6—цитостомальные ленты микротрубочек

### Общая характеристика плавающих жгутиконосцев-микрофагов (рис. 4):

1) движение, унаследованное от растительных предков, осуществляется при помощи жгутика или немногих (двух) жгутиков, расположенных на переднем конце тела; опорой ему (им) служат фибриллы, отходящие от базального тела и в развитом виде формирующие *цитоскелет*, который обеспечивает поддержание достаточно постоянной формы тела; его основная поверхность освобождена от функции захвата пищи, границей клетки служит *пелликула*;

2) питание в фазе захвата пищи складывается из двух последовательных актов: подгона мелких пищевых частиц к основанию жгута и заглатывания их, для чего служит клеточный рот, или *цитостом*, ведущий в клеточную глотку, или *цитофаринкс*; способ получения пищи в движении определяет переднее положение рта;

3) питание в фазе пищеварения начинается с образования на конце цитофаринкса пищеварительной вакуоли, которая формируется как *фагосома*; затем, сливаясь с лизосомами, содержащими пище-

варительные ферменты, вакуоль преобразуется в фаголизосому, где и происходит индивидуальное (внутреннее) переваривание пищи;

4) размножение, как у всех эупротозоев, осуществляется делением клетки, которое начинается у переднего (жгутикового) конца ее, т. е. проходит как *продольное деление*.

Плавание жгутиконосца задним концом вперед и его зависание в толще воды не представляются устойчивыми способами существования, и если приводят к некоторому стабильному состоянию в условиях нашей планеты, дают развитой структуре ее жизни некий тип организации, то принадлежащие ему животные либо не плавающие, либо не жгутиконосцы.

Зато жгутиконосец со жгутом, тянущим клетку вперед, больше, чем тип организации,—это два типа организации:

р — : — микрофаг

р — •• — макрофаг.

### 3. Тип организации плавающего жгутиконосца — заглатывающего хищника

Жгутик, подгоняющий к цитостому мелкие взвешенные частицы, не способен перемещать крупные. Однако и в захвате последних жгутик может играть важную роль, передвигая не пищу к микрофагу, а макрофага — хищника — к добыче. Биение жгута утрачивает один из своих типов — пищевой (водоподгонный), а локомоция обогащается новым типом — поисковым (пищевым).

Фаза захвата пищи начинается с установления контакта между организмом и пищевой частицей и выстреливания трихоцист (мукоцист). При заглатывании цитостом увеличивается, а цитофаринкс становится органеллой проталкивания пищи и приобретает необходимую для этого структуру.

Поскольку добыча заглатывается целиком, хищник обязан быть крупнее добычи, которой становятся жгутиконосцы-микрофаги. В морфофункциональном плане оба типа фагоцитирующих жгутиковых сходны, хотя отсутствием пищевого типа биения жгутика хищник как бы восстанавливает одну из утраченных в момент возникновения животных черт, свойственных их растительным предкам.

Общая характеристика жгутиконосцев — заглатывающих хищников (рис. 5):

1) движение жгута обеспечивает только локомоцию, одной из явных функций которой становится *поиск пищи*;

2) питание в фазе захвата пищи включает *ловлю добычи (мукоцисты) и заглатывание*, которое осуществляет *цитофаринкс, проталкивающий добычу*;

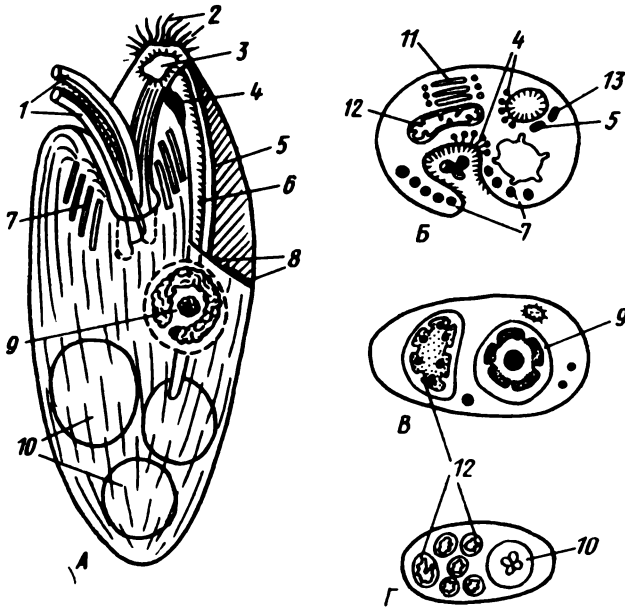


Рис. 5. Схема строения хищного жгутиконосца, заглатывающего добычу, — *Pyllomitus apicatus* (из А.П. Мельникова). А — общий вид; Б, Г — поперечные срезы: передней части тела (Б), на уровне ядра (Б), заднего конца тела (Г):

1 — жгутики, 2 — тонкие волоски, 3 — отверстие клеточной глотки, 4 — S-образный пучок микротрубочек, 5 — опорный аппарат глотки, 6 — глотка, 7 — мукоцисты (триацеты), 8 — система микротрубочек пелликулы, 9 — ядро, 10 — пищеварительные вакуоли, 11 — аппарат Гольджи, 12 — митохондрия, 13 — группа микротрубочек

3) питание в фазе пищеварения не отличается какими-либо существенными особенностями от такового у микрофага;

4) размножение продольным делением.

Следующий вариант жгутиковой организации можно вывести из ситуации смены полярности плывущего жгутиконосца.

#### 4. Тип организации прикрепленного воротничкового жгутиконосца

Заднее положение жгута у плывущего фагоцитирующего организма должно менять как типа его биения (на пищевое), превращая



так и аппарат захвата пищи, вызывая формирование не клеточного рта, а какого-то ловчего аппарата. Таким аппаратом могут быть щупальцеподобные выросты вокруг жгутика. Снижение скорости движения в сочетании с его направлением ко дну (или иному



возникающему на пути субстрату) завершается оседанием и прикреплением организма передним (по движению) концом тела.

Прикрепившийся жгутиконосец продолжает получать пищу из толщи воды, совершенствуя пищедобывающий аппарат плавающего предка. Один из осуществившихся вариантов такого преобразования — с формированием из выростов вокруг жгутика воротничка хорошо известен.

**Общая характеристика воротничковых жгутиконосцев (рис. 6):**

1) питание в фазе захвата пищи включает два последовательных акта: *осаждение пищевых частиц на наружной поверхности воротничка и их заглатывание*; воротничок представляет собой окружающие жгутик *тентакулы* (т. е. щупальца), которые соединены анастомозами и вместе составляют воронковидное

сетчатое образование; находящийся внутри него жгутик гонит воду сквозь межтентакулярные щели и не пропускает сквозь них пищевые частицы; такой способ получения пищи известен как *фильтрация*; затем ниже воротничка образуется *пищевая псевдоподия*, между ней и телом клетки — *пищевая чашечка*, которая получает пищевые частицы и, замыкаясь, образует пищеварительную вакуоль;

2) питание в фазе пищеварения принципиально не отличается от такового у описанных выше типов жгутиконосцев;

3) движение в форме локомоции не обязательно, наблюдается *переход к прикреплению*; плавающие формы могут быть питающимися (работой жгута сочетающимися локомоцию и подгон пищи) или чисто расселительными (жгут работает только на перемещение в пространстве самого организма);

4) размножение (в форме продольного деления) имеет некоторые особенности: перед делением уменьшается длина воротничка и жгутика; последний теряет подвижность, второй жгутик появляется очень рано.

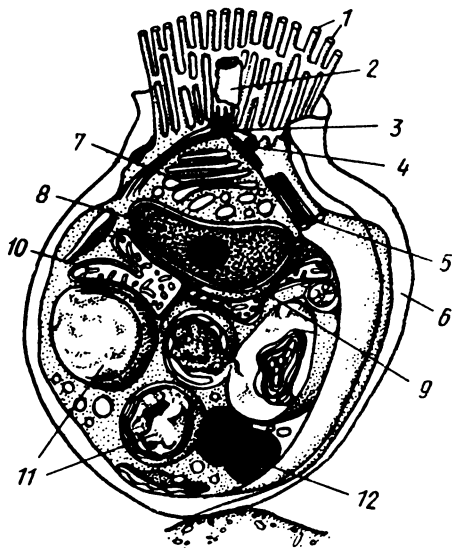


Рис. 6. Схема строения воротничкового жгутиконосца — *Salpingieca pelagica* (по Лаваль из Б.Ф. Жукова, С.А. Карпова):

1 — тентакулы воротничка с микروفилламентами внутри, 2 — жгутик, 3 — кинетосома жгутика, 4 — сателлит кинетосомы, 5 — микротрубочки корешковой системы жгутика, 6 — целлюлозный домик (тека), 7 — аппарат Гольджи, 8 — ядро, 9 — ядрышко, 10 — митохондрии с пластинчатыми кристами, 11 — пищеварительные вакуоли, 12 — липидные капли

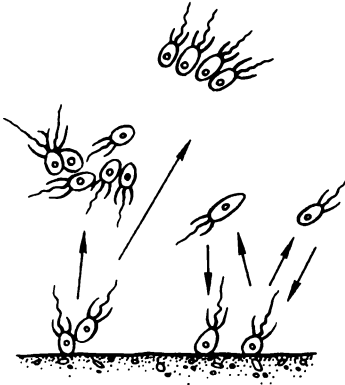


Рис. 7. Полиморфизм *Monosiga* (из Б.Ф. Жукова, С.А. Карпова): сидячие и плавающие одиночные особи, формирование псевдоколоний и их переход со дна в пелагиаль

Однако существенные различия внутри группы, зафиксированные уже в ее общей характеристике, представляют такой интерес, что на них следует остановиться. Многообразие проявляется на двух уровнях как:

1) полиморфизм морфофункциональных обликов одной особи, меняющихся в течение ее индивидуальной жизни;

2) подразделение крупного типа организации на более мелкие, подчиненные, взаимоотношения между которыми передаются их иерархической классификацией, позволяющей различать примитивные и продвинутые в развитии формы.

Примитивной среди воротничковых считается *Monosiga*. Она полиморфна. В зрелых культурах встречаются две ее основные формы: плавающая и

сидячая. О двух способах перехода к плаванию уже говорилось, как и о тенденции подвижного жгутиконосца к оседанию на субстрат. Можно спорить о том, какая из форм первична, развернуть дискуссию по проблеме возникновения воротничка, решая, появился ли он у плавающего организма (что представляется более вероятным) или после его прикрепления. Но в любом случае именно *воротничковые* — жгутиконосцы, освоившие дно (бенталь) как среду обитания.

Важно также, что их примитивные формы на субстрате — одиночные особи. Переход в колониальное состояние начинается на дне, но очень скоро процесс перемещается в толщу воды (пелагиаль).

В условиях повышенного содержания органики в воде и соответствующего роста бактериального населения (пищи воротничковых) простейшие обильно выделяют слизь, в которую погружаются потомки одной клетки, не расходящиеся после деления. Такие совокупности особей, отрываясь от субстрата, оказываются в толще воды. Таким образом возникают псевдоколонии. Их особи обычно расположены беспорядочно, но в некоторых случаях наблюдается правильность, придающая псевдоколонии сходство с колониями других воротничковых. Индивидуальная изменчивость (жизненные формы индивида) показана схемами на рис. 7.

Многообразие типов организации воротничковых жгутиконосцев определено тем, что среди них встречаются:

одиночные и колониальные формы, причем колонии могут быть линейными, ветвящимися, шаровидными;

*плавающие и прикрепленные формы*, как одиночные, так и колониальные;

*не строящие домики и строящие домики* — трубчатые или бокаловидные; домики могут состоять из кремневых полосок и ребер, образующих ажурную корзинку вокруг особи (лорику), или из органического вещества, формирующего стенку из разных слоев (теку).

Таким образом, первая группа прикрепленных к субстрату животных демонстрирует такие преобразования организации (переход к колониальности, формирование наружных защитных образований), которые в дальнейшем повторяют животные иных уровней.

Опускание на непитательный субстрат — один из вариантов выхода из открытого пространства отношения на грань двух сред. Второй его вариант — установление контакта с крупным пищевым телом, таким, которое нельзя проглотить, — ведет к появлению особого типа хищника и паразитических эупротозоев.

## 5. Тип организации плавающего жгутиконосца — высасывающего добычу хищника

Если пищевое тело, с которым вступает в контакт движущийся фагоцитирующий жгутиконосец, столь велико, что не может быть им проглочено, но недостаточно крупно, чтобы обеспечить его пищей на всю индивидуальную жизнь (не говоря уже о его потомках), появляются условия для нового типа питания — высасывания добычи. При этом сохраняется определяющий признак животной организации — питание множеством пищевых тел. Они используются последовательно, что характеризует макрофага (хищника).

Таким образом, в пелагиали формируется еще один вариант хищного жгутиконосца.

**Общая характеристика жгутиконосцев — высасывающих добычу хищников (рис. 8):**

1) движение жгута обеспечивает выполнение тех же функций, что и у других хищных жгутиковых;

2) питание в фазе захвата пищи предполагает прежде всего ее *удержание* (или фиксацию хищника на добыче), для чего служит *аппарат прободения покровов жертвы*, который включает приспособления для механического разрушения оболочки — *коноид* — и органеллы, выделяющие секрет для ее лизиса, — *грушевидное тело* (роптрию) и *микронемы*; содержимое добычи (тоже жгутиконосца) заглатывается по частям;

3) питание в фазе пищеварения специфично тем, что *пищеварительная вакуоль* заключает в себе не множество пищевых частиц (например, бактерий), как у микрофага, не добычу целиком, как у заглатывающего хищника, а *вычлененный кусок тела жертвы*; такой

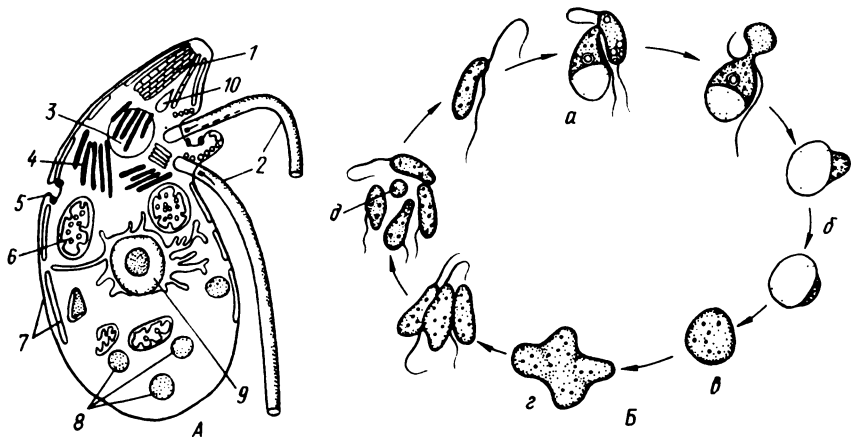


Рис. 8. Высасывающий добычу хищный жгутиконосец — *Spiromonas angusta* (из А.П. Мыльникова):

А — схема строения: 1 — коноид, 2 — жгутики, 3 — сократительная вакуоль, 4 — пучок микровиль, 5 — микропора, 6 — митохондрия, 7 — трехслойная оболочка, 8 — пищеварительная вакуоль, 9 — ядро, 10 — ротифероподобное (грудное) тело;

Б — жизненный цикл: а — питание, б — инцистирование, в — циста, г — деление, д — остаточное тело

способ питания способствует переходу к частичному перевариванию пищи под ее собственной оболочкой;

4) размножение наступает по завершении питания, для чего вокруг жгутиконосца выделяется циста, в которой происходит *множественное деление*.

Многие особенности высасывающего хищника можно рассматривать как начало формирования типа организации внутриклеточного паразита. С появлением многоклеточных животных жгутиконосцы получили возможность использовать их клеточную массу в качестве надежного источника пищи для многих поколений. Аппарат прободения покровов жертвы — практически готовый комплекс оргanelл для проникновения внутрь клетки. Питающийся и размножающийся в ней паразит после ее гибели находит источник пищи для потомков рядом — в других клетках. Необходимое для поддержания популяции заражение других особей метазоона может базироваться на имеющейся в цикле хищника цисте, в которой паразит переживает неблагоприятные условия вне организма хозяина. В свете сказанного формы, близкие хищным жгутиконосцам, логично рассматривать как предков паразитических споровиков.

Их путь представляет собой переход грани двух сред — открытого пространства отношения и пищевого тела — и погружение в последнее. Новое существование готовит смену питания одного организма многими пищевыми телами (т. е. анимального) на питание одним пищевым телом многих организмов (т. е. растительное). Захват пищи

и индивидуальное пищеварение, характеризующие животных, однако, сохраняются, пока паразит формирует пиноцитозные вакуоли: из общего пищевого тела вычленяются индивидуальные, а затем идет их внутриорганизменное переваривание. Если же пищеварительные ферменты выделяются не в вакуоль, а в окружающую тело паразита пищу, то такой организм уже не подходит под определение животного типа организации. Предельно приспособленный к паразитированию организм — не животное.

Обнаружив границу не только многообразия эупротозоев, но и животного мира, вернемся в наших рассуждениях из однородной среды пищевого тела на грань двух сред и рассмотрим ситуацию, когда пищевые частицы располагаются на дне, а организм (жгутиконосец) плавает в толще воды.

Формы, специализированные на сборе пищевых частиц с субстрата исключительно в режиме придонного плавания, в природе не известны. Их можно — и очень полезно — вообразить. Этому поможет рассмотрение своеобразного типа организации жгутиконосцев, встречающихся в кишечнике термитов.

## 6. Сверхжгутиковый тип организации

В.А. Догель писал в «Общей протистологии» (1951): «Совершенно иначе, чем все прочие жгутиконосцы, захватывают твердую пищу, а именно обрывки клетчатки, жгутиконосцы из кишечника термитов, принадлежащие к отряду *Hypermastigina* (т. е. *сверхжгутиковых*. — С.Л.). Жгутики покрывают у них большую часть тела, кроме заднего его конца, который остается голым. Этим концом животное наталкивается на огрызки древесины и втягивает их внутрь тела или же выпускает лопастевидные псевдоподии, которыми захватывает куски пищи. Таким образом, здесь мы имеем переход к амебoidному питанию».

Описанный способ питания строится на захвате крупных пищевых частиц, размеры которых не позволяют использовать жгутики для их подгона не при помощи глотки, а путем обволакивания их псевдоподиями (что может выглядеть и как втягивание внутрь тела). Таких пищевых частиц в среде обитания гипермастигин много, встречи с ними регулярны, а специальный поиск пищи не нужен. Нет соответственно и какой-либо ориентации животного при перемещении в пространстве.

Относительно крупные растительные (и другие органические) частицы в водоеме находятся на дне, куда они оседают. Если в толще воды относительно крупной пищей для жгутиконосцев могут быть только плавающие организмы и ищущий добычу хищник должен перемещаться в объеме воды, то детритофаг, способный питаться разнообразными частицами, а при случае заглатывать и живую

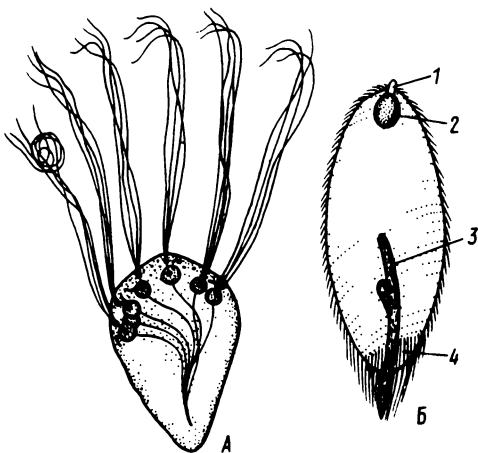


Рис. 9. Представители сверхжгутикового типа организации. А — *Stephanonympha dogieli* (*Polymastigida*) (по Бернштейн из А.В. Иванова), Б — *Spirotrichonympha africana* (*Hypermastigida*) (из В.А. Догеля).  
1 — трубка головного органоида, 2 — ядро, 3 — заглоченный кусочек целлюлозы, 4 — голый задний конец тела в венчике длинных жгутиков (место захвата пищи)

добычу, в поиске пищи ориентируется пlying вдоль дна, параллельно его плоскости.

В такой ситуации жгутик не только не способен к подгону пищи из-за ее размера, но и, целиком занятый локомоцией, должен уступить функцию захвата пищи другой органелле. Такой органеллой оказывается ложноножка.

Возникает **сверхжгутиковый тип организации** (рис. 9), где первая часть определения «сверх» означает не только (и, может быть, не столько) многочисленность жгутов, сколько **дополненность жгутикового строения амебными чертами**.

**Пищевая псевдоподия**, уже описанная у воротничковых жгутиконосцев, получает еще одно воплощение, сохраняя, однако, жгутиковую основу плана строения организма (рис. 10).

**Общая характеристика сверхжгутиконосцев, или гипермастигин** в широком смысле слова:

1) движение жгута (или многочисленных жгутов) обеспечивает только локомоцию и не может служить подгону пищи либо из-за крупного размера пищевых частиц, либо из-за невозможности объединить две основные функции жгутика:



либо по обеим причинам вместе;

2) питание в фазе захвата пищи начинается с установления контакта организма с пищевым телом, после чего **заглатывание** осуществляется ложноножками (или достаточно обширной мембраной) на обращенной к субстрату поверхности тела (а в отсутствие

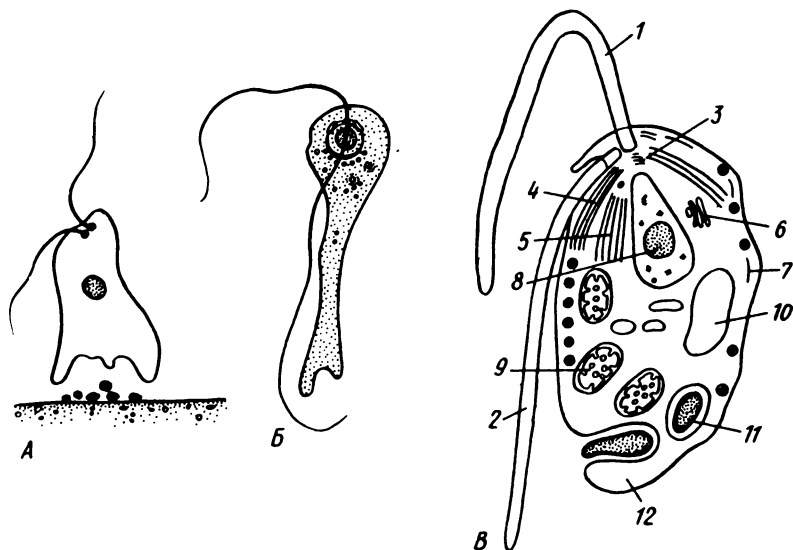


Рис. 10. Исходные формы сверхжгутиковой организации. А — организм, необходимый в теории; Б — копрофил — *Cercomonas* (= *Cercobodo heimi*) (по Голланду из А.В. Иванова); В — *Cercomonas varians* из грунта пресных водоемов (из А.П. Мыльникова): 1 — двигательный жгутик, 2 — рулевой жгутик, 3 — поперечнополосатая структура, 4 — лента микротрубочек, 5 — везер микротрубочек, 6 — аппарат Гольджи, 7 — микротрубочка, 8 — ядро, 9 — митохондрия, 10 — сократительная вакуоль, 11 — пищеварительная вакуоль, 12 — пседаподия

ориентации на субстрат — при столкновении с пищевыми частицами в насыщенном ими объеме жидкости);

3) питание в фазе пищеварения протекает в обычной для эупротозоев форме;

4) размножение может сочетаться с половым процессом (копуляцией).

К формообразующим потенциям сверхжгутиковой организации придется вернуться в дальнейшем. Пока же, подтвердив важность анализа ситуации «питающийся организм в толще воды — пищевое тело на дне», перейдем от рассмотрения типов организации, выводимых от плавающих жгутиконосцев, к типам организации, которые может дать организм, редуцирующий жгутик.

## 7. Бистадиальный тип организации

Захват фагоцитирующим жгутиконосцем пищевых частиц, особенно относительно крупных, стимулирует развитие пищевых псевдоподий. По достижении определенного размера они способны расширить свои функции и наряду с захватом пищи служить локомоции. Но для этого необходимо сменить среду — опуститься на дно.

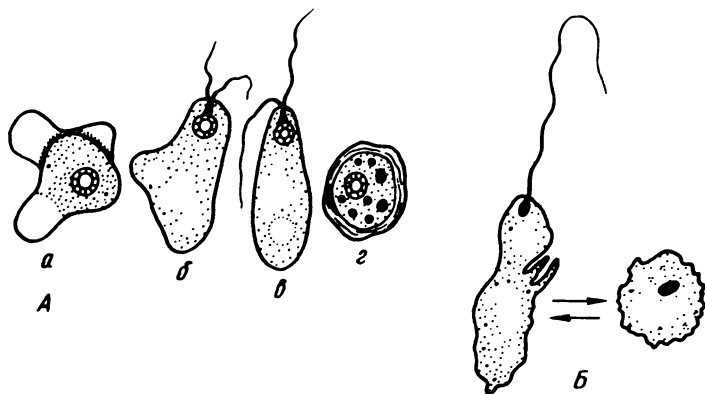


Рис. 11. Бистадиальные эупротозойные организмы:

А — стадии жизненного цикла *Vahlkampfia bistadialis* (по Кюну из А.В. Иванова): а — состояние амёбы, б — переходное состояние, в — состояние жгутиконосца, г — циста;  
 Б — *Phreatamoeba balamuthi* (из А.П. Мильникова)

Ползание по субстрату редуцирует жгутик, полярность организма исчезает, *локомоторно-пищевые псевдоподии* могут возникать на любом участке поверхности клетки, и соответственно *захват пищевых частиц идет в любой точке поверхности и сводится к заглатыванию.*

Появляется *ползающая амёба*, намного лучше адаптированная к питанию лежащими на субстрате частицами, чем жгутиконосец. Однако скорость ее перемещения в пространстве резко падает в сравнении с ним. Функцию расселения гораздо лучше обеспечивает *плавающий жгутиконосец.*

Для того чтобы быстро восстанавливать жгут, необходимо сохранить базальное тело (кинетосому) хотя бы в виде центриолей — органелл, обеспечивающих работу веретена деления при расхождении хромосом во время митоза и мейоза. Строение кинетосомы и центриоли идентично, и только тогда, когда исчезают центриоли и механизм расхождения хромосом перестраивается, клетка утрачивает способность формировать жгутики (так происходит у семенных растений).

При разделении двух функций организма — питания и расселения — между двумя его формами (стадиями) — амёбы и жгутиконосца — появляется *бистадиальный тип организации*, в рамках которого переход из одного состояния в другое осуществляется весьма быстро.

Общая характеристика бистадиальных эупротозоев (рис. 11):

1) движение как локомоцию обеспечивают *жгутик* (на стадии жгутиконосца) и *ложноножки* (на стадии амёбы); при этом первый утрачивает функцию подгона пищи, а вторые способны и к заглатыванию, представляя собой *окомоторно-пищевые псевдоподии*;



2) питание как пищевой цикл в целом идет на стадии амёбы, отличительной чертой его становится *захват (заглатывание) пищи в любой точке поверхности тела*;

3) размножение может проходить в цисте.

Амеба, способная питаться и перемещаться — пусть медленно — в поиске пищи по субстрату, может остаться единственной формой существования исходно бистадиального организма. Путем такой редукции появляется новый тип организации.

## 8. Тип организации ползающей амебы

Сложившийся в рамках предыдущего, этот тип организации лишь модифицирует амебoidное строение: ложноножки удлинняются, приобретают разный вид (например, формируются как относительно короткие и широкие лобоподии), иногда исчезают, превращая организм в перекатывающуюся каплю (амебoidный механизм движения при этом сохраняется).

Среди возможных преобразований важно выделить одно — *появление наружного скелета*. Мерцательный двигательный аппарат создает условия формирования цитоскелета жгутиконосцев, который в функциональном плане входит в опорно-двигательную систему органелл, а в морфогенетическом — развивается из отростков кинетосомы — кинетодесм. Двигательная, опорная, а также формообразовательная функции у амёб воплощаются иначе и в другом материале. Захват пищи, не приуроченный к определенному участку тела, и отсутствие жгутиков препятствуют построению цитоскелета. Малая (в отличие от жгутиконосцев) подвижность стимулирует поиск пассивных способов защиты. Ее вместе с опорой цитоплазме и формой телу дает *раковина*.

Раковина ограничивает поверхность захвата пищевых частиц, делит цитоплазму на внутрираковинную и выходящую через ее устье наружу (втягивающуюся внутрь раковину) и способствует более четкому обособлению ложноножек.

Хотя раковина имеется не у всех ползающих амёб, потенция ее возникновения отличает рассматриваемый тип организации от амебoidной стадии бистадиальных эупротозоев.

**Общая характеристика ползающих амёб (рис. 12):**

1) движение исключительно *перетеканием цитоплазмы*, т. е. амебoidное, чаще с образованием временных выступов тела — ложноножек (псевдоподий);

2) питание в фазе захвата пищи также осуществляется ложноножками, которые в этот момент функционируют как *локомоторно-пищевые псевдоподии*;

3) питание в фазе пищеварения у раковинных форм имеет варианты: может идти во внутри или во вне раковинной цитоплазме; наблюдается также *экстрацеллюлярное, или лакурнарное, пищеварение*, когда пищевые частицы обрабатываются ферментами, будучи

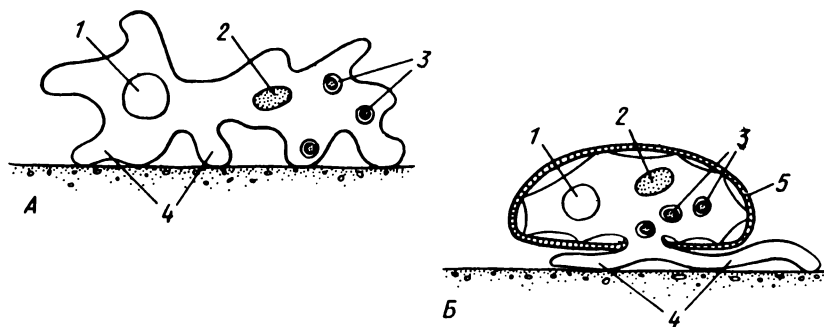


Рис. 12. Схема организации ползающих амеб. А — голая амeba; Б — раковинная амeba  
1 — сократительная вакуоль, 2 — ядро, 3 — пищеварительные вакуоли, 4 — псевдоподии, 5 — раковинка

заклученными между клеточной оболочкой и внутренней поверхностью раковины (этот способ дает возможность справляться с большим количеством донного осадка при небольшом объеме цитоплазмы);

4) размножение осложнено при наличии раковины, которая неделима: одна из дочерних особей строит себе новую раковину.

Раковинные ползающие амeбы могут дать начало новому типу организации.

### 9. Тип организации неподвижной донной амeбы


Амеба, движущаяся по субстрату и собирающая на нем пищу; способна переориентироваться на питание частицами, опускающимися из толщи воды, т. е. переориентироваться на тот источник пищи, который используют воротничковые жгутиконосцы. Общий вариант получения пищи изображается одним и тем же знаком для двух групп эупротозоев:

 — донные микрофаги, получающие пищу из толщи воды.

Использованный в отношении знак структурной связи  $\leftarrow$

можно преобразовать в знак взаимоперехода  $\rightleftarrows$  а разделив

его стрелки, записать два варианта получения пищи донными микрофагами:

 — активное поведение питающегося организма, передвигающегося пищу к себе (движущегося относительно пищи);

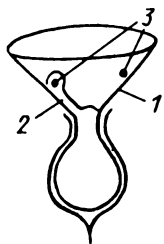


Рис. 13. Схема организации безжгутиковой сидячей стадии воротничкового жгутиконосца — *Choanoecca perplexa* (из Б.Ф. Жукова, С.А. Карпова):

1 — широко раскрытый воротничок, 2 — пищевая псевдоподия, 3 — пищевые частицы



— пассивное поведение питающегося организма, ожидающего пищу, которая движется к нему без усилий с его стороны.

К первому случаю относится подгон пищи воротничковым жгутиконосцем, ко второму — ожидание оседающих из толщи воды частиц амёб.

Можно сделать еще один шаг, графически конкретизирующий ситуацию. Выделяя в качестве одной из причин анизотропии пространства пищевого отношения для его компонентов их положение на границе открытого пространства, мы решили использовать один знак для подвижных и неподвижных организмов. Можно, однако, оставить этот знак для неподвижных форм, а для подвижных

предложить иной:  Здесь можно вполне обойтись без

последнего уточнения. И тогда находящиеся на дне, но получающие пищу из толщи воды рассмотренные группы микрофагов в графике будут изображены так:



— большинство воротничковых жгутиконосцев;




— амёбы и часть воротничковых жгутиконосцев.

В одну группу пассивных собирателей пищи вместе с амёбами попали *безжгутиковые воротничковые жгутиконосцы* (рис. 13). Они имеют большой широко раскрытый воротничок, на внутреннюю поверхность которого сверху опускаются пищевые частицы. Подгона пищи нет, поскольку жгут отсутствует.


Такое разделение воротничковых жгутиконосцев возвращает к принципу вычленения из многообразия животных типов организации для рассматриваемого варианта жизни. Уже говорилось, что за пределами инвариантной структуры приходится оперировать понятиями «жизненная форма» и «план строения». Ветвление на

исследуемом уровне организации, вызванное разнообразием условий захвата пищи, ориентирует на выделение жизненных форм. Расчленение многообразия проходит ряд этапов:

1) классифицируются условия, в которых может осуществляться пищевое отношение, например «животное на дне — пища в толще воды»:

 — компоненты отношения равноправны (несмотря на то, что один из них находится в изотропном пространстве, а другой — в одном из вариантов анизотропного);

2) выявляется активная сторона отношения, например «пищевые тела под воздействием силы тяжести опускаются на ловчий аппарат» (активны, самостоятельно движутся они, а не питающийся организм):

 — компоненты отношения неравноправны (при инверсии животного пищевого отношения, где активной стороной положено быть организму);

3) вводится представление о механизме захвата пищи, т. е. учитывается строение организма, например для пассивных микрофалов:

а) ловчий аппарат — ложноножки,

б) ловчий аппарат — модифицированный воротничок.

На третьем этапе жизненная форма вбирает в себя элементы плана строения и единицей многообразия становится *тип организации*. Теперь он выглядит несколько иначе, чем на уровне инварианта: в нем нераздельно и неслиянно двумя ипостасями обнаруживают себя жизненная форма и план строения.

Но вернемся к амебе, переходящей к питанию взвешенными в воде частицами. Важны два момента такого перехода: 1) возможность питаться в неподвижном состоянии, 2) необходимость совершенствования аппарата сбора пищи.

Ложноножки, утрачивая функцию локомоции, отнюдь не редуцируются (так же как и жгутик у неподвижных животных жгутиконосцев). Напротив, в такой ситуации они еще необходимее в развитом, хотя и специализированном, варианте и преобразуются в ловчий аппарат, который формируют длинные тонкие, соединяющиеся друг с другом перемычками-мостиками (анастомозирующие) ложноножки — *ретикулоподии*.

Неподвижность позволяет амебам утолщать и утяжелять раковину, увеличивая его прочность, достигать более крупных размеров и образовывать многоклеточные структуры в виде эктоплазматической сети, внутри которой при помощи скользящего движения перемещаются веретеновидные клетки.

Между амебами, полностью потерявшими способность к локомоции, и теми, что сохраняют ее хоть в слабой степени, нельзя

провести четкой морфологической границы. Постепенен переход от питания осевшими и оседающими на дно пищевыми частицами к их перехвату на пути к субстрату. Однако, если он завершен, возникает тенденция поднять ловчий аппарат над субстратом. И тогда особенности строения скелета начинают определять дополнительная к защитной и уменьшающая ее роль — опорная функция.

Возникновение ползающей амёбы и неподвижной амёбы как новых типов организации имеет одну важную общую черту. Организм, существующий только в виде голой амёбы, внешне неотличим от амёбоидной фазы бистадийного существа. Раскинувшая ретикулоподиальную сеть и способная ползать раковинная амёба может выглядеть точно так же, как неподвижная корненожка. На переходе к новому типу организации меняется не морфология, а пищевое отношение: с отказом от бистадийности задача поиска пищи целиком перекладывается на амёбу (и одним из удачных решений оказывается переориентация на получение пищи из толщи воды); с появлением скелета возможен подъем ловчего аппарата над субстратом (но условием такого выхода в придонный слой воды оказывается неподвижность организма).

Новый тип организации изначально обладает потенцией, отсутствовавшей у предшествующего, но реализует ее, дает ей морфологическую структуру, когда достигает определенной степени развитости.

Общая характеристика неподвижных донных амёб (рис. 14):

1) движение как *локомоция отсутствует* на уровне индивидов, из которых непосредственно складывается популяция; возможно перемещение клеток-особей в пределах многоклеточной структуры; *функции скелета — защитная и опорная;*

2) питание в фазе захвата пищи переориентируется на использование пищевых частиц толщи воды; в отсутствие перемещения организма в поисках пищи ложноножки формируют *ретикулоподиальный ловчий аппарат;*

3) питание в фазе пищеварения в главных чертах типично для эупротозоев;



Рис. 14. Тип организации неподвижной донной амёбы. Фораминифера — *Haliphyseta*:

1 — подошва, 2 — вертикальная трубка из спикул губок, 3 — поднятые вверх (в толщу воды) псевдоподии

4) размножение принципиально не отличается от такового ползающих амёб.

Наряду с таким освоением пищевых запасов пелагиали для амёбидных организмов существует и другой — перемещение целиком в толщу воды, освоение пелагиали как среды обитания.

### 10. Тип организации флотирующей амёбы

Амёбидное движение возможно только на субстрате. Безжгутиковые эупротозои в толще воды способны только зависать, парить, т. е. флотировать. Флотирующая амёба могла появиться двумя способами:

- 1) превращением в нее жгутиконосца, утрачивающего жгутик;
- 2) отрывом от субстрата голой ползающей амёбы.

По-видимому, в водоемах Земли шли оба процесса. Специалисты считают, что одна из групп флотирующих амёбидных — солнечники — берет начало от двух корней: частью от жгутиконосцев, частью от донных амёб. И на этом примере можно показать, что тип организации способен сформироваться не только из далеко отстоящих друг от друга таксонов филогенетической системы, но и путем приобретения общих черт представителями разных типов организации — в ходе адаптации к одному типу местообитания.

Общая характеристика флотирующих амёб (рис. 15):

1) движение осуществляется как пассивный перенос токами воды; могут возникать приспособления, регулирующие объем цитоплазмы,

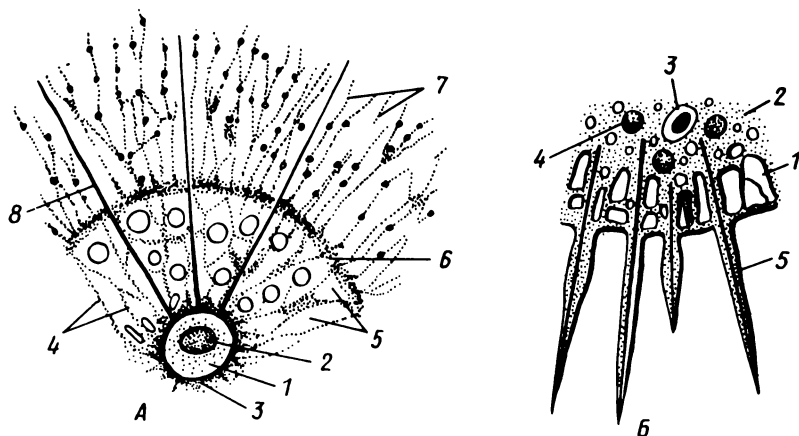


Рис. 15. Тип организации флотирующей амёбы (из В.А. Догеля):

А — схема строения радиоларии: 1 — внутрикапсулярная плазма, 2 — ядро, 3 — слой плотной цитоплазмы, прилегающий к центральной капсуле, 4 — основания псевдоподий, проходящие сквозь пеннистый слой цитоплазмы, 5 — пеннистый слой цитоплазмы, 6 — наружный уплотненный слой цитоплазмы, 7 — анастомозирующие филоподии, 8 — аксоподии;

Б — схема строения солнечника: 1 — эктоплазма, 2 — эндоплазма, 3 — пищеварительная вакуоль, 4 — ядра, 5 — аксоподии

которые обеспечивают направленные вертикальные перемещения организма; плавучесть увеличивают специальные пенистые слои цитоплазмы и внутренний скелет, поддерживающий цитоплазму и придающий форму телу; его основная функция — опорная; защитную функцию может выполнять центральная капсула, окружающая ядро и прилежащий к нему слой внутрикапсулярной цитоплазмы;

2) питание в фазе захвата пищи осуществляется ложноножками, среди которых различают аксоподии, хорошо сохраняющие форму благодаря цитоскелету из микротрубочек и одетые реоплазмой, движущейся к центру организма вместе с частицами пищи, и филоподии — тонкие, быстро сокращающиеся и вытягивающиеся при захвате частиц;

3) питание в фазе пищеварения идет по общей эупротозоем схеме;

4) размножение осложнено наличием скелета; известно половое размножение, гаметы снабжены жгутиками.

Все девять рассмотренных типов организации объединяют животных, имеющих полный пищевой цикл с фазами захвата пищи и индивидуального пищеварения, но способы питания некоторых представителей последнего типа дают повод рассмотреть вопрос о редукции пищевого цикла у эупротозоев.

## 11. Эупротозои с частичной редукцией пищевого цикла

Уже упоминалось, что некоторые солнечники ради переваривания крупной добычи поступают следующим образом: несколько особей сливаются, чтобы использовать пищу, недоступную одному индивиду. Такой способ питания сочетается с обычным, но все же демонстрирует частичный отказ от индивидуального пищеварения.

Значительно чаще эупротозои модифицируют пищевое отношение в его первой фазе, переходя от захвата пищи к симбиозу с автотрофами-фотосинтетиками.

У многих гетеротрофных жгутиконосцев обнаружены эндосимбионты из группы синезеленых водорослей, или цианобактерий. Такое совместное существование — синцианоз — рассматривается как результат длительной сопряженной эволюции. Симбионты — цианеллы — неспособны жить вне хозяина, их даже не удается культивировать вне его.

Цианеллы обнаружены также у пресноводной корненожки *Paulinella chromatophora*. В этом случае кажется особенно вероятным путь к симбиотрофии от нормального гетеротрофного питания с заглатыванием и перевариванием пищи.

Если симбионты-автотрофы служат лишь дополнительным источником питания фагоцитирующему эупротозою, то ситуацию следует рассматривать как частичный отказ от захвата пищи.

Совсем по-иному нужно расценивать питание жгутиконосцев или амёб исключительно за счет эндосимбионтов, т. е. полную редукцию одной фазы пищевого цикла. Такие организмы заслуживают выделения в особый *симбиотрофный тип организации эупротозоев*.

Он противостоит всем рассмотренным типам организации, вместе взятым, и представляет собой стадию перехода гетеротрофа в автотрофа, животного в растение. Животная организация исчезает даже не тогда, когда формируется генетическое единство клетки хозяина и эндосимбионта: животного нет с момента прекращения пищеварения, которое еще может сохраняться в отношениях с эндосимбионтом. Отказ от захвата пищи еще увеличивает многообразие животных, создает новый тип их организации — симбиотрофный. Но заглатывание столь тесно связано с индивидуальным пищеварением (на уровне организма-клетки это единый процесс фагоцитоза), что его прекращение практически автоматически ведет к недопустимости переваривания внутриклеточных эндосимбионтов, если их немного, если темп их размножения не обеспечит хозяина материалом для пищеварения и выживания.

Симбиотрофный тип питания как единственный для эупротозоев возможен, но лишь при условии выращивания эндосимбионтов «на съедание». Когда он дополнителен; организм займет место в одном из уже рассмотренных типов организации.

С учетом сказанного и следует обсудить общую структуру многообразия эупротозоев.

## 12. Многообразие эупротозойных типов организации: структура и границы

На эупротозойном уровне организации не только формируется спектр жизненных форм, но и появляется новый план строения: жгутиковые типы организации дополняются амёбоидными.

Новый аппарат сбора пищи — ложноножки вместо жгутика — возникает и в толще воды, и на дне, т. е. *формирование нового плана строения на первом уровне животной организации не зависит от среды обитания*, которая обуславливает лишь вариант его появления, будет ли амёба флотирующей или ползающей.

Ползающая амёба, относительно легко отрываясь от субстрата, участвует в создании типа организации флотирующих амёб. Обратный переход, по-видимому, затруднен специализированностью псевдоподий пелагических амёбоидных организмов. Солнечники, опускаясь на субстрат, движутся по нему своим оригинальным способом: они не ползут, а катятся по дну, последовательно меняя длину аксаподий. Кроме того, представители этой и других групп флотирующих амёб (часто объединяемых под названием лучевиков или радиолярий) прикрепляются ножкой к субстрату.



В целом же превращение жгутиковых организмов в амeboидные идет широким фронтом и определено возможностью отказаться от подгона пищевых частиц как первого акта захвата пищи. По такому пути идут многие жгутиконосцы: плавающие, встав на него, переходят из микрофагов в хищники; даже среди столь совершенных фильтраторов, как воротничковые, появляются своеобразнейшие безжгутиковые жгутиконосцы.

Выделенные выше типы организации эупротозоев можно представить в виде иерархической классификации. Принципы систематизации могут быть разными. Здесь в основу будет положено строение организма, а не его местообитание (хотя связь между этими признаками достаточно устойчива). В качестве десятого типа добавлены безжгутиковые воротничковые. Выделенные группировки четырех рангов нуждаются лишь в кратком определении, поскольку характеристики типам организации (кроме одного) уже были даны.

А. Жгутиковые (иногда лишены жгутиков, но обладают цитоскелетом — признаком более важным):

I. Обладающие глоткой (имеют цитостом близ основания жгутика и цитофаринкс); живут в пелагиали (плавающие);

а. Микрофаги:

1) седиментаторы (осаждают работой жгута пищевые частицы в область цитостома).

б. Хищники:

2) заглатывающие,

3) высасывающие.

II. Обладающие пищевыми псевдоподиями (цитостом, цитофаринкс, а изредка и жгутик отсутствуют):

а. Воротничковые — в пелагиали (плавающие) и на дне (прикрепленные):

4) фильтраторы (пропускают воду сквозь щели воротничка, отфильтровывая на его наружной поверхности пищевые частицы),

5) безжгутиковые седиментаторы (собирают оседающие частицы на внутренней поверхности воротничка).

б. Сверхжгутиковые (помимо жгутов обладают развитыми ложноножками); обитают в грунтах водоемов и в кишечнике многоклеточных:

6) заднезаглатывающие (пищевые псевдоподии на полюсе, противоположном жгуту).

Б. Бистадиальные (одна особь многократно переходит из состояния жгутиконосца в состояние амeбы):

7) Бистадиальные: жгутиковые — в толще воды, амeбы — на дне.

В. Амeбоидные:

I. Обладающие разнотипными ложноножками (в частности, аксоподиями):

8) флотирующие амёбы (обитают в пелагиали).

II. Обладающие однотипными ложноножками (аксоподии отсутствуют) обитают на дне:

9) ползающие амёбы,

10) неподвижные амёбы.

В эту сводную классификацию, как и в предшествующий обзор, не попали паразитические формы. Их отсутствие — не упущение, а отражение позиции автора.

Паразиты — особый мир, где размываются границы иных миров — животного и растительного. Если говорить точнее, тип питания наиболее приспособленных паразитов — политрофный растительный. Возникая на разных уровнях и в разных типах организации животных, паразитические формы встают на путь развития, который ведет к утрате животных признаков, вплоть до их полного исчезновения. Если это развитие и прогресс, то не животного характера. Изучение их — предмет зоологии, может быть даже общей, но в то же время этот предмет достаточно специален.

Наша задача — показать нарастание животной специфики, тот процесс и прогресс, для которых можно употребить слово *анимализация*. Исследовать типы регресса поучительно, но не столь важно и интересно.

Предпринятый анализ сознательно ограничивает изучение многообразия животных благодаря последовательному появлению уровней организации и ветвлению на этих уровнях, в ходе которого возникающие группы сохраняют исходный признак животных: один организм питается многими пищевыми телами. Поселение на (или в) одном пищевом теле еще не означает отказа от животного принципа питания: паразит отчленяет от пищевого тела (которое может быть общим для многих особей) пищевые тела для себя, индивидуально переваривая их. Момент появления экто- и эндопаразитов находит свое место в общей схеме формирования ветвей в рамках уровня организации животных. Но рассматривать многообразные способы развития паразитизма и выявлять конкретные случаи переходов к нему от десяти выделенных типов организации эупротозоев нет нужды. Единственное исключение было сделано для споровиков в связи с анализом организации высасывающих добычу хищных жгутиконосцев.

ЗаклЮчить же главу можно конкретизацией инвариантной схемы формирования основных ветвей развития животных для рассмотренного частного случая — эупротозойного уровня (типа) организации животных Земли (рис. 16). На рисунке нанесены границы, в которых заключено многообразие эупротозоев. Одна из них — верхняя —

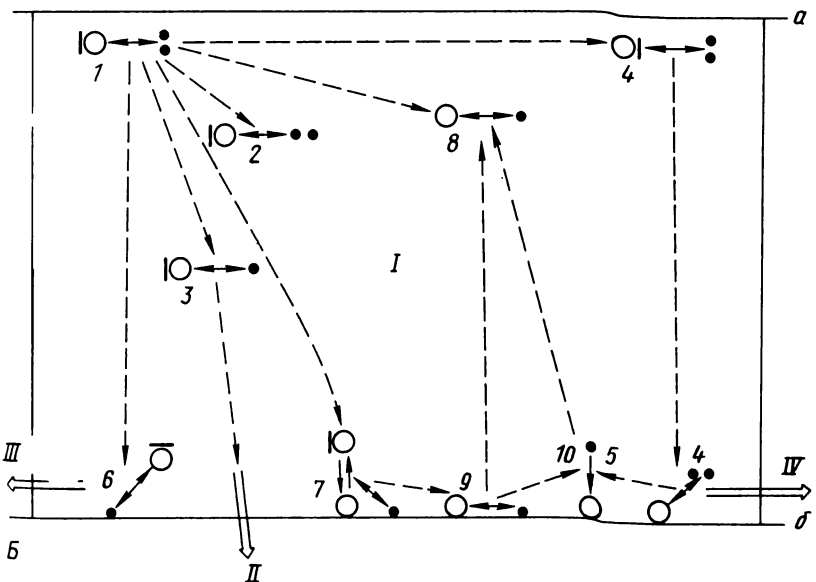
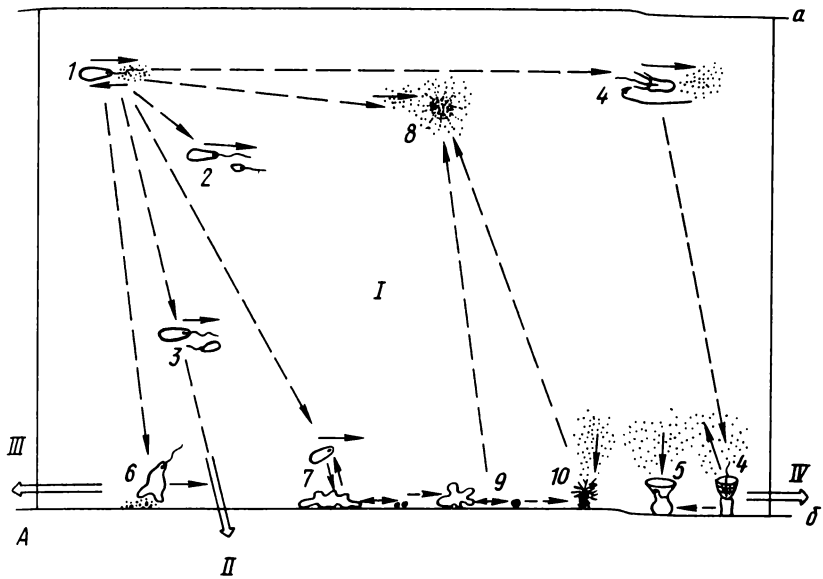


Рис. 16. Многообразие эуплутрозойных форм:

А — на морфологическом уровне: 1 — плавающий жгутиконосец-микрофаг, 2 — плавающий жгутиконосец — высасывающий хищник, 4 — жгутиконосец-фильтратор в толще воды и на дне, 5 — донный жгутиконосец-седиментатор, утративший жгутик, 6 — сверхжгутиковый организм, 7 — бистадийный организм, 8 — ползающая амeba, 9 — ползающая амeba, 10 — неподвижная донная амeba;  
 Б — на уровне пищевого отношения: I — эуплутрозои, II — эндопаразиты, III — метaplутрозои, IV — протометазои;  
 а — поверхностная пленка, б — дно

непроходима: в воздушной среде прямые потомки эупротозоев существовать не могут. Речь идет о существовании в активной форме, когда организм питается. В воздухе могут пребывать цисты и другие защищенные плотной оболочкой покоящиеся стадии жгутиконосцев и амёб. Атмосфера предоставляет пути для расселения первых форм животной жизни, но не для самой этой жизни.

Вторая — нижняя — граница полупроходима. Во-первых, она размыта, если грунт не монолит, а скопление частиц, скважины между которыми заполнены водой. Такой водный биотоп не только представляет собой продолжение поверхностного водоема, но и в виде горизонтов подземных вод подстилает даже почвы пустыни. Однако такой переход поверхности дна означает лишь смещение нижней границы существования эупротозоев на какую-то глубину. Действительный переход границы связан с внедрением в пищевое тело, что означает поселение внутри другого организма. Превращение в эндопаразита открывает для эупротозоев путь к утрате животных признаков.

Третья и четвертая границы — боковые вертикали — действительно проходимы, но организмы, способные это сделать, оказываются по другую сторону их уже не эупротозоями: они выходят на новые, более высокие уровни организации. Преодоление правой и левой границ будет специально обсуждено. Здесь же можно лишь указать на сходство и различие двух переходов.

Общие черты переходов на метапротозойный и протометазойный уровни:

- 1) приуроченность к границе двух сред — толщи воды и поверхности дна;
- 2) соединение в строении эупротозоев, способных к переходу, черт жгутиконосца и амёбы — жгутика и пищевой псевдоподии;
- 3) неучастие жгутиков либо в эффективной локомоции, либо в подгоне пищи;
- 4) неучастие ложноножек в локомоции;
- 5) смена протобионтного генеративного отношения на метабиинтное;
- 6) объединение особей II порядка (эукариотических клеток) в особь III порядка (надклеточное образование).

Различия рассматриваемых переходов:

- 1) противоположное положение компонентов пищевого отношения: в одном случае питающийся организм на дне, а пищевое тело — в толще воды, в другом — на дне пищевое тело, а в толще воды — питающийся организм;
- 2) противоположное расположение пищевых псевдоподий: в одном случае — в передней половине тела, в другом — в задней;
- 3) разный характер неспособности жгутика выполнять одновременно две функции — подгона пищи и локомоции: в одном случае — успешное

выполнение жгутиком одной (любой) из функций, в другом — выполнение только локомоторной функции;

4) формирование разных вариантов метабионтного генеративного отношения;

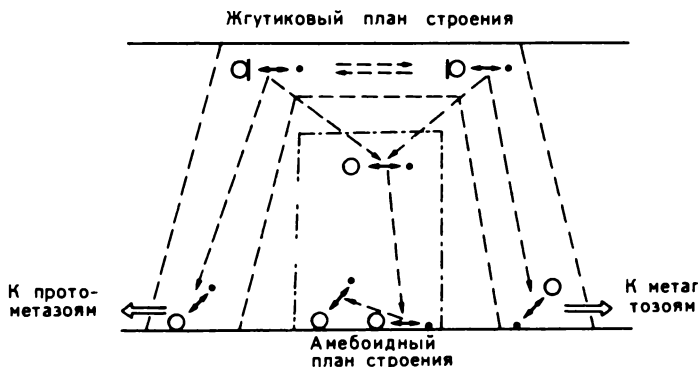
5) разные способы объединения особей: в одном случае — слиянием, в другом — агрегированием.

Всем, кроме одного, пунктам сходства соответствуют пункты различий, что подчеркивает: два уровневых перехода можно рассматривать и как формирование двух ветвей одного уровня, двух разных комбинаций протозойных и метазойных черт (одну у метапротозоев, другую у протометазоев).

Невариабелен один признак сходства: возникающий у эупротозоев способ локомоции (при помощи ложноножек) неперспективен на высших уровнях животной организации, достижение их может базироваться только на модификации более древнего мерцательного движения.

Исходный и унаследованный от растений жгутиковый план строения трансформируется у животных тремя способами, обеспечивающими анимализацию (четвертый путь — к споровикам — не учитывается, так как дает исключительно паразитические организмы). Один из новых планов строения — амебоидный — препятствует повышению уровня организации. Однако только использовав его приобретение — ложноножки, удастся выйти на два других плана строения — за рамки эупротозойного многообразия.

Три пищевых отношения исходного многообразия первой животной «популяции» в известной мере соответствуют трем направлениям анимализации:



Начать обсуждение многообразия нового уровня можно со становления исходного многообразия любой из его ветвей. Начнем с метапротозоев.

## Г Л А В А III МЕТАПРОТОЗОЙНЫЕ ФОРМЫ ЗЕМЛИ

Метапротозойный тип (уровень, вариант уровня) организации возникает путем соединения протозойного питания с метабионтной сменой поколений. Такое сочетание возможно, когда метабионт как организм третьего порядка формируется слиянием (нерасхождением на ранних этапах деления) эукариотических клеток, лишающихся в новом совокупном организме клеточных границ. Следующее условие — ядерный дуализм, т. е. переход к ядерному аппарату, состоящему из двух ядер (типов ядер) — соматического и генеративного, которые функционируют попеременно. Такой дуализм обеспечивает превращение вегетативной особи в половую клетку, некий *микромикрогаметоцит*, из которого редукционным делением получают *одна микрогамета* и заключающая ее в себе *одна макрогамета*, по всем признакам, кроме ядра, сохраняющая облик вегетативной особи. Такой гаметогенез можно рассматривать, с одной стороны, как *деление на две гаметы*, а с другой — как *выделение микрогаметы*, при котором материнская особь не разрушается.

Модифицированный метабионтный гаметогенез не нуждается в многоклеточности, в пищевом отношении такой организм равноценен эукариотической животной (фагоцитирующей) клетке. На таких условиях и соединяются протозойный тип пищевого отношения и метабионтный тип генеративного у метапротозоев.

Теперь предстоит рассмотреть, как описанная инвариантная ситуация реализуется в конкретной жизненной форме и конкретном плане строения земных организмов.

### 1. Возникновение метапротозойного типа организации и его исходное многообразие

Результатом не доведенного до конца деления эупротозоя — жгутиконосца, приводящего к многоядерности и увеличению объема цитоплазмы под одной клеточной оболочкой, оказывается уже не клетка, а надклеточное образование — *сомателла*. Такое строение тела возникает в границах эупротозойной организации.

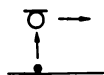
Появление среди организмов-сомателл таких форм, которые имеют *ядерный дуализм*, в ходе гаметогенеза превращает особь в микромакрогаметоцит, дающий и микро-, и макрогамету, и вырабатывает своеобразный «конъюгационный» вариант копуляции, обеспечивающий выход на метапротозойный уровень организации.

В его рамках возможное многообразие определит расхождение по типам питания, точнее, по способам захвата пищи, которые будут формировать разные жизненные формы. В качестве одной из них и

возникают примитивные инфузории, обнаруживающие большие потенции в развертывании многообразия на метапротозойном уровне.

При весьма большом расхождении взглядов на происхождение инфузорий все исследователи сходятся в одном: предками этой группы организмов были жгутиконосцы.

Среди жгутиковых типов организации были выделены *сверхжгутиковые* с таким типом пищевого отношения:



— подбор пищевых частиц со дна при плавании вдоль него.

Функции локомоции и захвата пищи в этой ситуации разделены, причем ни одна из них не подавлена: и движение, и питание осуществляются в активных формах. Разделенные функции выполняются и разными органеллами: локомоция — жгутиком, захват (заглатывание) пищи — ложноножкой (пищевой псевдоподией). Складываются условия для преодоления жгутиковой организации ради формирования принципиально новой, но для этого нужно новое тело — сомателла.

Стройная концепция превращения двужгутиковой клетки в ресничную сомателлу была разработана в начале 80-х годов. Достаточно полно и подробно она изложена в статье Ю. Смолла (Small, 1983). В центре внимания автора — формирование ресничного покрова (цилиатуры) и цитостома у инфузорий. Выстроенный морфологический ряд весьма функционален, прослеживает смену структур, обеспечивающих движение и питание. Происходящие с организмами изменения связаны и со средой обитания. Расставив акценты несколько иначе, чем это делает автор, можно изложить концепцию Ю. Смолла следующим образом.

В качестве предка инфузорий рассматривается организм с двумя жгутиками, расположенными экваториально. Если без деления клетки будет происходить умножение жгутиковых пар, то на одной ее стороне сформируется ряд из жгутиков, сближенных по два (рис. 17). С увеличением длины простейшего жгутиковый ряд тоже растет. У некоторых особей популяции при некотором закручивании (торсии) клетки одна часть ряда смещается относительно другой (такая дизъюнкция ресничных рядов наблюдалась у инфузорий). Из одного ряда возникает два, а при их удлинении они на каком-то протяжении становятся параллельными. Деление такой клетки может дать особь с двумя рядами жгутиков (или уже ресничек?) (рис. 18).

Повторение описанной процедуры несколько раз даст организм такого строения: при уплощенной форме тела одна его сторона покрыта рядами ресничек, а противоположная ей лишена не только ресничек, но и отростков их базальных тел (кинетодесм), т. е. цитоскелета; эта сторона представляет собою мембрану, такую же

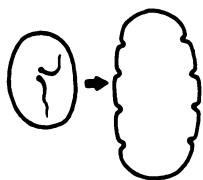


Рис. 17. Происхождение инфузорий (из Ю. Смолла)

Формирование первого ряда жгутиков

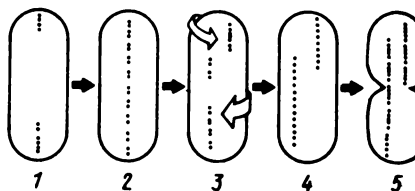


Рис. 18. Происхождение инфузорий (из Ю. Смолла)

Формирование второго ряда жгутиков: увеличение числа жгутиков в ряду (1, 2), дизъюнкция (3, 4), деление (5)

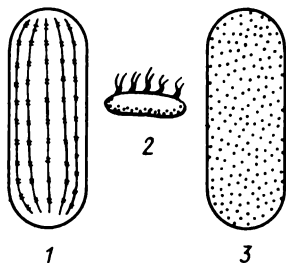


Рис. 19. Исходный тип организации инфузорий (из Ю. Смолла):

1— поперечное сечение, 2— верхняя сторона с рядами ресничек, 3— нижняя сторона, где происходит захват пищи

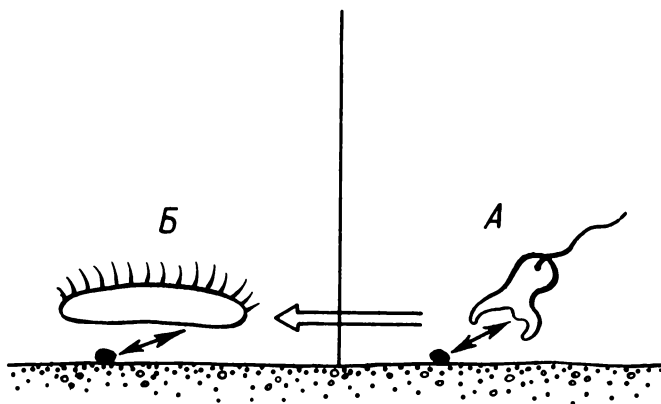


Рис. 20. Переход от эупротозойного организма к метапротозойному: от жгутиконосца (А) к инфузории (Б)



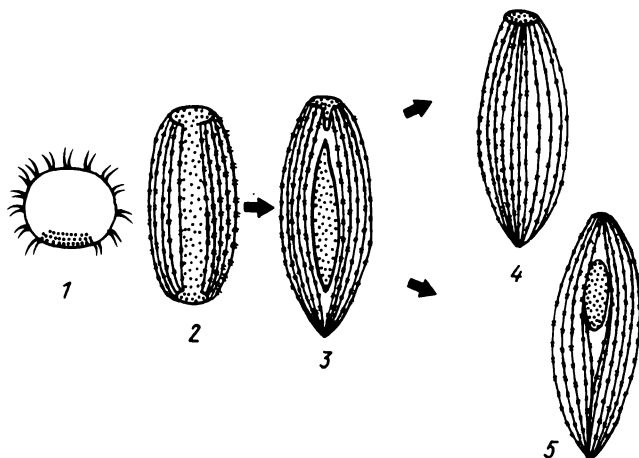


Рис. 21. Два варианта формирования цитостома инфузорий (из Ю. Смолла):

1— инфузория со смещенными на нижнюю сторону тела краевыми рядами ресничек (сечение), 2— форма, захватывающая пищу в срединной полосе брюшной поверхности, 3— разделение места приема пищи на два участка, 4— инфузория с первично передним положением рта, 5— инфузория с первично брюшным положением рта

как поверхность амебоидных организмов, и служит местом контакта с пищевыми частицами и фагоцитоза (рис. 19).

Появившаяся примитивная инфузория по своему пищевому отношению идентична сверхжгутиковому организму, но в отличие от него ее легко представить плывущей вдоль дна и питающейся лежащими на нем частицами (рис. 20).

Утрата уплощенной формы тела, становящегося в сечении овальным, смещает краевые ряды ресничек на его нижнюю сторону, которая сохраняет пищезахватывающую мембрану в виде полосы в средней части обращенной к субстрату поверхности. Затем эта полоса, сжатая посередине сближающимися рядами ресничек, разделяется на два участка: передний и брюшной. Один из них может редуцироваться, что разделяет инфузорий на две ветви развития: с передним положением рта и с брюшным положением рта (рис. 21).

Появление ресничных рядов на брюшной стороне инфузории позволяет использовать их для подгона мелких пищевых частиц.

*Исходное многообразие инфузорий* базируется на двух признаках, каждый из которых проявляется в двух вариантах:

1) положение рта — переднее или брюшное;

2) захват пищи начинается либо с подгона ее, либо прямо с заглатывания, что позволяет рано разделиться микрофагам и хищникам.

Переднее положение рта способствует становлению хищника, брюшное — микрофага.

Увеличение размеров тела сопровождается переходом к многоядерности, а затем к ядерному дуализму: соматическим ядром становится большой (соответственно размерам сомателлы) полиплоидный *макронуклеус*, а генеративным — диплоидный *микронуклеус*. Вариант копуляции у инфузорий отличается от типичной тем, что:

1) сложное строение вегетативной особи сохраняется при ее переходе в макрогамету, что после копуляции снимает необходимость восстановления зиготой прежнего облика (за исключением реконструкции ядерного аппарата);

2) соединение до гаметогенеза вегетативных особей обеспечивает копуляцию появляющихся гамет, экономное расходование генетического материала.

Обе особенности совершенствуют половой процесс.

Новый двигательный аппарат — *цилиатура*, сложенная рядами ресничек, с обозначаемым разделением функций — локомоторной и пищедобывающей; новый *цитостом*, изначально формирующийся двойко: на переднем конце тела или на его брюшной стороне; новый ядерный аппарат сомателлы, включающий ядра двух типов: *макронуклеус* и *микронуклеус* — важнейшие морфологические структуры, которые выделяют новый *ресничный план строения* в многообразии животных. Он позволяет осуществиться достаточно широкому, но, разумеется, ограниченному кругу жизненных форм в разных местообитаниях и с различными типами поведения в них.

Исходное многообразие метапротозоев определено тремя типами пищевого (пищедобывающего) отношения, которые в графике выглядят почти так же, как и на предыдущем уровне:



- ⊖ — инфузории с брюшным положением рта и тенденцией специализироваться как микрофаги;
- ⊙ — инфузории с передним положением рта и тенденцией к хищничеству;
- — инфузории, переходящие к неподвижности, — микрофаги и хищники.

От придонного плавания формирующегося ресничного существа его непосредственные потомки с усовершенствованными пищедобы-

вающими аппаратами выходят в пелагиаль, где и разворачивается описанное исходное многообразие. Каждый тип его пищевого отношения обеспечивает появление определенного типа организации в толще воды.

## 2. Тип организации плавающего микрофага

Возможность ухода из придонного слоя воды и освоения пелагиали открывается для инфузорий тогда, когда сокращение поверхности захвата пищи, первоначально занимающей всю брюшную сторону животного, пройдя этап срединной полосы на ней, заканчивается образованием компактного цитостома. Окружающие его реснички могут теперь специализироваться на подгоне мелких пищевых частиц. Локомоция осуществляется оставшейся частью цилиатуры. Пищедобывающий аппарат такого седиментатора усложняется путем погружения рта в формирующуюся на брюшной стороне околототовую воронку — *перистом*, оформления уходящего в глубь тела канала, начинающегося цитостомом, в *цитофаринкс*, который может иметь весьма сложное строение.

Плавание дополняется ползанием по субстрату, что связано с модификацией части двигательного аппарата. Однако у подвижных инфузорий клеточный рот, четко определяющий место захвата пищи и препятствующий переходу к питанию по способу амебы, сохраняет ресничный двигательный аппарат, который прежде всего связан с движением в толще воды. Ползающе-плавающий образ жизни (сопоставимый с бистадиальным состоянием эупротозоев) не редуцируется до ползающего.

Общая характеристика плавающих инфузорий-микрофагов (рис. 22, 23):

1) движение осуществляет одна из частей ресничного покрова — *соматическая цилиатура*; при плавании согласованно работают *ряды ресничек*; при переходе к ползанию по субстрату реснички, расположенные на некоторой площади (площадке), слипаются, образуя более жесткую структуру наподобие кисточки — *циррус*; группы циррусов могут использоваться и для резкого толчка — прыжка в толще воды;

2) питание в фазе захвата пищи обеспечивает вторая часть ресничного покрова — *околототовая цилиатура*; в ее состав кроме рядов ресничек обычно входят и возникшие в результате их слияния пластинки — *мембранеллы*, выстраивающиеся в предротовой области в *ряды мембранелл* и создающие более мощный ток воды, который несет к цитостому пищевые частицы;

3) питание в фазе пищеварения характеризуется упорядоченностью движения пищеварительных вакуолей: отрываясь на конце глотки, они следуют по относительно постоянному маршруту в цитоплазме, пока не превращаются в анальную вакуоль, подходя к стенке тела; определяемое ею место выбрасывания непереваренных

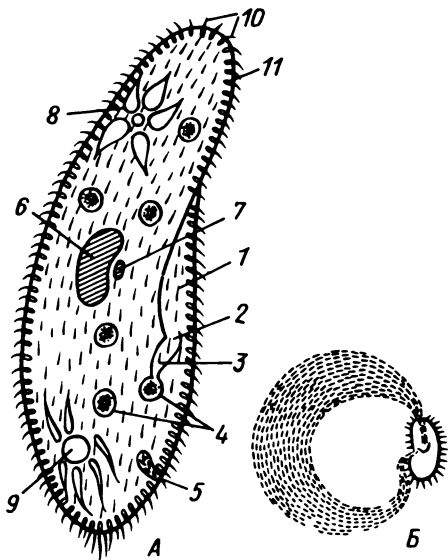


Рис. 22. Плавающая инфузория-микрофаг (седиментатор) — *Paramecium* (по В.А. Догелю). А — общий вид; Б — *Paramecium putrilicium* с вызываемыми инфузурией токами воды:

1 — перисто, 2 — цитостом (клеточный рот), 3 — цитофаринкс (клеточная глотка), 4 — пищеварительные вакуоли, 5 — клеточный анус (порошица), 6 — макронуклеус, 7 — микронуклеус, 8 — сократительная вакуоль в стадии систолы, 9 — сократительная вакуоль в стадии диастолы, 10 — реснички, 11 — трихоцисты

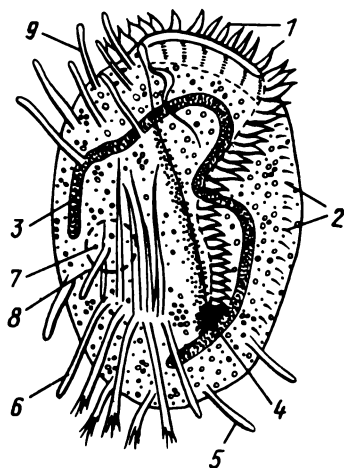


Рис. 23. Брюхохресничная инфузория — *Euplates patella* (из В.А. Догеля):

1 — адоральные мембранеллы, 2 — брюшные реснички, 3 — макронуклеус, 4 — цитофаринкс, 5 — краевые цитры, 6 — анальные цитры, 7 — сократительная вакуоль, 8 — брюшные цитры, 9 — лобные (фронтальные) цитры

остатков постоянно и обозначается как *клеточный анус*, или порошица.

Движение позволяет микрофагу найти в водоеме область с большим количеством взвешенных пищевых частиц, но то же движение может и вынести его за пределы этой области. Остановка для седиментации в неподвижном состоянии на какое-то время обеспечивает обильное питание. Поэтому многие плавающие микрофаги временно прикрепляются к субстрату, используя для этого разные приспособления: инфузории тувельки выбрасывают трихоцисты, которыми организм прилипает к субстрату; инфузории трубаки имеют на заднем, противоположном оральному, полюсе прикрепительную подошву.

### 3. Тип организации плавающего заглатывающего хищника

Если примитивнейшие из инфузурий, обладающие обширной фагоцитирующей поверхностью на брюшной стороне тела, могли захватывать пищевые частицы разного размера, то формы, имеющие клеточный рот, разделились на хищников и микрофагов.

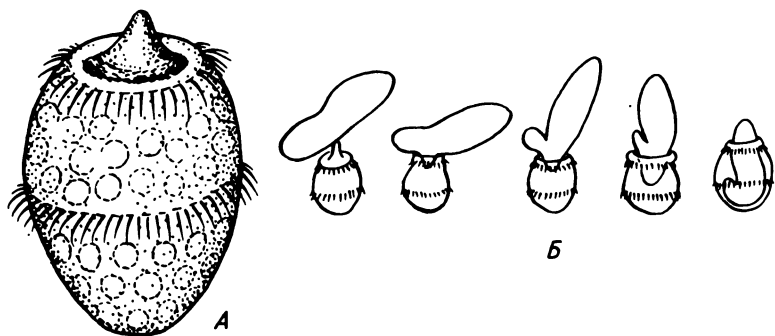


Рис. 24. *Didinium nasutum* — хищная инфузория, использующая хоботок для захвата добычи, а затем заглатывающая ее. А — внешний вид; Б — последовательные стадии заглатывания инфузории туфельки (из К. Хаусмана)

Становление хищничества — питания другими инфузориями — сопряжено с формированием механизмов обездвиживания и заглатывания крупной добычи.

Хищные инфузории парализуют и даже убивают быстро проплывающую мимо них жертву, хотя сами обычно уступают ей в скорости движения. Для этого служат токсицисты. Они имеют вид капсул, состоящих из трубчатой оболочки и вставленной в нее внутренней трубки. Последняя либо телескопически выдвигается, либо выворачивается из капсулы подобно пальцу перчатки. Выброшенная трубчатая нить вонзается в тело добычи, вводя в нее яд.

Токсицисты располагаются вблизи цитостома (например, на хоботообразном выступе, на конце или, напротив, близ основания которого находится клеточный рот), а иногда на щупальцах.

Обездвиженная жертва заглатывается, причем ротовая область может очень сильно растягиваться. Ряд хищников питается инфузориями, много превосходящими их по размерам (рис. 24).

Общая характеристика плавающих инфузорий-хищников, заглатывающих добычу:

- 1) движение обеспечивают ряды ресничек, иногда цирры;
- 2) питание в фазе захвата пищи включает обездвиживание с помощью токсицист и заглатывание, осуществляемое цитофаринксом, имеющим комплекс микротрубочек в стенке;
- 3) питание в фазе пищеварения происходит в очень крупных пищеварительных вакуолях.

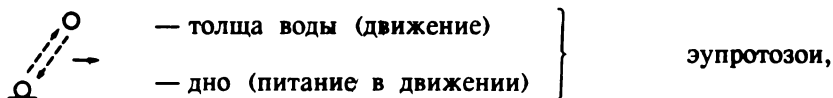
#### 4. Тип организации пелагического хищника, питающегося во флотирующем состоянии

Если для тех инфузорий, которые могут опуститься на субстрат, остановка для питания осуществляется временным прикреплением к нему, то в случае невозможности контакта с опорой происходит

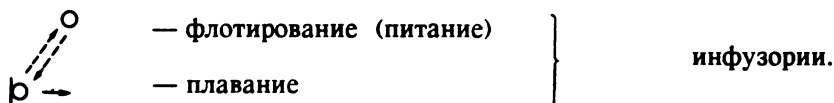
зависание в толще воды. Это означает переход к частичному или временному флотированию. У инфузорий-хищников совершенствуется аппарат захвата добычи.

Пищедобывающие структуры седиментирующих метапротозоев оформляются как впячивание поверхности тела (перистом), хищных — как выступы его. Форма и функция последних согласуются в двух вариантах. Один из них был назван хоботком с цитостомом на конце, служащим и для удержания жертвы. Он сочетается с активной локомоцией. Второй вариант предполагает остановку в толще воды, переводящую в изотропное пространство пищевое отношение и ориентирующую на установление контактов с жертвами по всем направлениям, а не только по ходу движения. И по этим направлениям хищник вытягивает органеллы захвата пищи — *щупальца*. Их назначение — контакт с добычей и удержание ее. Второй акт захвата пищи — заглатывание — отделен от первого, его морфологическая структура — единственный *цитостом*.

Возникающий тип организации сопоставим с бистадиальным у эупротозоев разделением фаз питания и движения, но переход между ними означает не смену местообитания:



а смену подвижности и неподвижности в пелагиали:



Общая характеристика хищных инфузорий, питающихся во флотирующем состоянии (рис. 25, 26):

1) движение, в котором локомоция сопряжена с питанием только в сфере поиска добычи (*перемещение в область охоты*), имеет типичные для ресничных механизмы и формы и чередуется с зависанием в толще воды;

2) питание в фазе захвата пищи подразделено на два последовательных акта: *улавливание и обездвиживание добычи* берут на себя *щупальца*, вооруженные токсическими, а ее *заглатывание* — *цитофаринкс*;

3) питание в фазе пищеварения типично для метапротозоев.

От временно флотирующего хищника намечается переход к неподвижному — на дне. Но прежде чем обсуждать его, закончим обзор пелагических инфузорий.

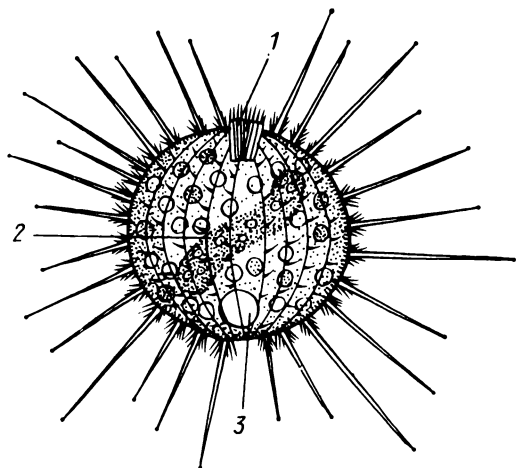
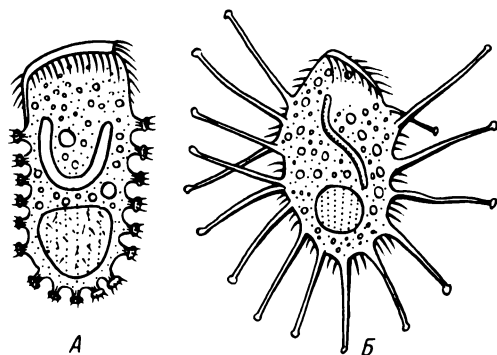


Рис. 25. *Actinobolus radians* — хищная инфузория, захватывающая добычу (инфузорий *Halteria*) при помощи вытягивающихся щупалец и затем заглатывающая ее:

1 — глотка, 2 — ядро, 3 — сократительная вакуоль

Рис. 26. *Legendrea bellerophon* — инфузория, переходящая к флотированию для захвата пищи щупальцами (из В. А. Догеля). А — плывущая с втянутыми щупальцами; Б — расправившая щупальца для ловли добычи



## 5. Тип организации переходящего к флотированию микрофага-седиментатора

Повисающий в толще воды микрофаг в отличие от хищника сохраняет и способ питания — подгон взвешенных частиц — и его механизм — реснички или (и) мембранеллы.

Если у жгутиконосца локомоция и подгон пищи в пелагиали неразделимы: пищевое бисние жгута может лишь замедлить перемещение организма в пространстве, но не остановить его, — то относительно крупная сомателла инфузорий с отчетливым подразделением цилиатуры на околоротовую (пищедобывающую) и соматиче-

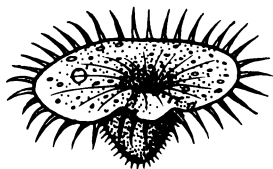


Рис. 27. *Liliomorpha* — инфузория-микрофаг, переходящая к флотирующему образу жизни (из В.А. Догеля)

скую (локомоторную), прекращая работу последней, обеспечивает *переход к флотированию*. Приспособлением к нему оказывается *изменение формы тела*, очертание которого приобретает сходство с парашютом. Такая форма по крайней мере тормозит опускание инфузории, чему способствует и работа пищедобывающего аппарата. Соматическая цилиатура может служить для восстановления утраченной высоты, действуя с перерывами, и испытывает тенденцию к редукции. Удержание в толще воды все более и более обеспечивает не активная локомоция, а флотирование.

Переход к нему должен быть достаточно плавным. У продвинутых в этом направлении форм можно назвать лишь одно отличие от активных пловцов:

*движение в активной форме ограничено*, удержанию в толще воды способствует прежде всего *обеспечивающая парение форма тела*.

Флотирующие инфузории — обитатели крупных водоемов (рис. 27).

Все описанное выше многообразие можно рассматривать как спектр жизненных форм, создающий разные типы организации на основе одного, ресничного, плана строения. Реализуемый в пелагиали, он может сохраниться и у прикрепленных донных метaproтозоев.

## 6. Тип организации сидячего микрофага-седиментатора

Поскольку переход к неподвижности в толще воды оставляет пищедобывающий аппарат микрофага в его определяющих чертах прежним, то и прикрепление к субстрату (могущее, в частности, быть и следствием утраты способности к плаванию) ничего принципиально не меняет. Можно лишь констатировать, что на дне неподвижность становится полной, а особенности строения инфузорий, с нею связанные, получают полное развитие, завершенность.

Общая характеристика сидячих инфузорий-микрофагов (рис. 28):

1) движение как локомоция не обслуживается каким-либо специальным аппаратом; *соматическая цилиатура исчезает* как функционирующая структура (она может в какой-то мере восста-



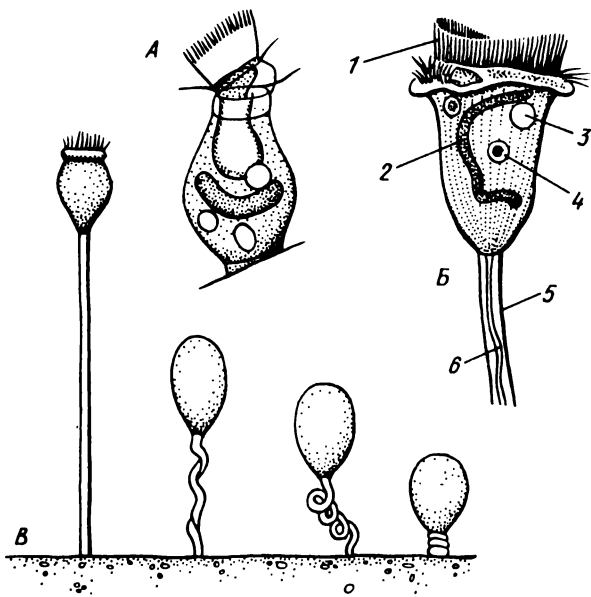


Рис. 28. Сидячие микрофаги-седиментаторы — круглоресничные инфузории. А — *Puxidium ventriosum* (по Дофлейну из В. А. Догеля); Б — *Vorticella campanula* (из В. Н. Беклемишева); В — сокращение стебелька *Vorticella* (по Эймосу из К. Хаусмана): 1 — околоротовая спираль ресничек, 2 — ядро, 3 — сократительная вакуоль, 4 — пищеварительная вакуоль, 5 — стебелек, 6 — спазмонема стебелька

навливаться лишь у расселительных стадий — бродяжек); при отрыве от субстрата пищедобывающий мерцательный аппарат способен удерживать организм в толще воды и сообщать ему слабое поступательное движение;

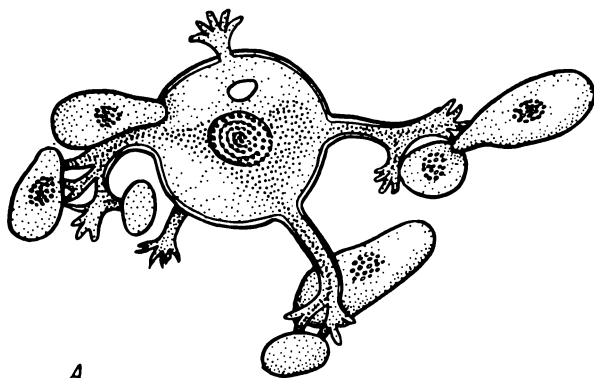
2) питание в фазе захвата пищи может быть облегчено подъемом над субстратом при помощи сократимой или несократимой ножки-стебелька;

3) питание в фазе пищеварения вполне типично для инфузорий.

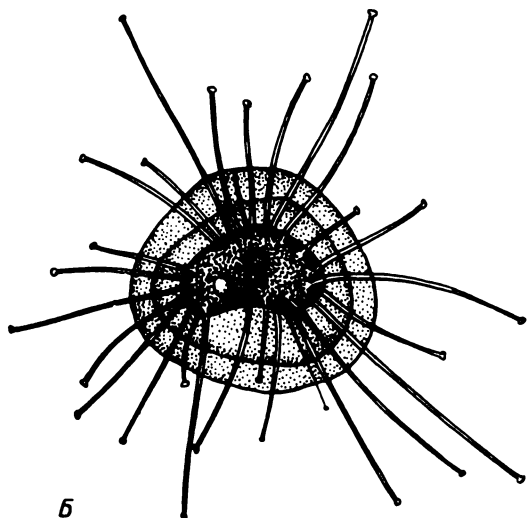
Описанием их закончен список типов организации, реализующих ресничный план строения.

## 7. Тип организации неподвижного хищника

У неподвижного хищника органеллы захвата пищи — щупальца. Они появляются уже тогда, когда остановка для питания сочетается с весьма активным плаванием у временно флотирующих хищных пелагических инфузорий. Опускание подобных им организмов на дно сопровождается, во-первых, полной редуцией ресничного покрова,



A



Б

Рис. 29. Сосущие инфузории. А — донная *Dendrocometes paradoxum*, захватившая ресничных инфузорий; Б — пелагическая *Mucophrya pelagica*

во-вторых, преобразованием способа питания и его механизма: заглатывание добычи заменяется ее высасыванием.

Общая характеристика сосущих инфузорий (рис. 29):

1) движение в форме локомоции отсутствует; ресничный покров редуцирован полностью;

2) питание в фазе захвата пищи целиком с помощью щупалец, так как *цитостом зарастает*; щупальца делятся на хватательные, способные лишь удерживать добычу, и сосательные, на конце которых образуются вторичные рты;

3) питание в фазе пищеварения, как у всех высасывающих хищников, характеризуется тем, что пищеварительные вакуоли тем или иным способом окружают обособленные части тела жертвы.

Сосушие инфузории, вероятно, вторично оторвавшись от субстрата, входят в состав пелагической фауны.

## 8. Множество метапротозойных форм как дополнение к многообразию простейших

Деление животных на четыре основных типа организации — в определенном аспекте не противоречит традиционному объединению амебодных и жгутиковых с инфузориями. *Простейшие* — группа вполне естественная в морфоконструктивном плане, что выражается в их противопоставлении многоклеточным животным.

Правда, некоторые простейшие состоят из многих клеток. И речь идет не о колониях, а об особях. В теле многоядерной амобы — плазмодии — могут быть обособленные генеративные клетки, а споры таких амебодных организмов состоят из шести клеток трех весьма специализированных типов: двух клеток — створок, двух клеток — полярных капсул, при помощи которых спора этого паразита закрепляется на теле хозяина, и двух клеток-зародышей, сливающихся потом в одну. Необходимое условие многоклеточности — дифференциация клеток — здесь налицо.

Однако в отличие от метазоев (прото- и зу-) клетки многоклеточных простейших никогда не подразделяются на две группы (массы, слоя): пищеварительные и двигательные. А именно такое деление предоставляет многоклеточным (метазоям) морфологический материал для воплощения в нем многообразных вариантов двух главных (анимализирующих) животных функций: питания и движения. Уже не раз говорилось об их неразрывной связи, но она реализуется во всей полноте, когда каждая функция достаточно независима от другой по существу своим организмом, хоть и бывшим, — минимум клеткой. В таком случае отношения питания с движением выходят на межорганизменный (пусть в интериоризированном виде) уровень, т. е. становятся причиной разветвления многообразия.

Конструкция тела простейших, рассмотренная в предложенном ключе, ограничивает возможности их биологического прогресса, чего не снимает и достижение метапротозойной организации. И она оставляет животных в границах простейших. Определить же их можно так: *простейшие* — *уровневая группировка животных* (как ветвь они уже были определены выше), характеризующаяся тем, что:

1) организм представляет собою типичную (гаплоидную или диплоидную) клетку, надклеточную структуру, многоядерную или полиплоидную (у жгутиковых и ресничных ее называют сомателлой,

у амебодных — плазмодием) или многоклеточное образование, но без подразделения клеток на пищеварительные и двигательные;

2) пищеварение в предельно совершенной форме: внутриклеточное при наличии клеточного рта, или цитостома, и клеточного ануса, или порошицы;

3) движение в предельно совершенном варианте: ресничное, позволяющее специализировать части двигательного аппарата на локомоции и подгоне пищи.

Уже из определения видно, что инфузории — высшие, т. е. наиболее анимализированные, простейшие. Однако их уровень совершенства не обеспечивает ни освоения принципиально новых местообитаний, недоступных эупротозоям, ни формирования существенного многообразия планов строения, оставляя большинство в рамках изначального для них — ресничного. Жизненные формы инфузорий в значительной части дублируют уже имеющиеся на предыдущем уровне. И если многообразие эупротозоев назвать первичным для животных, то *метапротозои* дают к нему *дополнительное многообразие*.

В предлагаемой ниже его классификации сосущие инфузории разделены на два типа по средам обитания.

А. Ресничные (обладающие в той или иной мере выраженным ресничным покровом и первичным клеточным ртом — цитостомом):

I. Микрофаги-седиментаторы (с развитой околоротовой цилиатурой):

а. Пелагические:

- 1) плавающие (включая плавающе-ползающих),
- 2) переходящие к флотированию.

б. Донные:

- 3) сидячие.

II. Хищники:

а. Плавающие:

- 4) бесщупальцевые,
- 5) щупальцевые.

б. Питающиеся во флотирующем состоянии:

- 6) щупальцевые.

Б. Сосущие (полностью лишенные ресничного покрова и обладающие сосательными щупальцами со вторичными ртами) — неподвижные:

- 7) донные,
- 8) флотирующие (с медузообразной формой тела).

Соответствие выделенных типов организации и типов захвата пищи инвариантной схемы показано на рис. 30. На нем имеются границы с эупротозойными (предковыми) и паразитическими (не

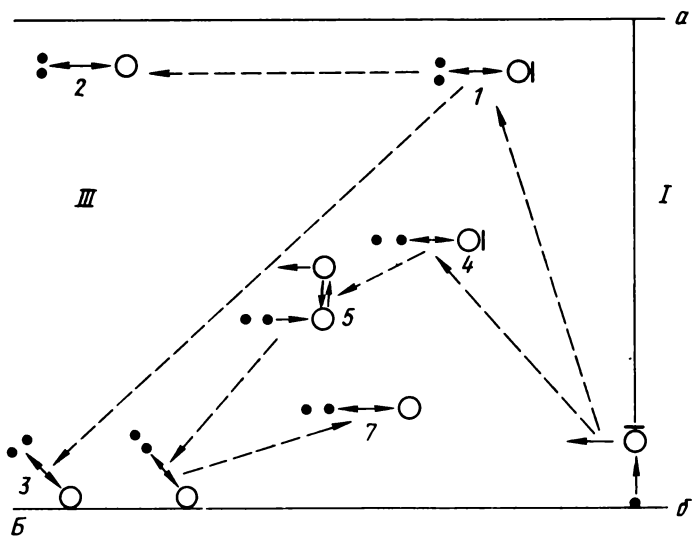
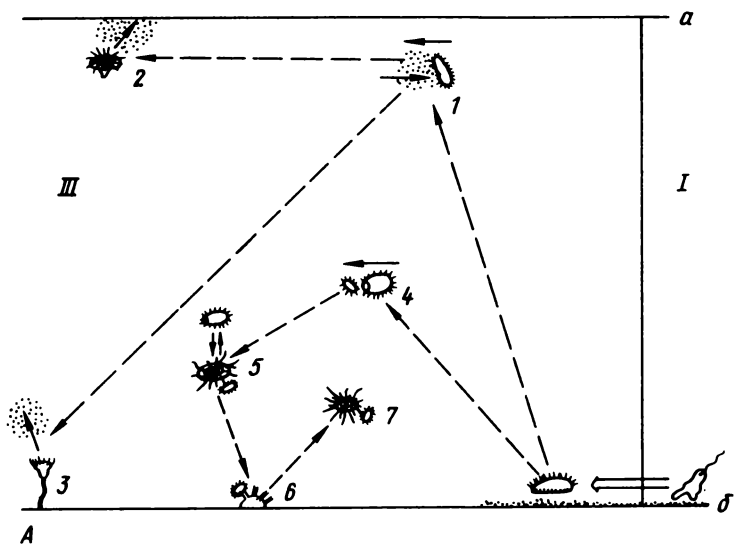


Рис. 30. Многообразие метапρωтозоных форм:

*A* — на морфологическом уровне: 1 — плавающий микрофлагеллятор, 2 — микрофлагеллятор, переходящий к флотированию, 3 — сидячий микрофлагеллятор-седиментатор, 4 — плавающий заглатывающий хищник, 5 — пелагический хищник, питающийся во флотирующем состоянии, 6 — неподвижный донный хищник, 7 — флотирующий хищник;

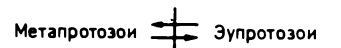
*Б* — на уровне пищевого отношения; *I* — зоупρωтозов, *III* — метапρωтозонов; *a* — поверхностная пленка, *б* — дно

рассматриваемыми здесь) формами, показана грань водной и воздушной среды, в которую метапротозои перейти не способны. Однако четкой границы и полной замкнутости пространства многообразия, как это было на предыдущем уровне, нет.

Две вертикальные границы области многообразия эупротозоев означали возможность двух уровневых переходов:



Одна вертикальная граница разрешает два перехода только как обменную связь:



Формирование метапротозойной организации из эупротозойной совершается на определенном этапе исторического развития; обратный переход — в индивидуальном развитии в момент гаметогенеза: половые клетки — эупротозойные организмы.

Отсутствие второй вертикальной границы у метапротозоев (у эупротозоев на второй схеме она просто не изображена) — графический способ передачи невыводимости из их организации организмов более высокого уровня.

Высшим простейшим закрыт путь к метазойной многоклеточности. Его открывает второй уровневый переход эупротозоев.

#### Г Л А В А IV

#### ПРОТОМЕТАЗОЙНЫЕ ФОРМЫ ЗЕМЛИ

Эуметазойный организм, или метазоон, по определению, не просто многоклеточен, а включает и пищеварительные клетки наружной секреции. Эупротозойный организм способен только к внутриклеточному пищеварению. Протометазойная форма (их связующее звено) многоклеточна, подобно эуметазойной, но переваривает пищу исключительно внутриклеточно, как эупротозойная. Если таким пищеварением обладают все клетки некоторой совокупности, то они — особи в колонии эупротозоев. Протометазойный организм может быть сложен из клеток переваривающих (внутриклеточно) пищу и не способных к пищеварению.

Общие принципы становления метазойного типа питания были обсуждены. Здесь же в качестве предка многоклеточных нужно выделить определенный тип организации эупротозоев и проследить преобразования именно его.

## 1. Возникновение протометазойного типа организации и его исходное многообразие

Первым шагом к метазойному питанию, а следовательно, и к многоклеточности должно быть (что уже обсуждалось) разделение двух фаз пищевого цикла — захвата пищи и пищеварения — между двумя типами особей одной их совокупности — колонии.

Переход от мономорфной колонии жгутиковых к полиморфной колонии жгутиконосцев и амев. На уровне клетки заглатывание и переваривание пищи неотделимы, составляя единый процесс — фагоцитоз. Обособить можно два акта захвата пищи: подгон и заглатывание. Они и осуществляются разными органеллами.

У воротничковых жгутиконосцев пищевые частицы подгоняет жгутик, а заглатывает — пищевая псевдоподия. Эти эупротозои образуют колонии. Широко распространенное представление о воротничковых как предках многоклеточных тоже можно считать некоторым аргументом, коль скоро нужно решать проблему уровня перехода к протометазоям.

Этот переход складывается из двух этапов:

1) от одиночно живущих воротничковых жгутиконосцев до полиморфной колонии эупротозоев, в которой представлены два типа особей: подгоняющие пищевые частицы и заглатывающие и переваривающие их;

2) от полиморфной колонии до многоклеточной особи с теми же двумя типами клеток и новым интеграционным механизмом, превращающим бывшую колонию в особь.

Допустим, что колония *воротничковых*, во-первых, формируется как *пластинчатая, прирастающая к субстрату*, а не лежащая на нем, и, во-вторых, состоит из *особей, которые как жгутиковые клетки делятся продольно и монотомически*, т. е. дочерние клетки дорастают до размера материнской прежде, чем приступают к следующему делению, причем эту способность сохраняют все клетки-особи.

Данные пластинчатые колонии с особями, расположенными вплотную друг к другу, превращаются в некий многожгутиковый индивид, создающий более мощный ток воды с пищевыми частицами, чем отдельно существующая клетка. Появляется возможность, не снижая эффективности питания, специализировать клетки колонии: усиливать подгоняющую способность одних, удлиняя жгутики (что наблюдается и в плавающих колониях), и интенсифицировать заглатывание пищи другими («Клетки в колонии образуют пищевые псевдоподии с большей частотой, захватывая за один прием большее число бактерий...», — пишут Б.Ф. Жуков и С.А. Карпов в книге «Пресноводные воротничковые жгутиконосцы», 1985). Если намечающиеся тенденции будут реализованы в предельной форме, то клетки

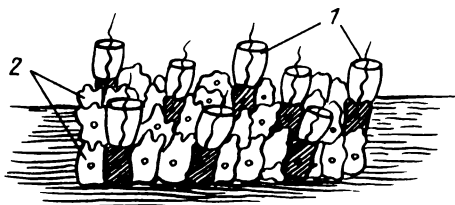


Рис. 31. Пластинчатая полиморфная колония эвгленозоев с двумя типами особей-клеток:

1 — воротничковые жгутиконосцы, поднимающие и осаждающие пищевые частицы, 2 — амебоидные организмы с пищевыми псевдоподиями, заглатывающие и переваривающие осажденные частицы

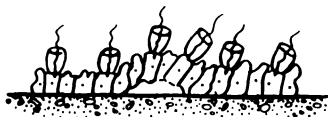


Рис. 32. Начальная стадия подъема (выпячивания) внутреннего участка прикрепленной колонии над субстратом

колонии разделяется на жгутиковые и амебоидные (точнее, безжгутиковые с мощными пищевыми псевдоподиями на обращенном в толщу воды полюсе), а сама она станет полиморфной.

Питание такой полиморфной колонии складывается из трех фаз:

1) осадения на наружной поверхности воротничковых клеток пищевых частиц, что означает *захват пищи колонией* как неким целым, индивидом;

2) заглатывания пищи клетками с псевдоподиями, в вакуолях которых происходит потом *переваривание пищи для всей колонии*;

3) передачи части приготовленной пищи непереваривающим, но необходимым для питания клеткам со жгутиком и воротничком, что дополняет пищевой цикл фазой *распределения пищи между частями колонии*.

Таким образом, пищевой цикл, уже не замкнутый для особи-клетки, обретает новую завершенность, замкнутость на уровне колонии — нового индивида. При этом колония получает *мозаичное строение*, в котором чередуются функционально связанные воротничковые и амебоидные клетки, образуя достаточно *автономные в пищевом отношении группы клеток, дезинтегрирующие колонию*. Последняя выглядит как весьма *слабо связанная агрегация групп совместно питающихся особей*. У них индивидуальность выражена много сильнее, чем у колонии в целом, которая может состоять из неопределенного числа клеточных блоков, объединенных пищевым циклом.

Мозаичная структура колонии весьма вариабельна (рис. 31). В зависимости от условий питания (количества пищевых частиц в воде) будет меняться численное соотношение воротничковых и амебоидных клеток и остающиеся в меньшинстве станут центрами групп совместно питающихся особей. Автономность этих групп сочетается с непостоянством их границ и состава: одна клетка может входить



в несколько групп. Нечеткость и переменность структуры усиливает возможность перехода воротничковых клеток в амебоидные и обратно. Слабая интегрированность колонии в целом важна в том плане, что отделившиеся от нее участки способны сразу же питаться, т. е. существовать самостоятельно. *Фрагментация при мозаичном строении — удачный способ размножения полиморфной колонии.*

Сидячая колония должна иметь расселительные стадии. Ими могут быть как отдельные клетки, так и группы клеток, описанные выше. Отделяться от колонии они могут разными способами.

Деление клеток на периферии колонии увеличивает ее площадь, монотомическое деление в центральной части приведет к выталкиванию части клеток — формированию выпячиваний разной формы (рис. 32). Тем самым колония частично поднимается над субстратом, между выступами возникают желобки с канализованным током воды и т. п. — все это улучшает условия сбора пищи и может закрепиться в последующих поколениях. Завершающая фаза процесса — формирование пузыреобразных выпячиваний, относительно слабо (ножкой, шейкой) связанных с основной частью колонии и способных отрываться от нее (рис. 33). Плавающая шарообразная дочерняя колония способна хорошо справиться с ролью расселительной стадии: она достаточно плавуча и может разноситься течениями на значительные расстояния, а опускаясь на дно, не только сразу осваивает поверхность значительно большую, чем одиночная расселительная клетка, но и питаться начинает, как материнская колония. Способ возникновения нового индивида-колонии принципиально отличен от деления клеток — это почкование.

*Деление* свойственно только клеткам, начинается с удвоения интегрирующей структуры — ядра — и ведет к исчезновению материнской структуры.

*Почкование* свойственно надклеточным образованиям, их интегрирующие структуры не делятся, дочерние создаются заново, и поэтому материнский организм сохраняется.

Судьба отделившейся плавающей дочерней полиморфной колонии может быть двоякой. Она может повести себя:

1) как *расселительная стадия* и не более — при вращении в толще воды и прочих способах движения, кроме одного, рассматрива-

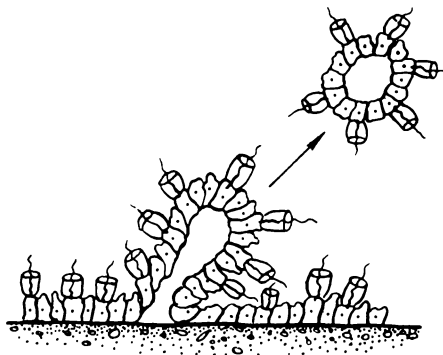


Рис. 33. Завершающая стадия подъема части колонии над субстратом

Формирование пузыревидного выпячивания; его отделение и переход дочерней колонии в пелагиаль

емого в следующем пункте; в этих случаях шарообразная колония находится в худших условиях питания, чем прикрепленная, развивающая систему желобков, полузакрытых каналов и т. п., способствующих более интенсивному сбору пищи; итогом может быть образование двух поколений: питающегося (на дне) и расселяющегося (в пелагиали);

2) как движущаяся и питающаяся колония, для чего необходимо перейти к движению одним полюсом вперед; при таком направленном плавании идущие назад вдоль тела токи воды несут пищевые частицы к заднему полюсу, где они скапливаются, зависают в мертвой зоне и определяют участок тела, где будет происходить их захват.

Наблюдения над личинками губок, морфологически сходными с описываемыми дочерними колониями, показали, что если в воду добавить частицы туши, то они образуют сгустки у заднего полюса движущихся личинок.

Способ питания плавающей колонии резко меняется по сравнению с таковым прикрепленной. Вместо многих мест захвата пищи оформляется одно — на заднем полюсе. К нему, а не к наружной поверхности воротничка должны теперь гнать воду с пищевыми частицами жгутиковые клетки. Воротнички становятся ненужными и редуцируются. Заглатывать пищу продолжают амебоидные клетки.

*Жгутиковые клетки образуют поверхностный слой тела с функцией движения в широком смысле слова. Они как бы возвращаются к состоянию плавающего жгутиконосца, исходного для животного многообразия: биение жгутиков обеспечивает и локомоцию, и подгон пищи. Однако вместо переднего полюса пища подгоняется к заднему.*

*Амебоидные клетки уходят с поверхности тела внутрь его, сохраняя за собою прежние функции заглатывания и переваривания пищи.*

Мозаичную структуру неподвижной колонии заменяет *двуслойность*, выделяющая каждой из двух основных функций животных свой пласт клеток.

На заднем конце тела слой жгутиковых клеток прорывается в месте заглатывания пищевых частиц. К этому «окошку» подходят амебоидные клетки и ложноножками захватывают скопившиеся здесь пищевые частицы. Благодаря централизованному способу питания на заднем конце тела оформляется *бластопор*.

Вся масса клеток объединена в большее, чем колония, целое. Локомоторный аппарат, появляясь из пишедобывающего, превращает его в интегрирующий механизм для всей совокупности клеток, которая уже не колония, а *многоклеточная особь*.

Изложенное представление полезно сопоставить с другими концепциями происхождения многоклеточных животных.

Наиболее известные и разработанные из них распределяются на две группы: 1) гипотезы целлюляризации и 2) колониальные концепции.

Сторонники первых считают, что уровневый переход начался с увеличения числа ядер, а затем такая сомателла разделилась на специализированные клетки, одни из которых стали пищеварительными, другие — двигательными, третьи — выделительными, четвертые — генеративными и т. д. Такое разделение функций сохранило связь между клетками, сформировав из них многоклеточную особь. Если так, то путь к метапротозоям и протометазоям начинается одинаково — слиянием особей II порядка в организм III порядка нерасхождением после незавершенного деления, но затем отложенное возникновение клеточных стенок все-таки происходит. Некоторые целлюляристы (И. Хаджи) прямо выводят многоклеточных из инфузорий, т. е. выстраивают вместо нашей ветвящейся схемы многообразия такую: эупротозои → метапротозои → протометазои → эуметазои.

Мы пришли к выводу, что второй переход этого ряда невозможен. Действительно, как можно объяснить появление барьера — клеточной стенки — между пищеварительной вакуолью и участком сомателлы, где используются продукты пищеварения, т. е. появление преграды в транспортировке веществ внутри организма? У многоклеточных достаточно обычен противоположный процесс — исчезновение клеточных перегородок, в результате чего ткани, состоявшие из ясно обособленных клеток, приобретают не клеточное *синцитиальное строение*.

И еще вопрос: приводит ли целлюляризация к уменьшению целостности организма? Признаки этого — наделение клеток чертами организма (их способности к изолированному от многоклеточной особи существованию и легкому переходу из одной формы в другую — из амебонидной в жгутиковую и обратно); образование колоний, в которых размываются границы между организмами; регенерация, становящаяся способом размножения; наконец, реагирование на внешние раздражения не всего организма, а его частей. Для низших многоклеточных все это достаточно характерно и может быть объяснено как *сохранение клетками метазоев остаточной организменной самостоятельности*.

Противники представления о движении к многоклеточности через этап многоядерных (полиэнергидных) простейших приводят против него и иные доводы. Здесь же важно отметить принципиальную разницу двух концепций:

*целлюляризация предполагает дифференциацию частей внутри организма;*

*колониальное происхождение — дифференциацию особей в их совокупности, т. е. преобразование мономорфной колонии в полимор-*

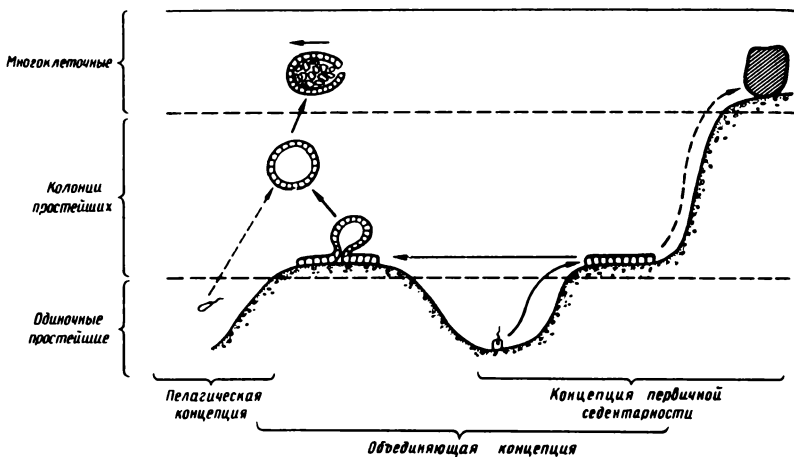


Рис. 34. Объединение двух концепций колониального происхождения многоклеточных пелагической и первичной седентарности — в одну

Пунктирные стрелки — переходы, исключаемые объединяющей концепцией

фною, в ходе которого разнотипные особи формируют не клетки, а *первичные ткани* будущего многоклеточного организма.

В рамках колонии межорганизменные отношения обнаруживают себя в явном виде и обеспечивают уровневый переход, становясь интериоризированными в его завершающей фазе. Разделяя взгляд на ведущую роль межорганизменных отношений в формировании биологического многообразия, логично присоединиться к сторонникам колониальной концепции возникновения протометазоев.

В свою очередь, она также разрабатывается в двух основных вариантах:

1) переход от одноклеточного состояния к многоклеточному происходит на дне у прикрепленных животных (так описывают процесс сторонники *гипотезы первичной седентарности*);

2) переход совершается в пелагиали плавающими организмами.

Для прикрепленных колоний объясним переход к полиморфизму и дифференциации клеток, для плавающих — формирование целостности совокупного организма, в основе которого лежит движение во всей полноте — как захват пищи и локомоция.

Двухэтапность становления многоклеточности позволяет объединить два варианта колониальной концепции в один (рис. 34), включающий переход сидячей колонии (точнее, ее отделяющейся части) к плаванию. Анализ этого перехода позволяет сделать некоторые выводы о формировании индивидуального развития, или онтогенеза, многоклеточных животных.

А.А. Захваткин справедливо считал, что происхождение многоклеточных не будет понятно, если не объяснено возникновение их

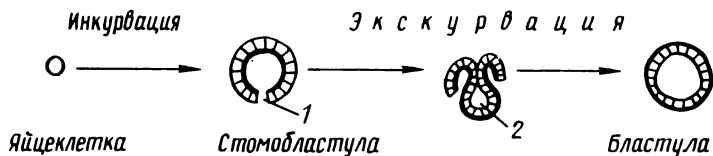


Рис. 35. Инкурвация и экскурвация. Общая схема:

1—филопор, 2—стадия выворачивания

онтогенеза. В этой связи нужно сразу подчеркнуть, что *индивидуальное развитие метазоев* нельзя сопоставлять с таковым простейших, оно *сопоставимо с формированием дочерних колоний эупротозоев*.

Формирование ряда особенностей онтогенеза (эмбриогенеза) многоклеточных можно вывести из стадий появления дочерних колоний у простейших.

1. Если на дне дочерняя колония возникла как выпячивание материнской, то у плавающей в силу гидродинамических условий процесс должен идти как впячивание. Возможность перехода к самостоятельному существованию (плаванию) дочерней колонии — шарика — определена минимумом клеток, из которых он может быть сложен, но не размерами этих клеток. Находящаяся внутри материнской колонии дочерняя не способна питаться самостоятельно, и ее снабжают пищей клетки материнской. Укоротить период роста новых колоний и ускорить их переход к самостоятельному существованию (питанию) может быстрое деление их клеток, не сопровождаемое дорастанием к следующему делению. У плавающих шарообразных колоний с развивающимися внутри них дочерними шарами (например, у вольвокса) наблюдается замена монотомии другим вариантом клеточного деления — палинтомией, которая не связана с ростом дочерних клеток и сопровождается их измельчением. Точно так же дробится яйцеклетка многоклеточных. *Дробление, т. е. палинтомическое деление, яйцеклеток метазоев — наследие, полученное от их колониальных предков, формировавших путем палинтомии дочерние колонии.*

2. Формирование дочерней колонии впячиванием приводит к тому, что ее жгутики располагаются на внутренней поверхности шара. Чтобы перейти к плаванию, необходимо вывернуть его через отверстие, соединяющее дочерний индивид с материнским. Для первичного впячивания применяется термин «инкурвация», а для обратного процесса — «экскурвация». Эти процессы наблюдаются у вольвокса, а также у некоторых примитивных многоклеточных, например особенно отчетливо у известковых губок (рис. 35); у высших животных эти процессы уже отсутствуют (эмбриональное развитие избавляется от них). Тем не менее *инкурвация и экскурвация*

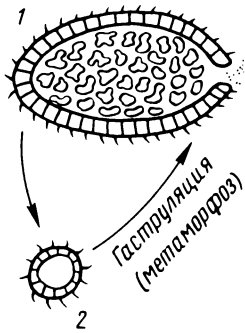


Рис. 36. Первичный жизненный цикл многоклеточных животных:

1—половозрелое (двуслойное) состояние особи, 2—бластулообразная (однослойная) личинка

полого шара, самая примитивная форма молодой многоклеточной особи — бластулообразная личинка.

4. Развитым способом образования и дочерних колоний (на дне и в пелагиали), и зародышей многоклеточных животных нужно считать не впячивание поверхности, а развитие из одной клетки. Она может быть специально подготовленной для этого, в частности увеличена в размере. Такая клетка может возникнуть как вегетативная и как половая, но последующее морфологическое преобразование их изначально сходно. Отсюда отмечаемое эмбриологами (Б.П. Токин) сходство двух морфогенезов: почки и эмбриона. Это позволяет выделять две формы эмбриогенеза: соматическую и половую.

Первичный жизненный цикл многоклеточных (рис. 36) складывается двуслойным разножающим организм и однослойной бластулообразной личинкой. У свободноживущей личинки формируется второй слой, т. е. происходит гастрюляция, что означает развитие с метаморфозом, или превращением. Сходство в развитии дочерней колонии и эмбриона многоклеточных прослеживается до стадии шара из одного слоя клеток — бластулы. С гастрюляции начинается надстраивание развития стадиями, свойственными только метазоям, так как колониальным предкам двуслойность не свойственна.

Возвращаясь к систематизации концепций происхождения многоклеточных, следует выделить среди них две, различающиеся представлением о механизме перехода к двуслойности. Названия им дали термины, введенные авторами для обозначения первичной формы многоклеточных животных:

1) концепция «гастреи» связывает появление второго (внутреннего) слоя с впячиванием одной половины полого шара в другую, в результате чего сразу появляются эктодерма снаружи, энтодерма

— черты, унаследованные в онтогенезе многоклеточных от колониальных предков.

3. Онтогенез многоклеточных делится на эмбриогенез и постэмбриональное развитие, разграниченные моментом рождения, т. е. перехода новой особи самостоятельной жизни (питанию, движению). Этому моменту соответствует завершение экскурсии дочерней колонии отделением ее от материнской. Молодая колония начинает самостоятельное существование в виде

под ней и гастральная полость в центре; разработавший этот вариант колониального происхождения многоклеточных Э. Геккель считал, что первичным способом перехода к двухслойности (гаструляции) была широко распространенная у современных животных инвагинация;

2) концепция «фагоцителлы» описывает появление второго слоя как уход части поверхностных клеток внутрь шара для переваривания пищи; предложивший концепцию И.И. Мечников исследовал разные способы гаструляции и полагал, что среди них наиболее примитивна иммиграция — вселение клеток, вырывающихся из поверхностного слоя бластулы, в ее полость.

Возникновение исходного типа фагоцителлы. Организм, выводимый из полиморфной колонии, — *фагоцителла*. Поскольку ее строение не вполне соответствует описанию Мечникова, прежде всего нужно обосновать правомерность использования его термина (и понятия) для нашей формы. Основными признаками фагоцителлы, согласно ее автору, должны считаться:

1) двухслойное строение, при котором у первых многоклеточных имеется два основных типа тканей: на поверхности тела — *эпителий*, под ним — *паренхима*;

2) двигательная функция наружного слоя, которая и даст ему название — *кинобласт*;

3) пищеварительная функция внутреннего слоя при исключительно внутриклеточном переваривании, что и отражено в названии пласта — *фагоцитобласт*.

У мечниковской фагоцителлы нет бластопора, а следовательно, и интеграционного механизма, что делает весьма проблематичным признание ее особью, а не плавающей колонией простейших. А.В. Иванов в своей монографии «Происхождение многоклеточных животных» (1968) обсудил проблему захвата пищи фагоцителлой при ее направленном движении, показал необходимость прорыва кинобласта на заднем полюсе и назвал такую модификацию поздней фагоцителлой, противопоставив ее ранней, т. е. собственно мечниковской.

Тем самым понятие «фагоцителла» было использовано для того, чтобы описать *исходное многообразие протометазоев*. Представление о нем далее будет развито. Сейчас же определим фагоцителлу как такое многообразие: *фагоцителла — двухслойное многоклеточное животное, основные функции которого осуществляются, как у простейших: пищеварение — внутриклеточное, движение — мерцательное*.

Происхождение многоклеточных И.И. Мечников, а за ним и А.В. Иванов считали процессом, от начала и до конца протекавшим в пелагиали. Представление о формировании полиморфной колонии на дне, переходе ее в толщу воды и преобразовании в плавающем состоянии в протометазоя дополняет обсуждение такими моментами:

1) *уровневый переход использует механизм двойного агрегирования*: в полиморфной колонии складывается мозаичная структура, когда пищевые циклы замыкаются в группах клеток, границы между которыми подвижны, а число неопределенно и меняется; плавающего протометазойного организма эту структуру сменяет двуслойное строение, когда пищевой цикл становится единым для особи, обеспечивая ее целостность;

2) *распределение клеток по двум слоям предопределено функцией и строением*: все жгутиковые двигательные клетки смыкаются в эпителизирующийся кинобласт, все амебоидные, заглатывающие и переваривающие клетки, складывают фагоцитобласт паренхиме;

3) *в области отрыва дочерней колонии от донной материнской может сразу же возникнуть лишенный эпителия участок — бластопор*; уплывание открывающегося шара верхним концом вперед определяет его место на заднем полюсе;

4) *распределение функций между двумя типами клеток прикрепленной колонии существенно иное, чем распределение функций между двумя типами тканей у протометазоя*; между особями колонии разделены функции захвата пищи и пищеварения, тогда как между слоями многоклеточной особи — функции движения и питания;

5) *интеграция клеток в совокупный организм обеспечена только локомоцией*, переход к неподвижности децентрализует его состояние колонии.

Описанный первый многоклеточный организм (поздний фагоцителла, по А.В. Иванову) дает начало ряду фагоцителл. Эту последовательность морфофункциональных типов животных, сохраняющих двуслойность, внутриклеточное пищеварение и мерцательное движение в толще воды.

Переход ко второму типу фагоцителлы (рис. 37). При сохранении внутриклеточного пищеварения интенсификация питания обеспечивается увеличением поверхности, на которой клетки могут заглатывать пищевые частицы. Поскольку увеличение площади тела, лишенного жгутикового эпителия, приведет к ухудшению гидродинамических свойств пловца, решение состоит в формировании на заднем полюсе впячивания, замкнутой полости, чем открывается доступ к наибольшему числу клеток. Пока стенка полости выполнена амебоидными клетками, она подвижна. Фиксировать объем полости могут только эпителиальные клетки. *Эпителизация части фагоцитобласти* меняет способ захвата пищи: жгутиковые клетки кинобласта создают облачко пищи у бластопора; эпителий фагоцитобласти, восстанавливающий жгутики, втягивает пищевые частицы в полость, где они захватываются либо его клетками, либо амебоидными, раздвигающимися их; можно предполагать и появление здесь воротничков клеток.



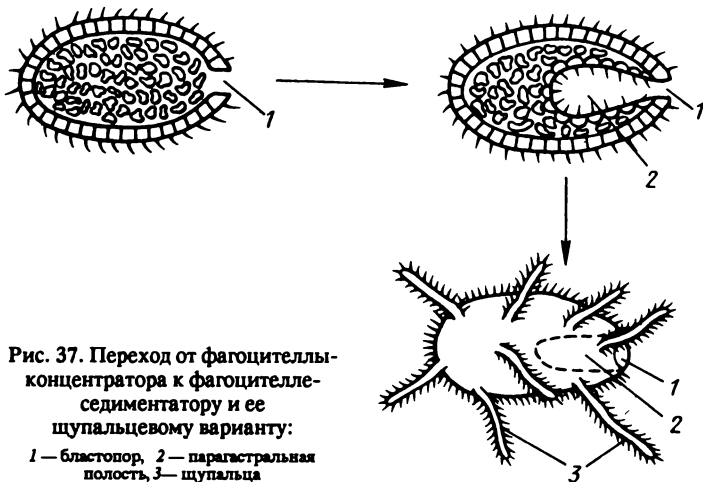


Рис. 37. Переход от фагоцителлы-концентратора к фагоцителле-седиментатору и ее щупальцевому варианту:  
1 — бластопор, 2 — парагастральная полость, 3 — щупальца

Фагоцителлу 1 сменяет фагоцителла 2. Ее отличительная черта — *парагастральная полость*, открывающаяся за бластопором. Она замкнута, обеспечивает питание, но не пищеварение (у фагоцителлы оно, по определению, внутриклеточное), а более интенсивный захват пищи.

Интенсификация заглатывания пищевых частиц стимулирует их сбор в больших количествах. Усилить приток пищи могут выросты киобласта, которые, расходясь по радиальным направлениям от тела, увеличивают объем облавливаемой толщи воды. Постепенное удлинение таких выростов может сформировать достаточно развитые *щупальцы*, мерцательный эпителий которых гонит пищевые частицы, а исходно присущая клеткам сократимость, растущая по мере вытягивания щупалец, в конечном счете способна обеспечить их *защитно-сократительное движение*.

Таким образом, в границах организации фагоцителлы 2 многообразии протометазоев начинают пополнять щупальцевые формы.

Переход к третьему типу фагоцителлы (рис. 38). При увеличении объема парагастральной полости наиболее вероятно формирование карманообразных впячиваний. Между ними сохраняются участки паренхимы, клетки которой необходимы для выполнения многообразных функций: пищеварительной (хотя бы частично), опорной, выделительной и др. В итоге центробежного роста карманов они могут достичь эпителия и прорваться наружу парами. Строение особи

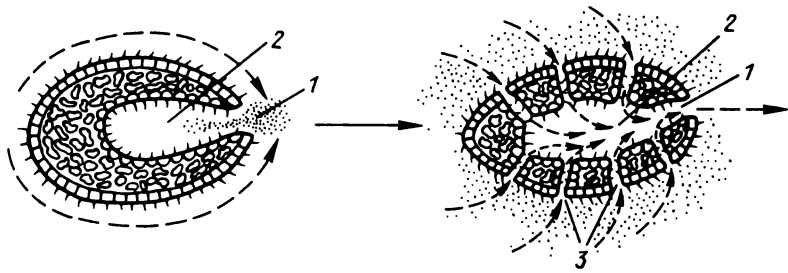


Рис. 38. Переход от фагоцителлы-седиментатора к фагоцителле-фильтратору:

1— бластопор, 2— парагастральная полость, 3— поры и каналы

резко изменяют каналы и поры парагастральной полости. Принципиально по-новому организуется захват пищи. Ток воды входит в парагастральную полость через поры и выбрасывается через бластопор. Этим обеспечивается, во-первых, надежная работа пищедобывающего аппарата по принципу фильтра, а во-вторых, подключение к локомоции жгутикового эпителия фагоцитобласта: струя воды из бластопора сливается с током воды, обтекающей тело при движении животного. Вылавливание пищевых частиц на протоке обеспечивают *воротничковые клетки* эпителизованного фагоцитобласта.

Фагоцителлу 2 сменяет фагоцителла 3.

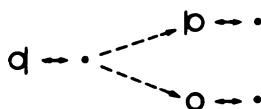
Ею формирование ряда фагоцителл завершается, поскольку оказываются исчерпанными все способы питания микрофага в пелагиали. Типы фагоцителл характеризуются способами питания — так:

- фагоцителла 1 — *микрофаг-концентратор*, сгущающий пищу в точке ее захвата;
- фагоцителла 2 — *микрофаг-седиментатор*, осаждающий пищу в замкнутую парагастральную полость; возможен *щупальцевый вариант*;
- фагоцителла 3 — *микрофаг-фильтратор*, прогоняющий ток воды с пищевыми частицами через сквозную парагастральную полость и задерживающий их на фильтрах-воротничках жгутиковых клеток (важно заметить, что фильтрация осуществляется совокупностью его воротничковых клеток).

Щупальца фагоцителлы 2 позволяют ей питаться в неподвижном, флотирующем, состоянии. Фагоцителла 1 собирает пищу у заднего конца тела. Фагоцителла 3 не использует бластопор как место втягивания пищевых частиц, собирая их по ходу движения. Три

варианта графически описываются тремя уже известными нам пищевыми отношениями.

*Исходное многообразие протометазойных форм*, сведенное к пищевым отношениям, повторяет то, что уже было записано для эупротозоев и метапротозоев:



где **a** — фагоцителла 1, фагоцителла 2 (бесщупальцевая); **o** — фагоцителла 2 (щупальцевая); **ю** — фагоцителла 3.

Поэтапное усложнение строения в ряду фагоцителл готовит почву для появления у многоклеточных разных интеграционных механизмов:

*централизованной локомоцией захват пищи* обеспечивает еще слабую целостность фагоцителлы 1, ее морфологический знак — бластопор;

появляющаяся *замкнутая парагастральная полость* при выделении в нее ферментов, оставаясь морфологически прежней, функционально может стать гастральной, и тогда *полостное пищеварение* станет вторым механизмом интеграции особи;

прободение ветвящейся парагастральной полостью стенки не только меняет способ захвата пищи; возникающая *система каналов* может в дальнейшем (при полостном пищеварении) обеспечивать *распределение переваренной пищи* и заработать как третий, завершающий механизм интеграции метазоона.

Таким образом, намечается некоторое соответствие трех типов фагоцителл трем фазам пищевого цикла эуметазоев (захвату пищи, пищеварению, распределению пищи) при формировании исходного многообразия протометазоев.

## 2. Пелагические типы организации протометазоев

На всех трех рассмотренных уровнях организации животных — эупротозойном, метапротозойном и протометазойном — их исходное (и по типам пищевых отношения повторяющееся) многообразие складывается в толще воды.

Та форма этого многообразия, на основе которой оно и создается, т. е.

**ю** ← • — плавающий микрофаг, захватывающий пищу в передней части тела,

сохраняется и в современном состоянии животного мира. С типов организации плавающих микрофагов — жгутиконосца и инфузории — начиналось обсуждение не только исходного многообразия эупротозоев и метапротозоев, но и обзор выводимых из него форм.

На протометазойном уровне складывается иная ситуация: в современной фауне ни одна из форм исходного многообразия не сохранилась. Первая из них существенно отличается от таковых предыдущих уровней:

○ ← • — плавающий микрофаг, заглатывающий пищу на заднем полюсе тела.

Такое пищевое отношение неустойчиво, но обладает немалыми потенциями порождения новых форм: оно исчезает не потому, что вымирают его носители, а потому, что они изменяют ему (его) и тем сохраняются.

Первичная «популяция» протометазоев потенциально заряжена таким спектром осуществимых типов животной организации, что целиком растворяется в них в ходе развертывания многообразия.

При этом формирующиеся ветви независимо друг от друга выходят на следующий, эуметазойный, уровень животной жизни.

Пелагические типы организации протометазоев исчезли, но существовали на каком-то, по-видимому весьма раннем, этапе развития животного мира.

На дне одна группа протометазоев существует и ныне.

### 3. Тип организации прикрепленных фильтраторов.

#### Губки

Интеграцию совокупности клеток в организм III порядка обеспечивает фагоцителле 1 локомоция. Остановка в толще воды или опускание на дно разрушает интеграционный механизм, децентрализует питание и возвращает едва оформившуюся многоклеточную особь в состояние колонии.

У фагоцителлы 2 появляется парагастральная полость со жгутиками, однако подгон пищи осуществляется по-прежнему киобластом. И в этом случае сохранить организменную целостность при оседании на дно маловероятно.

Достаточно совершенный пищедобывающий аппарат — парагастральная полость с каналами и порами — возникает у фагоцителлы 3. Подгонять пищу он может без помощи жгутиков киобласта, т. е. при отказе от локомоции. Такой отказ приведет к опусканию на субстрат, прикреплению к нему и ряду преобразований в связи с новым образом жизни. Целостность организма сохранится. Таким образом,

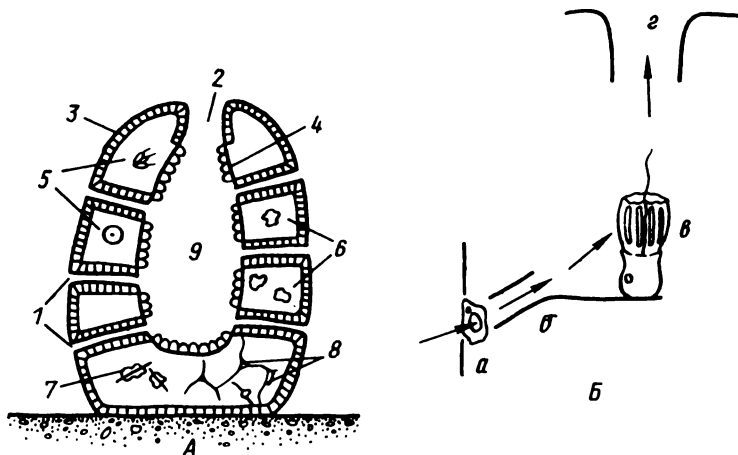


Рис. 39. Организация губок как прикрепленных протометазоев:

А — схема строения: 1 — поры, которыми начинаются каналы, 2 — устье, 3 — наружный эпителий из плоских клеток — пинакоцитов, 4 — внутренний эпителий из воротничковых клеток — хоаноцитов, 5 — гаметы (яйцеклетка и сперматозоиды), 6 — амебоидные клетки в мезоглее, 7 — склеробласты, образующие скелетные элементы — спикулы, или склеры, 8 — колленциты в мезоглее — звездчатые клетки, выделяющие ее вещество, 9 — парагастральная полость;

Б — фильтрационный аппарат: а — пороцит — клетка, которая имеет замыкающееся отверстие и ведет в систему каналов (б), б — хоаноцит, задерживающий на воротничке пищевые частицы, в — устье, выводящее воду из парагастральной полости

можно представить превращение наиболее сложной фагоцителлы в самый примитивный вариант ныне живущих многоклеточных. На дне формируется единственный тип организации современных протометазоев — губки.

Общая характеристика губок (рис. 39):

1) *опорная функция*, которую у пелагического предка выполняла мезоглея (межклеточное вещество, раздвигающее наружный и внутренний клеточные слои и содержащее рассеянные в нем преимущественно амебоидные клетки), усилена формирующимся в мезоглее минеральным или (и) органическим (из спонгина) скелетом; его выделяют специализированные клетки — склеробласты (внутри которых образуются известковые или кремниевые спикулы) и спонгиобласты (между которыми возникают ветвящиеся нити спонгина); вещество мезоглеи продуцируют его звездчатые клетки — колленциты; скелет обеспечивает подъем микрофага над субстратом и придает ему форму;

2) *захват пищи* обслуживает двухуровневый фильтрационный механизм: многоклеточные поры, начинающие каналы, по которым вода несет пищевые частицы к воротничковым клеткам, объединяются в сортирующий фильтрационный аппарат, задерживающий круп-

норазмерные частицы; щели воротничка жгутиковых клеток формируют *осаждающий фильтрационный аппарат*, с которого эти или амебодные клетки собирают и заглатывают пищевые частицы; фильтрация идет на уровне организма в целом и его клеток; поры, каналы, парагастральная полость и оскулюм (устье), выводящий на нее воду, служат путями ее движения, а жгутики обеспечивают ток воды; жгутиковые клетки выстилают либо парагастральную полость, либо отчлененные от нее карманы и камеры; в последнем случае эпителий парагастральной полости образуют плоские пинакоциты, у всех губок составляющие наружный покров тела;

3) *пищеварение* может идти в хоаноцитах (воротничковых клетках) и в амебоцитах;

4) *распределение пищи* не сопряжено с формированием специального аппарата;

5) *бесполое размножение* идет как путем распада особи на более или менее структурно оформленные группы амебодных клеток, так и *почкованием*, в результате которого нередко возникают колонии.

Весьма обособленное положение губок среди ныне существующих животных связано с тем, что другие протометазои исчезли с лица Земли. В ряду фагоцителл степень оригинальности их типа организации существенно снижается.

#### 4. Многообразие протометазоев как четырехчленный ряд многоклеточных животных с внутриклеточным пищеварением

На двух предыдущих уровнях многообразие строилось как ветвление. Точками расхождения направлений развития оказывались моменты, когда от микрофагов отделялись хищники, от подвижных (плавающих) форм — неподвижные (флотирующие, прикрепленные). У эупротозоев резкая грань разделила плавающих и ползающих.

Внутриклеточное пищеварение не позволяет протометазоам становиться хищниками. Переход к неподвижности способен отбросить их к состоянию колонии. Была намечена лишь одна точка ветвления — расхождение бесщупальцевых и щупальцевых форм у фагоцителлы 2. Если же не придавать ему особого значения, то структуру многообразия протометазоев можно представить в виде ряда, показав его границы и возможности их перехода (рис. 40).

Переход с протометазойного уровня на эупротозойный означает как формирование гамет, так и возвращение к состоянию колонии, а на эуметазойный — параллельное возникновение разных типов эуметазойной организации.

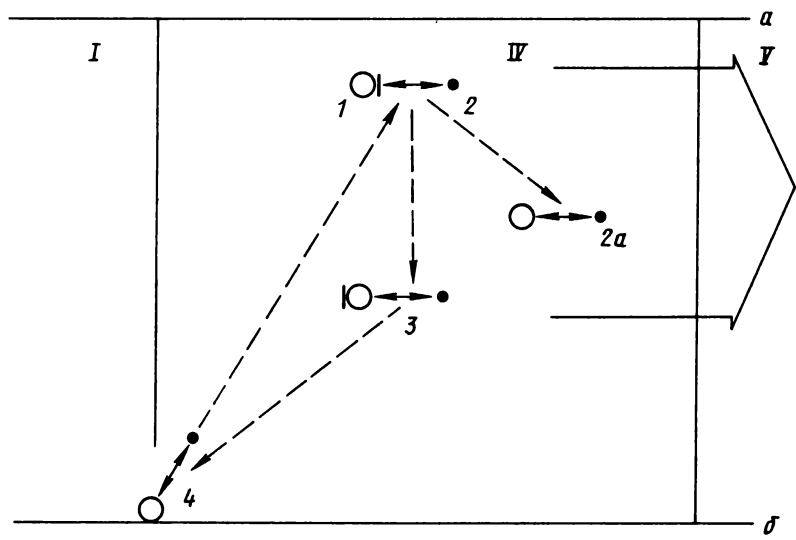
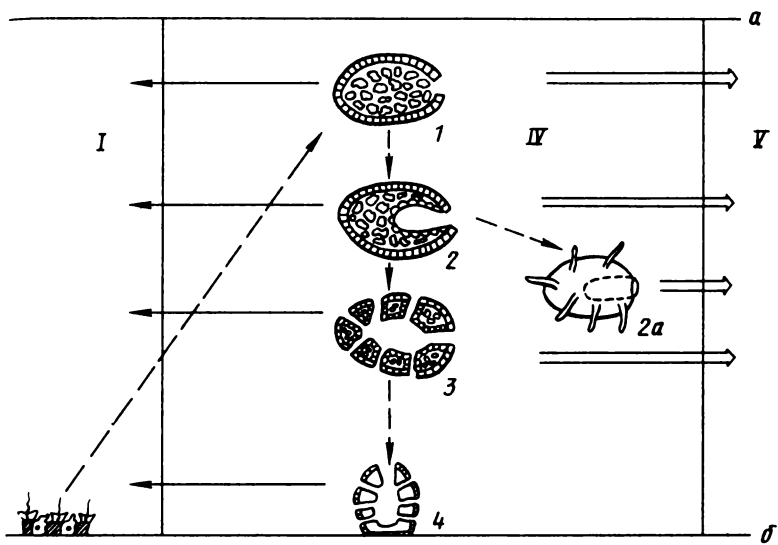


Рис. 40. Многообразие протометазойных форм:

*A* — на морфологическом уровне: 1 — фагоцителла-концентратор, 2 — фагоцителла-седиментатор, 2*a* — ее пальцевый вариант, 3 — фагоцителла-фильтратор, 4 — губка;  
*B* — на уровне пищевого отношения; 1 — зоопротозои, IV — протометазои, V — эуметазои; *a* — поверхностная пленка, *б* — дно

## Г Л А В А V

### ЭУМЕТАЗОЙНЫЕ ФОРМЫ ЗЕМЛИ

Показанная на последней схеме многократность выхода на уровень эуметазоев отнюдь не означает, что для них нет исходного многообразия. Оно «популяция» фагоцителл.

#### 1. Пелагические протометазойные формы как исходное многообразие эуметазоев

Исходное многообразие эуметазоев лежит за рамками их организации. Она формируется как сумма ветвей, независимо друг от друга останавливающихся в росте у границы своего уровня.

Уровневый переход, означающий также, что организм перестает быть фагоцителлой, возможен в трех вариантах:

- 1) смена внутриклеточного пищеварения на внеклеточное;
- 2) отказ от движения в толще воды при помощи мерцательного эпителия;
- 3) согласованное снятие протозойных характеристик питания (пищеварения) и движения (локомоции).

Преобразование обоих учитываемых признаков возможно двумя способами. Потеря мерцательного движения означает либо формирование нового двигательного аппарата, либо неподвижность. Внутриклеточное пищеварение меняется на полостное или наружное.

В последнем случае не исключен возврат к доживотному коллективному пищеварению, т. е. редукция заключительной фазы пищевого цикла.

#### 2. Эуметазойный тип организации с редуцированной фазой внутреннего (индивидуального) пищеварения в пищевом цикле. Трихоплакс

До сих пор не обсуждалась возможность питания частицами, прикрепленными к субстрату. Вероятно, амeba способна их переваривать, накрывая телом и помещая в полузакрытую вакуоль (пищевую чашечку), одной из стенок которой будет поверхность субстрата. Такая форма пищевого поведения не изменит морфологии амeboидного организма.

Серьезной морфофункциональной перестройке при рассмотренном способе питания подвергнется многоклеточный организм. А перейти к нему можно уже на уровне фагоцителлы. Необходимыми станут следующие преобразования:



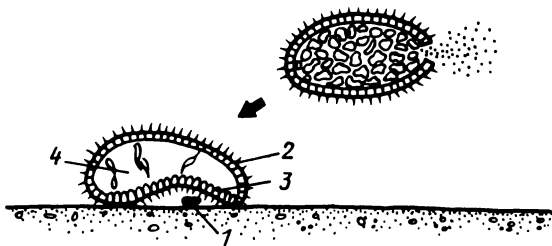


Рис. 41. Формирование организации пластинчатых (трихоплакса):

1— пищевая частица, 2— дорсальный эпителий, 3— вентральный эпителий, выделяющий пищеварительные ферменты на пищевую частицу, 4— полость тела (жидкая внутренняя среда)

1) подразделение эпителия на два типа: нижний, выделяющий ферменты и всасывающий переваренные продукты (пищеварительный), и верхний (защитный);

2) редукция амебоидных клеток паренхимы, утрачивающих функцию пищеварения;

3) появление на их месте — между верхним и нижним эпителиями — полости, заполненной жидкостью, которая может взять на себя распределительную трофическую функцию;

4) сочетание прижимания к субстрату с движением вдоль него для получения новых порций пищи (рис. 41).

Все эти черты характеризуют пластинчатые животные, единственным достоверно известным представителем которых остается пока *Trichoplax* (рис. 42), внешне весьма напоминающий ползущую по субстрату амёбу.

Переход от внутриклеточного к наружному пищеварению (вероятный, может быть, в наибольшей степени на уровне фагоцителлы 1) сразу же порождает тенденцию к отказу от его индивидуального характера. Однако если коллективное пищеварение амебоидных выглядело как слияние нескольких особей, то у метазоев клеточные границы сохраняются.

Трихоплаксы, питаясь налетом одноклеточных водорослей на стекле аквариума, смыкаются и образуют линию медленно ползущего вперед фронта. Особи приподнимают и прижимают друг к другу края плоского тела (рис. 42). Такое поведение позволяет создать общее пространство, где смешиваются ферменты, выделенные разными организмами, — некую межорганизменную пищеварительную полость.

Коллективное пищеварение возвращает к питанию гетеротрофного растительного типа.

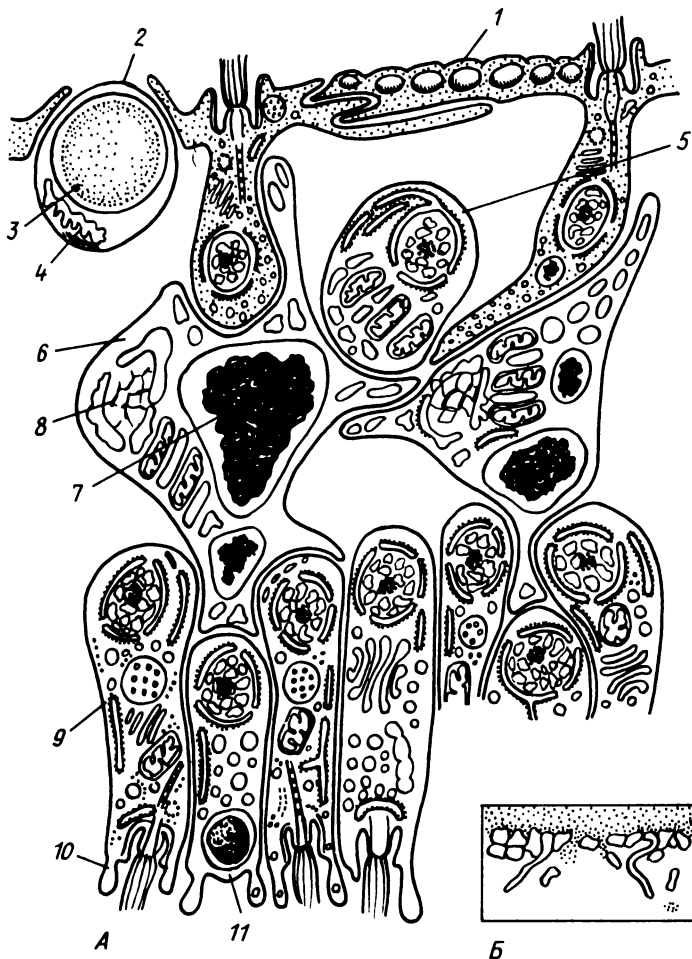


Рис. 42. Трихоплакс. А — схема строения, поперечный срез (из Д.Л. Иванова, В.В. Малахова и др.); Б — популяция трихоплакса в фазе смыкания особей (из И.Л. Окштейна):

Дорсальный слой клеток: 1— клетка плоского жгутикового погруженного эпителия, 2— клетка с «блестящим шаром» — крупной вакуолью с осмофильным веществом (3), возможно защитного действия, и деградирующим ядром (4);

Клетки полости тела: 5— клетка с митохондриальным комплексом, 6— клетка с «бурым телом» (7) и деградирующим ядром (8);

Вентральный слой клеток: 9— колбовидная жгутиковая клетка с микровиллиями (10), 11— железистая клетка

### 3. Ветви развития зуметазоев, сохраняющих полный пищевой цикл

Морфофизиологический прогресс животных, анимализация, стремящаяся к своему пределу, возможны лишь на основе полного пищевого цикла. Наружное пищеварение отнюдь не обязательно приводит к утрате его индивидуальности. В полной мере, в частности индивидуально, переваривает пищу паук, вводя лизирующие ферменты в тело спеленутой паутиной мухи. В этом и подобных случаях пищеварительная полость вынесена за границы питающегося организма, но, чтобы прийти к такому ее варианту, предварительно должна появиться внутренняя *гастральная полость*, или *кишечник*.

Возникновение этого органа означает появление зуметазойной организации в той форме, которая обеспечивает прогресс в анимализации. Возможность его конструирования преобразованием всех трех типов фагоцителлы ведет к тому, что завершающий уровень организации в животном мире образуют независимо достигающие его ветви развития. Некоторые из них остаются компактными и вполне единообразными как типы организации, другие разветвляются в многообразие, в котором составляющие его формы столь резко отличаются планами строения, что каждая из них может быть сопоставлена с целой ветвью развития. Чтобы обозначить все эти моменты, основные направления в формировании многообразия зуметазоев удачнее характеризовать именно как *ветви развития кишечных животных*.

### 4. Паренхиматозные черви как единственный вариант преобразования фагоцителлы — концентратора пищи

Один из путей перехода к внутреннему пищеварению — захват крупной пищи, которую нельзя поместить в клетке, в пищеварительной вакуоли, т. е. *макрофагия*.

Становлению макрофагии в строении фагоцителлы I может способствовать *бластопор* — готовое отверстие для проведения крупных пищевых тел в пищеварительную паренхиму. Однако у микрофага нет механизма для захвата таких тел. В толще воды невозможно представить и способ его формирования.

Крупные пищевые частицы опускаются из пелагиали на дно. Если фагоцителла будет двигаться вслед за ними и накроет пищу на твердом субстрате не своей эпителизированной поверхностью (так может начаться путь к трихоплаксу), а в области бластопора, контактируя с амeboидными клетками паренхимы, то появляется шанс на проталкивание частицы в пространство между ними. Сократимые и подвижные — раздвигающиеся — клетки могут образовать межклеточную полость в паренхиме для заглатываемой

организмом пищи. Выделение в нее пищеварительных ферментов — примитивный вариант внутреннего пищеварения: кишечника как такового еще нет, но уже появляется рот.

С развитием сократимых элементов в области рта возникает и новый механизм захвата пищи — *мускулистая глотка*.

Следующим этапом станет эпителизация полости пищеварения, в результате чего образуется сначала временный (на период переваривания), а затем и постоянный *замкнутый кишечник*.

Таким образом складывается пищеварительная система макрофага (хищника), захватывающего пищу (добычу) на дне.

Формирующаяся глотка нуждается в помощи для успешного захвата пищи. Способствовать ему может сокращение всего тела в момент заглатывания. В этой связи сократимые элементы должны получить развитие не только в области ротового отверстия, но в какой-то менее выраженной и концентрированной форме под всей поверхностью тела. У животного начинает развиваться общая организму *мышечная система с хватательно-глотательной функцией*. Именно ее как первичную для мускулатуры называет В.Н. Беклемишев. На этом этапе продолжает действовать мерцательный покров как локомоторный аппарат.

При увеличении размеров тела биение жгутиков и сменяющих их ресничек эпителия уже не способно перемещать тело, оно может лишь гнать воду вдоль него. Животному грозит утрата подвижности и гибель, если к этому времени мерцательная локомоция не будет заменена другой. Такую замену может подготовить развитая хватательно-глотательная мускулатура, точнее — ее соматический отдел. Принимая на себя локомоторную функцию, соматическая мускулатура оказывается тесно связанной с покровами, в результате чего появляется *кожно-мышечный мешок*.

Таким образом, движение в полном объекте — как захват пищи и локомоция — передается мерцательным эпителием мускулатуре.

Опорным аппаратом ползущему по дну животному не может служить ни мезоглея, ни формируемый в ней и ею жесткий скелет. Между двумя эпителиями — кожным и кишечным — в качестве опорной ткани складывается достаточно плотная масса клеток — *паренхима*.

В итоге фагоцителла I исчезает, а на дне появляется ее потомок — паренхиматозный червь (рис. 43), которого характеризуют:

1) кожно-мышечный мешок в сочетании с паренхимой как опорно-двигательный аппарат;

2) мускулистая глотка как аппарат захвата пищи;

3) внеклеточное внутреннее пищеварение, формирующее в конце концов постоянно эпителизованный кишечник.

В аспекте жизненной формы паренхиматозный червь возникает как *ползающий макрофаг (хищник)*.

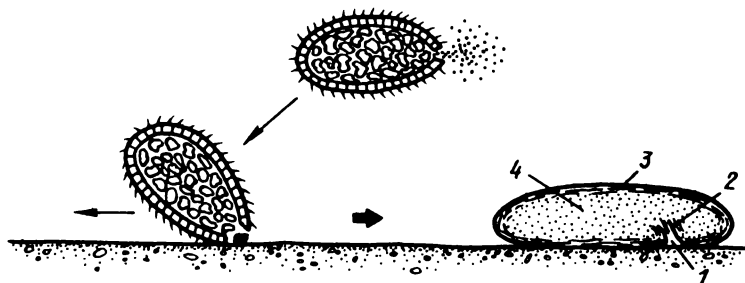


Рис. 43. Формирование организации паренхиматозных червей:  
1 — рот, 2 — мускулистая глотка, 3 — кожно-мышечный мешок, 4 — паренхима

Повышение уровня организации в этой ветви развития приводит к смене плана строения плоских червей на существенно иной — немертин.

#### Отличительные черты плоских червей:

1) местом переваривания пищи служат *пищеварительная паренхима* и временно или постоянно эпителизированная, но *замкнутая кишка*;

2) специальная распределительная система отсутствует, но у рупных форм недостаточность передачи переваренной в кишечнике пищи от клетки к клетке компенсирует *ветвление кишечника*, принимающего на себя дополнительную трофическую распределительную функцию.

Резкое изменение (повышение) организации вызывает появление анального отверстия и сквозной кишки. У плоских червей кишка может быть связана с внешней средой, кроме рта, порами. Однако они не используются для освобождения от непереваренных остатков и функционально пищеварительная система остается замкнутой. Анус появляется независимо от бластопора (но, возможно, путем разработки одной из пор). Движение пищевого комка в кишке приобретает однонаправленный (а не возвратный, как в замкнутой гастральной полости) характер. Появляется возможность последовательно обрабатывать пищу разными ферментами, менять по мере ее переваривания pH среды.

Если в замкнутой кишке возможно только частично полостное пищеварение, обязательно дополняемое внутриклеточным, то *сквозной кишечник* обеспечивает *полностью полостное пищеварение*. В последнем случае ветвление пищеварительной системы как способ транспортировки переваренного пищевого материала клеткам тела исключается. Распределительная функция должна отыскать новый механизм.

В паренхиме плоских червей имеются пространства, заполненные межклеточной жидкостью. Такие *лакуны*, объединяясь в единую

систему, образуют замкнутую *сеть сосудов*. Жидкость, циркулирующая в ней, — кровь, а совокупность сосудов — *кровеносная система*. Появляется еще один интеграционный механизм метазоона.

В ветви паренхиматозных червей можно проследить, как нарастает интеграция обменных процессов у многоклеточных, в основе которых лежит *питание*. Первым появляется общий для всего организма *пищедобывающий аппарат* — снабженная мускулатурой глотка, затем единая для него *пищеварительная система* и, наконец, окончательно объединяющая обменные процессы *трофическая распределительная система* — замкнутая сеть кровеносных сосудов. Впоследствии она может расширить свои функции, обеспечивая газообмен, вынос продуктов диссимиляции (выделение) и другие аспекты жизнедеятельности, но исходна связь распределения с питанием, появление его в виде заключительной фазы пищевого цикла.

Не следует забывать и вторую важную сторону интеграции метазоона. Захват пищи требует согласованной работы частей *пищедобывающего аппарата*. Как активная форма установления контакта с пищевыми телами развивается *поиск пищи*, для чего необходима *ориентация во внешней среде*. В нее же входит *получение информации* из окружающей среды, для чего необходимы *рецепторы* (органы чувств), *обработка полученной информации* и *реагирование на нее*, представляющее собой движение к пище и движение для заглатывания пищи.

В теснейшей связи с движением формируется *нервная система*. Ее первое назначение — координация работы двигательного аппарата, одновременно решающего задачи локомоции и подгона пищи. Среди эпителиальных клеток выделяются чувствительные. Своими отростками они соединяются в единое первичное нервное сплетение, или *диффузный плексус*. Очень рано должен возникнуть и его координирующий центр. Он появляется на переднем по движению, противоположном ротовому (или оральному) аборальному полюсе: вокруг первого органа чувств, которым становится *статоцист* (орган равновесия, позволяющий ориентироваться в пространстве), объединяется некоторое количество нервных клеток первичного мозга и возникает *аборальный орган*.

Нервные клетки плексуса, сближаясь, образуют *нервные стволы*. Среди них различаются продольные, идущие от аборального полюса к оральному, и соединяющие их кольцевые. Такая нервная система получила название *ортогон*.

В дальнейшем число стволов уменьшается, среди них выделяются главные — более мощные, соединяющиеся с первичным мозгом. У плоских червей лучше других развиты два нервных ствола на брюшной стороне тела. С появлением кровеносной системы сущест-

венно улучшается питание скоплений нервных клеток, компактность которых возрастает, а объем увеличивается.

Таким образом, в пределах группы паренхиматозных червей на базе организации плоских червей формируется высокоорганизованный тип животных — *немертины*.

Отличительные черты немертин:

1) *сквозная кишка*;

2) *замкнутая кровеносная система* (ее основные сосуды — спинной и два боковых);

3) значительно более развитая в сравнении с плоскими червями *нервная система*, включающая расположенный в головном отделе *мозг*, который составляют парные спинные и брюшные *ганглии*.

При всей важности различий между плоскими червями и немертинами две группы, обладая такими общими признаками, как мерцательный покров (исчезает у паразитических форм), хорошо развитая паренхима, общий план строения нервной системы, наконец, стержневая жизненная форма ползающего хищника (часть немертин вторично пелагические), составляют один ряд форм — *ветвь паренхиматозных червей*.

## 5. Кишечнополостные как первый вариант преобразования фагоцителлы-седиментатора

Для фагоцителлы 2 возможны два варианта перехода к полостному пищеварению: через макрофагию (хищничество) и микрофагию (заполнение парастральной полости множеством пищевых частиц).

Ближе уже рассмотренному первый из этих вариантов.

*Рот и замкнутый кишечник* (гастральная полость) появляется у потомка фагоцителлы-седиментатора в тот момент, когда через бластопор парастральная полость получает крупное пищевое тело, переварить которое можно только излив на него ферменты. Захват пищи — добычи — возможен в толще воды, если микрофаг обладает щупальцами, собирающими взвешенные в воде частицы.

*Щупальца хищника* должны быть уже достаточно длинными и мускулистыми. Если они развиваются от небольших выступов тела, то нужно признать и смену питания щупальцевого животного — его переход от микрофагии к макрофагии. Помогают перейти к хищничеству при относительно слабой мускулатуре специальные структуры для удержания добычи — *стрекательные клеточки*.

Таким образом, в толще воды возникает иной вариант аппарата для захвата пищи макрофагом, чем на дне, — не глотка, а щупальца. Раскинутые во все стороны, они ждут пищу со всех направлений. Переход в изотропное пространство пищевого отношения связан с остановкой, зависанием питающегося организма.

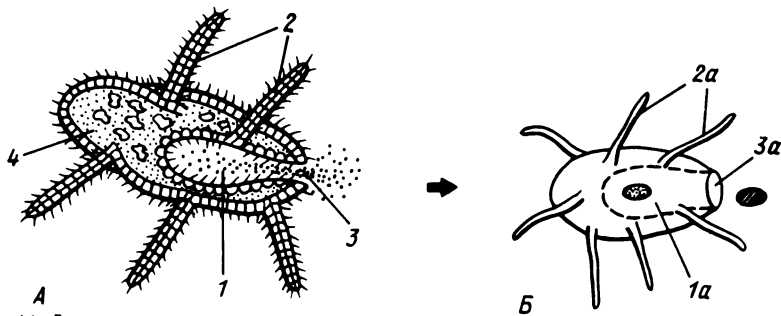


Рис. 44. Формирование организации кишечнополостных. А — фагоцителла-седиментатор со щупальцами; Б — первичнопелагическое кишечнополостное:

1 — парагастральная полость, 1а — гастральная полость (замкнутая кишка), 2 — щупальца микрофага (мерцательный пищедобывающий аппарат), 2а — щупальца хищника (мышечный пищедобывающий аппарат со стрекательными клетками), 3 — бластопор, 3а — рот, 4 — мезоглея с клеточными элементами

Так можно представить появление в пелагиали хищника с набором признаков, которым обладают *кишечнополостные* (рис. 44). Это:

- 1) хватательные щупальца, снабженные стрекательными клетками;
- 2) замкнутый кишечник;
- 3) относительно слабо развитая мускулатура, еще плохо справляющаяся с локомоторной функцией.

В аспекте жизненной формы кишечнополостное возникает как *питающийся в неподвижном состоянии хищник*.

Первичнопелагические кишечнополостные, подобно фагоцителлам, в современной фауне отсутствуют. Удержаться в толще воды относительно крупному животному при помощи мерцательного движения достаточно трудно. Флотирование вело к оседанию на дно. Опускание шло аборальным полюсом на субстрат, так что оральный полюс со ртом был обращен в толщу воды. Неподвижный донный хищник в захвате пищи ориентирован на добычу, находящуюся в воде:



В результате оседания появилась новая форма кишечнополостных — *полип* (рис. 45). Его особенностями стали:

- 1) перемещение разбросанных по телу щупалец к ротовому отверстию, вокруг которого они образуют венчик (или венчики);
- 2) исчезновение первичного мозга при оседании на аборальный полюс, что редуцирует нервную систему до диффузного плексуса;
- 3) недостаточность для донного сидячего организма мезоглея плавающего предка как опорной структуры, что приводит к появлению разных вариантов скелета с первичной опорной функцией; способной совмещаться с защитной.



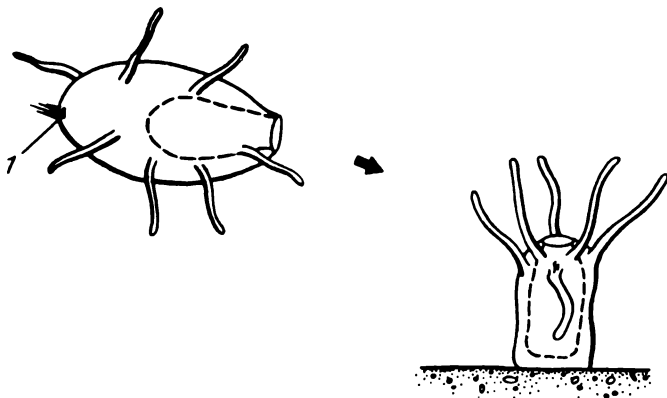


Рис. 45. Формирование полипа оседанием на дно первичнопелагической стадии в развитии кишечноротовых:

1 — аборальный орган

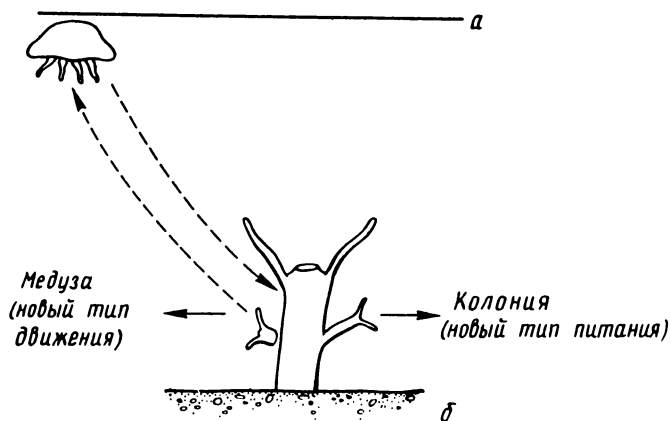


Рис. 46. Два результата бесполого размножения — почкования полипов:

при сохранении связи дочерней особи с материнской — появление колонии, при отрыве дочерней особи — возникновение расселительно-питающейся формы, в конечном счете — медузы; а — поверхностная пленка, б — дно

Донной, особенно сидячей, форме приходится решать задачу расселения. Она решается автоматически, если на дно оседает лишь взрослый организм, а личинка, обладающая мерцательным эпителием, продолжает плавать. Кроме полового размножения с расселительной личинкой полипы способны и к бесполому — почкованию. Если развившаяся почка не отделяется от материнского организма, возникает колония, если отрывается, то служит рассе-

лению, а конечным итогом ряда морфофизиологических изменений ее оказывается *медуза* (рис. 46).

Почка как расселительная стадия выполнит свою функцию, когда прикрепится к субстрату, причем на возможно большем удалении от материнского организма. Как увеличить это расстояние? Нормальное положение полипа — прикрепление подошвой к субстрату. Обычный субстрат — неподвижный, однако есть и подвижный субстрат, на который можно ориентироваться в стадии расселения, — поверхностная пленка. К ней направляется пресноводная гидра, захватив подошвой пузырек воздуха. Воздушный пузырь подошвы постоянно удерживает в воде щупальцами вниз представителей семейства плавающих актиний. Формирование в области подошвы особого газового пузыря — пневматофора — создает своеобразную группу плавающих у поверхности моря полипов — *дисконант*. Внешность некоторых из них медузообразна.

Ориентация на поверхностную пленку достаточно распространена среди полипов. А если представить их не современными, а еще формирующимися, только что осевшими из пелагиали на дно, то при обладании еще весьма развитой мезоглеей, молодые отпочковавшиеся полипы могут стать не медузообразными, а просто медузами.

*Медуза* отличается от полипа тем, что:

- 1) ориентирована ртом вниз;
- 2) имеет либо уплощенную, либо выпукло-вогнутую, но в любом случае зонтикообразную форму тела, из центра которого вниз свешивается ротовой хоботок (стебелек);
- 3) получает путем смыкания на отдельных участках первичной мешковидной гастральной полости гастроваскулярную систему, сочащую пищеварительную и распределительную функции и включающую радиальные и кольцевой каналы;
- 4) обладает более развитой, чем полип, мускулатурой и способна плавать, выбрасывая воду из-под колокола или отталкиваясь зонтиком от воды;
- 5) обладает и более развитой нервной системой, а также органами чувств (статоцистами и глазками), но тем не менее децентрализованной: орган, который заместил бы исчезнувший первичный мозг, не появляется.

Среди личинок кишечнополостных примитивны *планктотрофные*, т. е. питающиеся планктоном. *Лецитотрофные*, т. е. использующие запас питательных веществ, который получен от материнского организма, и самостоятельно не добывающие пищу, совершеннее в том отношении, что ведут себя исключительно как *расселительная стадия*.

Подобная специализация чужда медузам, в числе функций которых и расселение, и питание, и размножение, половая форма которого утрачивается полипами.

С появлением медузы возникает чередование полового и бесполого поколений, или *метагенез*. К бесполому поколению относятся личинка и возникающий из нее полип, к половому — почка на полипе и образующаяся из нее медуза. Три из названных стадий двух особей выполняют хотя бы одну из двух основных животных функций — питание и движение (перемещение в пространстве — расселение). С учетом тенденций развития распределение двух функций между тремя формами выглядит так:

Морфологические стадии	Питание	Движение (расселение)
Полип	+	
Медуза	+	+
Личинка		+

Поскольку почкование медуз на медузах встречается весьма редко, для замыкания жизненного цикла кишечнорастворимых достаточно двух форм. Возможны и обнаружены *четыре типа жизненных циклов*:

1. Первичный неметагенетический (сложившийся до возникновения медузы): полип  $\rightleftharpoons$  личинка;

2. Метагенетический:



3. Вторичные неметагенетические (возникшие путем редукции одного из поколений):

а) полип  $\rightleftharpoons$  личинка; б) медуза  $\rightleftharpoons$  личинка.

К первому типу зоологи все увереннее относят коралловых полипов, ко второму и третьему — сцифоидных и гидроидных. У пресноводных гидр личиночная стадия проходит в яйце, но в принципе это тип 3а.

Поскольку, следуя А.А. Захваткину, животных правильно сравнивать как жизненные циклы, приведенная классификация может быть положена в основу выделения типов организации среди кишечнорастворимых. Место в схеме существенно влияет на строение

взрослых (половозрелых) полипов и медуз. При совпадении цикла с онтогенезом неметагенетические полипы (коралловые) достигают наибольшей сложности строения.

## 6. Трохофорные как второй вариант преобразования фагоцителлы-седиментатора

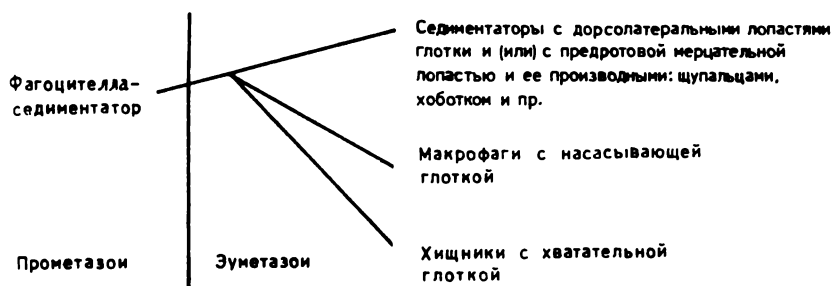
Переход к полостному пищеварению при наличии парагастральной полости может совершаться двумя путями: не только при попадании в нее крупной добычи, но и при заполнении большим числом мелких пищевых частиц. В последнем случае рациональным способом их использования становится не размещение в пищеварительных вакуолях, а выбрасывание ферментов этих вакуолей в полость для расщепления веществ всей массы этих частиц. Как способ питания сохраняется *микрофагия*.

В очень больших количествах микрофаг может собирать пищу не в толще воды, а на дне, где осаждаются и накапливаются не только крупные, но и мелкие частицы. Для их захвата фагоцителле нужно двигаться вдоль поверхности дна бластопором вниз. При открытой книзу парагастральной полости удерживать в ней частицы достаточно сложно. Несколько помогает ее заполнению движение организма. При этом возможны вытягивание тела по оси движения, сплющивание парагастральной полости с боков и превращение бластопора в щель. Вода начинает втягиваться в полость у переднего края бластопора и выбрасываться у заднего. Чтобы морфологически закрепить такое направление тока воды и одновременно обеспечить лучшее удержание частиц в полости, можно замкнуть бластопор в средней части и превратить парагастральную полость в трубку.

Чтобы перейти от трубчатой парагастральной полости к гастральной (кишке), нужно освободиться от функции прогона воды и захвата пищевых частиц. Если в пищу используются мелкие частицы, подгоняемые мерцательным эпителием, и начинает формироваться кишечник, то пищеводывающий аппарат должен либо расположиться перед ртом в виде ресничного поля, либо образовать выросты (дорсолатеральные реснично-железистые лопасти) обширной и широко открытой к субстрату глотки. В последнем случае (А.Б. Цетлин, 1992) исходная парагастральная трубка подразделяется на собирающую пищу глотку и кишку сразу возникающую как сквозная.

*Глотка*, став довольно мускулистой, способна превратиться и в *насосывательный мышечный аппарат* захвата пищи у микрофага, и в *хватательный орган* хищника.

Формирование ветви развития эуметазоев при сохранении микрофагии в дальнейшем обеспечивает большее многообразие ее форм в сравнении с ветвью, возникающей на переходе к макрофагии. Вот какой веер форм может развернуться в обсуждаемом случае:



Не исключено, что именно в этой ветви развития и достаточно близко к ее началу нужно искать корни таких групп неясного происхождения, как мшанки, плеченогие, форониды, камптозои.

В этой ветви можно рассмотреть и особый способ возникновения центральной нервной системы. В районе бластопора, вытягивающегося на формирующейся брюшной поверхности, нервные клетки сгущаются в *циркумбластопоральное нервное сплетение*. Оно и преобразуется в *брюшные нервные стволы*. Сохраняющийся *первичный мозг* вливается в *надглоточный ганглий*. А нервные тяжи, направленные от аборального полюса к оральному, редуцируясь, дают *окологлоточные комиссуры*, соединяющие надглоточный ганглий с брюшными нервными стволами. Схема этих превращений разработана В.Н. Беклемишевым (рис. 47). По-видимому, в одних группах она реализовалась отчетливее, в других — претерпела существенные модификации.

В итоге фагоцителлу 2 смена типа пищеварения при сохранении типа захвата пищи — микрофагии — преобразует в *трохофорное животное* (рис. 48), которое характеризуют:

1) сквозная кишка со ртом и анусом, формирующимися из замыкающегося в средней части бластопора;

2) пищедобывающие аппараты, происходящие либо из предротового мерцательного поля, либо представляющие собой модификации глотки;

3) многокомпонентная по происхождению центральная нервная система.

Исходная жизненная форма в этой ветви развития — *ползающий микрофаг*.

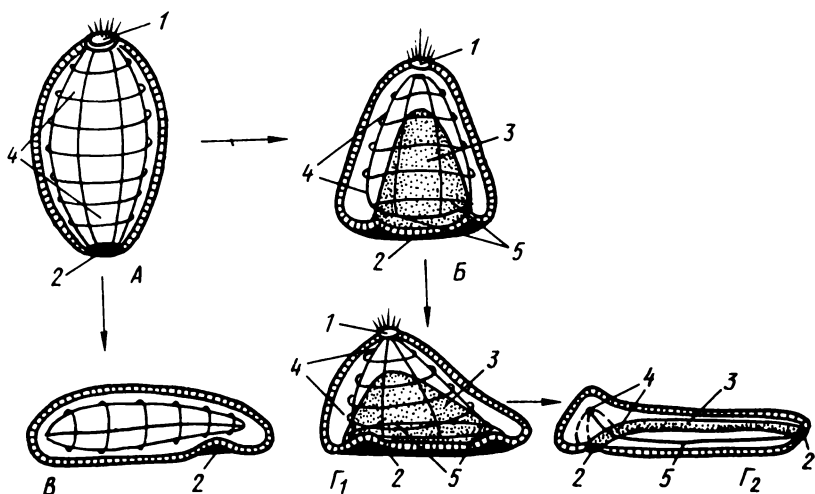


Рис. 47. Формирование центральной нервной системы у паренхиматозных червей и трохофорных (по В.Н. Беклемишеву, с изменениями). А — пелагический предок паренхиматозных червей (фагоцителла-концентратор); Б — пелагический предок трохофорных (фагоцителла-седиментатор); В — бескишечный плоский червь; Г<sub>1</sub>—Г<sub>2</sub>— этапы перехода к трохофорному животному — ползающему микрофагу (седиментатору):

1— абсорбальный орган, 2— бластопор и его производные (рот, анус), 3— парагастральная полость и ее производные (кишка), 4— нервная система ортогонального типа и производные ее меридиональных стволов (околочлочные комиссуры), 5— циркумбластопоральное нервное сплетение и его производные (брюшные нервные стволы)

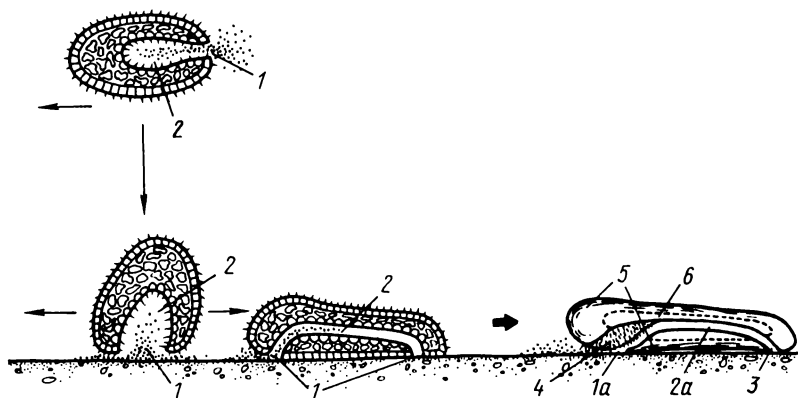


Рис. 48. Формирование организации трохофорных:

1— бластопор, 1а — рот, 2— парагастральная полость, 2а — сквозная кишка, 3— анус, 4— реснично-железистые лопасти глотки, 5— кожно-мышечный мешок, 6— полость тела (жидкая внутренняя среда)

С появлением сквозной кишки сразу же начинает формироваться *распределительная система*, транспортировку пищи от кишки к клеткам тела осуществляет *жидкая внутренняя среда*. Она же отбирает у паренхимы опорную функцию, создавая при достаточно плотных покровах *гидроскелет*. Различное сочетание основных функций внутренней жидкой среды создает разные морфологические структуры. Их основные типы:

1. *Первичная полость тела* — различного объема пространство между внутренними органами; эпителиальной выстилки нет; функции — распределительная и (когда полость достаточно обширна) опорная;

2. *Вторичная полость тела*, или целом, как правило, достаточно обширная полость, единая или разделенная на изолированные отделы и во всяком случае не сводящаяся к щелям между органами; имеет эпителиальную выстилку — *целотелий*; функции — опорная и (уступающая первой по значимости) распределительная, а также ряд дополнительных, в частности половая (гаметы, образующиеся в целотелии, попадают затем в целомическую жидкость).

Поскольку вторичная полость не лучшим образом выполняет распределительную функцию (представляя собой некий пузырь или ряд пузырьков), она обычно сочетается с распределительной первичной полостью либо чередованием эпителизованных и неэпителизованных участков некоего единого образования, либо разделяясь на две системы с двумя типами внутренней жидкости: целом (с целомической жидкостью) и кровеносную систему (с кровью). Последняя изначально лишена клеточной выстилки (стенки сосудов представляют собой уплотненное межклеточное вещество), но у высших животных она имеется — *эндотелий*.

Огромное многообразие трохофорных весьма затрудняет их общую характеристику и может составить основное содержание частной зоологии. Здесь же лишь отметим, что важнейшим моментом, обеспечившим расцвет группы, было создание принципиально нового пищедобывающего аппарата. Микрофаги-седиментаторы, подвижные и прикрепленные, составляют не столь уж заметную ее часть. Мощный взрыв формообразования начался с появления кутикулярной выстилки глотки. Первоначально весьма слабая, она развилась в такие мощные пищедобывающие структуры, как *радула* (терка) моллюсков и *челюсти* членистых животных (кольчатых червей). Особый вариант челюстей — ротовые конечности — возник у членистоногих.

Эти группы с совершенными способами питания и составили подавляющее большинство среди трохофорных.

## 7. Гребневики как первый вариант преобразования фагоцителлы-фильтратора

Для фагоцителлы 3 возможны три варианта выхода за рамки собственной организации. Один из них, сохраняя внутриклеточное пищеварение, сохраняет губок в составе протометазоев. Два других тоже уже известны — как пути перехода к полостному пищеварению: при сохранении микрофагии и при смене ее на макрофагию.

Предки трохофорных, превратив парагастральную полость в трубку, «создали себе проблему»: как снять ток воды в будущей кишке. Перед потомками фагоцителлы-фильтратора подобная задача стоит изначально и может иметь несколько иное решение.

Если фагоцителла 3 унаследует от предыдущей щупальцевой аппарат, превратив его в щупальца хищника, то местом приема добычи станет крупное отверстие — бластопор; поместится захваченная пища в центральной части парагастральной полости, поры же (во всяком случае, большую их часть) необходимо закрыть. В результате таких преобразований бластопор превратится в рот и появится не просто гастральная полость (как у первичных кишечнополостных), а *гастроваскулярная система*, изначально усложненная каналами.

В щупальцах должна быть относительно развитая *мускулатура*, а на них — *клетки для удержания добычи*.

Еще на стадии фагоцителлы-фильтратора с кинобласта была снята функция подгона пищи. Открывавшиеся на его поверхности поры должны были внести существенные коррективы в расположение и структуру мерцательного двигательного аппарата. Сохранение сплошного мерцательного покрова невозможно, замена жгутикового эпителия ресничным более чем вероятно. Локомоторная структура не должна мешать работе фильтрационного аппарата. Радикальное решение — полный отказ от мерцательного эпителия — путь к неподвижным губкам. Сохранение подвижности при резком сокращении числа работающих органов сопряжено с усилением эффективности их действия. В итоге (одно из возможных решений?) — *осуществление локомоции немногими рядами гребных пластинок*, идущих от аборального полюса к оральному. Каждая гребная пластинка состоит из склеенных ресничек, расположенных на одной линии. Этот локомоторный аппарат плавающего фильтратора продолжает работать у его потомка-хищника, препятствуя его зависанию и оседанию на дно — от повторения эволюции кишечнополостных.

Сохраняя локомоцию фагоцителлы и меняя способ питания, возникают гребневики (рис. 49). Набор их существенных особенностей таков:

1) опорно-двигательный аппарат составляют хорошо развитая *мезоглея* (поддерживающая не двигательные структуры, а тело животного в воде) и *ряды гребных пластинок*;



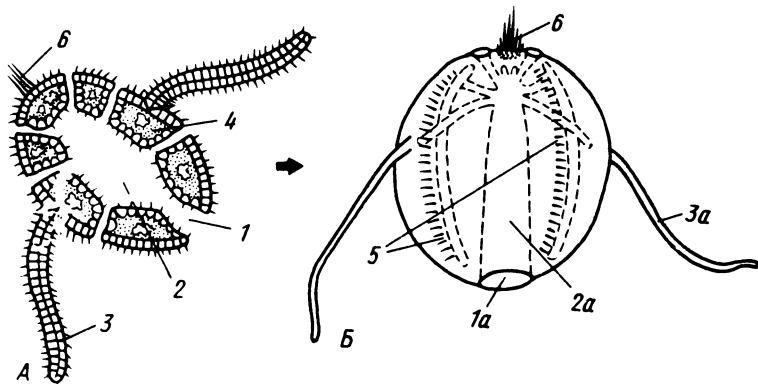


Рис. 49. Формирование организации гребневиков. А — фагоцителла-фильтратор (щупальцевый вариант); Б — гребневик:

1 — blastopore, 1a — рот, 2 — парагаstralная полость, 2a — гaстрoвaскyлярная система, 3 — щупальца микрофага, 3a — щупальца хищника с клейкими клетками — коллобастами, 4 — мезогля с клеточными элементами, 5 — ряды гребных пластинок (видоизменение мерцательного эпителия), 6 — аборальный орган

2) аппарат захвата пищи — *щупальца*, стержнем которых служит развитая *мускулатура*, а в покровах находятся удерживающие добычу клейкие клетки — *коллобасты*;

3) питающийся организм движется оральным полюсом вперед (В.Н. Беклемишев видит в этом черту, отличающую гребневиков от всех других животных);

4) пищеварительная полость — *гастроваскулярная система*, но собственно *перевариванию* пищи отведена лишь обширная *глотка*; система каналов выполняет *распределительную функцию*; кроме рта система еще минимум двумя отверстиями соединяется с внешней средой; ими кончаются два канала, выходящие на аборальный полюс; у гребневиков, питающихся мелкими организмами, эти поры служат для выведения непереваренных остатков, у прочих система физиологически замкнута;

5) регуляцию движения осуществляет хорошо развитый *аборальный орган*, в состав которого входят статоцист и подстилающее его скопление нервных клеток (первичный мозг), от которого нервные тяжи идут к рядам гребных пластинок, чем демонстрируется *первичная связь нервной системы и мерцательного двигательного аппарата*.

Первичная жизненная форма гребневиков — *плавающий хищник*.

Гребневики — единственная *первичнопелагическая* группа эуметазоев, сформировавшаяся в толще воды без перехода к жизни на дне. Но уже сложившись как тип организации, некоторые из них становятся ползающими и сидячими. Появляются также микрофаги, подгоняющие мелкую пищу мерцательным эпителием околоротовых

лопастей и редуцирующие щупальца, и бесщупальцевые хищники, имеющие огромную глотку и охотящиеся на других гребневиков.

Такое многообразие сочетается с небольшим объемом группы по числу форм.

## 8. Вторичноротые как второй вариант преобразования фагоцителлы-фильтратора

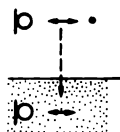
Вслед за седиментатором фильтратору в поиске обилия пищевых частиц нужно опускаться на дно. Однако в этом случае понятие «дно» утрачивает свою четкость.

До сих пор дно рассматривалось как четкая граница между жидкостью и твердым телом, как некий твердый субстрат. Для опускающегося седиментатора оно уже было несколько иным — к нему уже относилось рыхлое скопление мелких частиц, некий наиллок, но достаточно тонкий, чтобы под ним чувствовался привычный твердый субстрат.

Донный фильтратор должен питаться, располагаясь не над наилком, а в его толще, оставаясь плавающим организмом. Такой ситуации соответствует постепенный переход от чистой воды (где взвесь не играет существенной роли для ее характеристики как механической среды) через легкий наиллок ко все более плотным слоям ила:



Грань неуловима, но в то же время ее нужно ясно увидеть, иначе не объяснить разрыва между формами организмов — предка и потомка:



Второй способ изображения показывает два типа пищевого отношения, различающихся характером пространства. Показан переход из открытого пространства отношения в закрытое, т. е. погружение внутрь пищевого тела.

Для микрофага исчезает вопрос о количестве пищевых частиц (много их или мало). Он находится внутри одного пищевого тела, что снимает функции поиска пищи и установления контакта с ней.

Однако индивидуальное пищеварение сохраняется: в момент заглатывания от одного (и общего для многих питающихся организмов) пищевого тела животное отчленяет персонально для себя пищевые тела, чтобы переварить их внутри тела.

Все сказанное до этого момента описывает переход животного к эндопаразитизму. Но, оказывается, не только этот переход. В чем же принципиальное различие между эндопаразитом и погруженным в пищевую массу фильтратором? Если говорить о характере пищевого отношения — то в их потенциях, возможностях их преобразования. Для паразита в определенных условиях вероятен следующий шаг — переход к наружному пищеварению и возврат к коллективному, что выводит организм из животного состояния. Для фильтратора такой шаг невозможен. Он не только остается в рядах животных, но и способен дать их предельно прогрессивную ветвь, обеспечивающую завершение анимализации.

Погружение в пищевую массу позволяет резко уменьшить мощность фильтрационного аппарата. Одного отверстия достаточно, чтобы доставить в парагастральную полость обилие пищевых частиц и перейти к полостному пищеварению. Резкое сокращение числа пор необходимо и для предотвращения выноса пищеварительных ферментов токами воды. Однако необходимо сохранить фильтрационный пищедобывающий аппарат, причем его нельзя организовать (или заменить седиментационным) в предротовой области (что возможно для седиментатора).

Засасывать воду с пищевыми частицами наиболее рационально через одну из пор переднего конца тела. Приносимые водой частицы нужно направить в глубь тела, а доставившую их воду выбросить в окружающую среду, т. е. сконструировать *фильтрационный аппарат*, в который войдут *засасывающая глотка*, некий *сортировочный узел*, где частицы определенного размера отбираются и направляются на переваривание, а вода уходит через отводящие каналы, или *жаберные щели* (этот термин можно ввести уже сейчас, поскольку изначально они могут в какой-то мере обеспечивать и газообмен).

Отобранные частицы направляются в *кишечник*, который сразу может сформировать *анус*, причем не из бластопора, а, так же как *рот*, из какой-то поры в задней части тела. Почему?

По мере погружения во все более плотные слои или мерцательный эпителий, даже модифицированный, все менее успешно справляется с локомоцией, которая ко всему прочему обеспечивает и питание. Мерцательное движение в животном мире сменяет мышечное. Сейчас сложно представить детали этого процесса в описываемой ситуации, но можно сказать, что кожно-мышечный мешок не формируется. Гидравлический вариант движения в грунте на столь раннем этапе формирования организации представить невозможно. Передний конец

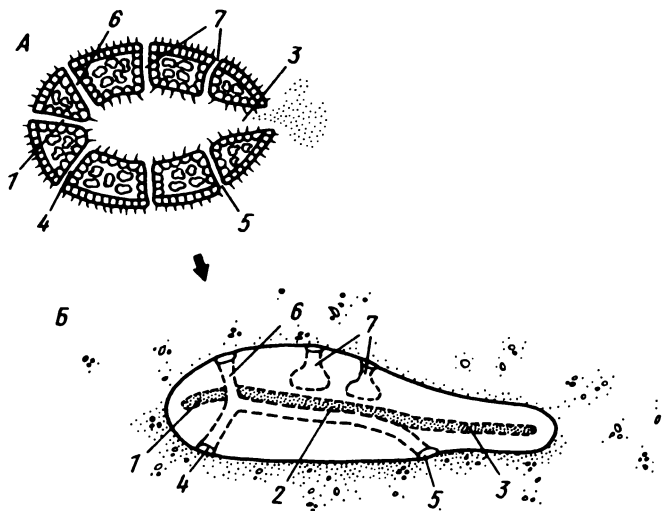


Рис. 50. Формирование организации вторичноротых. А — фагоцителла-фильтратор (буквами обозначены каналы парагастральной полости, давшие структуры вторичноротых, отмеченные теми же цифрами); Б — исходная форма вторичноротых:

1 — передний отдел хорды, 2 — средний отдел хорды (отщепляющийся от формирующейся кишки), 3 — задний отдел хорды, 4 — рот, 5 — анус, 6 — жаберные щели, 7 — целомические пузыри и целомодукты

занят фильтрационным аппаратом и не может принять на себя еще какую-либо функцию. Двигателем может стать задняя часть тела — *мускулистый хвост*. Бластопор располагается на нем терминально. Идущий к нему канал не может стать задней кишкой на том отрезке, где он проходит внутри формирующегося хвоста, работа которого будет постоянно зажимать его просвет. Анус может образоваться у корня хвоста.

Стержневой канал хвоста, если клетки его вакуолизированы (а они могли быть у фагоцителлы переваривающими), способен оформиться в его опорную структуру — *задний отдел хорды*. Его *передний отдел* — из одного из замкнувшихся каналов передней части тела. Если от верхней части кишки отщепится вакуолизированная опорная струна (подобное отмечено для некоторых плоских червей), то из трех частей образуется опора для всего тела — *хорда*.

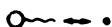
И наконец, отделяющиеся от кишки каналы способны образовать *целомические мешки*. Их соединение с внешней средой, сохраняясь, оформляется в *целомодукты*.

В итоге (рис. 50) возникает существо, весьма напоминающее низшее хордовое животное (в частности, ланцетника). Однако его следует рассматривать в качестве предка большей по объему и более разнообразной группы — *вторичноротых*.

Обращает внимание сопоставимость их пищевого отношения с таковым самых первых животных — плавающих фагоцитирующих жгутиконосцев.

Сравниваемые группы первыми среди животных осваивают две однородные среды — толщу воды и толщу грунта; обе активно движутся; обе захватывают пищу на переднем конце тела; оба — микрофаги.

Однако есть между ними и существенное различие. У первичного жгутиконосца локомоторно-пищедобывающий аппарат един: жгутик на переднем конце тела служит и для перемещения организма, и для подгона пищи:



У первичного вторичноротого локомоторный и пищедобывающий аппарат разделены: фильтрующий отдел кишечника, собирающий пищу, находится на переднем конце тела, а толкающий мускулистый хвост — на заднем:



Во многих отношениях замечательная группа вторичноротых изначально характеризуется следующими признаками:

1) *опорно-двигательный аппарат* в полном наборе включает не только достаточно обычный элемент — *целом* (правда, весьма оригинального *энтероцельного происхождения*, т. е. отшнуровывающийся от первичной кишки), но и уникальную в животном мире структуру: опорную функцию у метазоев несут межклеточные образования и исключительно редко вакуолизированные клетки, из каковых состоит хорда; двигателем изначально служит *мускулистый хвост*;

2) *фильтрационный пищедобывающий аппарат* расположен в *передней части тела* и выглядит как засасывающая воду глотка, сортировочный узел и жаберные щели;

3) *рот и анус не связаны происхождением с бластопором*; кишка изначально сквозная; как и почти вся кишка, *глотка энтобормальна*;

4) *первичный мозг полностью редуцирован*, у высокоорганизованных представителей формируется сложный и совершенный *вторичный мозг*.

Исходная жизненная форма вторичноротых — *движущийся в грунте микрофаг*.

Многие из указанных признаков в ряде ветвей развития вторичноротых рано исчезают, но без них нельзя понять ни

возникновения всей ветви в целом, ни формирования типа организации хордовых.

Морфофункциональному анализу организации хордовых посвящено ч. II этой книги. И в нашем обзоре животного мира мы вышли к моменту естественного перехода к ней. Однако необходимо ознакомиться еще с одним типом организации животных, который не укладывается ни в одну из ветвей развития эуметазоев, обсуждение которых закончено.

Еще до его начала был выделен тип организации, характеризующийся редукцией заключительной фазы жизненного цикла. Он возникает в самом начале формирования многообразия эуметазоев.

Обратная ситуация — утрата начальной стадии пищевого цикла — ведет к появлению еще одной своеобразной группы животных, но на весьма высоком уровне их организации: после появления жидкой внутренней среды, заключенной в целоме и кровеносной системе.

### 9. Эуметазойный тип организации, утративший фазу захвата пищи пищевого цикла. Вестиментиферы

Многочеточных, отказавшихся от захвата пищи, полезно сравнить с двумя группами животных: во-первых, с эупротозоями, редуцирующими ту же фазу пищевого цикла; во-вторых, с эуметазоями, разрушающими его «с другого конца» переходом к коллективному пищеварению.

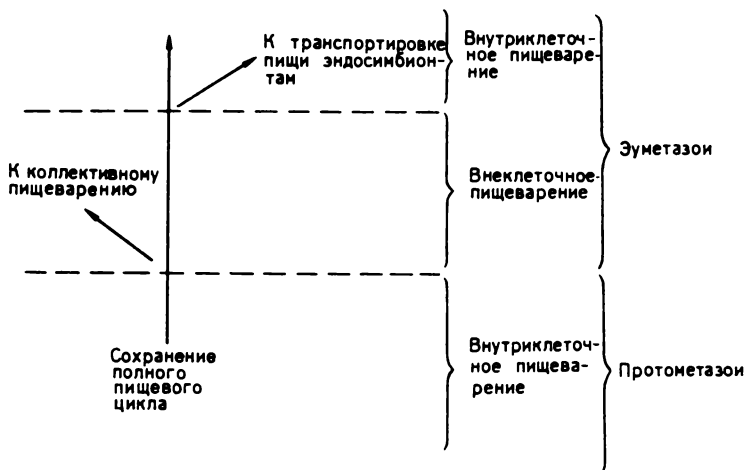
Отказаться от захвата пищи можно одним способом — переориентацией на *питание эндосимбионтами*, с появлением которого складывается симбиотрофная агрегация гетеротрофа и автотрофов. В роли последних могут оказаться фотосинтетики и хемосинтетики.

Для эупротозоев характерна связь с фотосинтезирующими организмами (в частности, с синезелеными водорослями — цианеллами). Низшие многоклеточные часто сожительствуют с водорослями из других групп. Как считает В.Н. Беклемишев, животные в первую очередь заинтересованы в получении от эндосимбионтов кислорода для дыхания. По-видимому, питание за их счет — вторичный вариант их использования, однако и в этом направлении возможна специализация, особенно для неподвижных животных. Среди двухстворчатых моллюсков-фильтраторов своеобразием питания выделяются крупные тридакны: в специальных органах они выращивают одноклеточные водоросли и внутриклеточно переваривают их, редуцируя до некоторой степени пищеварительную систему. В том

же плане, но гораздо существеннее перестраивают морфофизиологическую организацию некоторые эуметазои, вступающие в симбиотические отношения с хемосинтезирующими бактериями.

*Симбиоз с хемосинтетиками — первая черта эуметазойного способа отказа от захвата пищи.* В случае поселения эндосимбионтов в удаленных от поверхности тела органах многоклеточных возникает проблема снабжения автотрофов продуктами, необходимыми для синтеза органических веществ. Такая их транспортировка возможна при достаточном развитии внутренней жидкой среды как распределительной системы. Особо глубокие изменения организации претерпевают эуметазои, использующие кровеносную систему для поставки пищи эндосимбионтам.

Если переход к наружному коллективному пищеварению возможен в самом начале формирования эуметазоев — при выборе варианта отказа от внутриклеточного пищеварения, то крайне специализированные группы симбиотрофных эуметазоев могут появиться лишь после формирования достаточно совершенной распределительной системы:



Коллективно переваривающих пищу эуметазоев удерживает в рамках животной организации фаза ее захвата. Организмы, не захватывающие пищи, остаются животными, сохраняя фазу пищеварения. Животный пищевой цикл не разрушается у эуметазоев до конца, пока идет питание эндосимбионтами. Переход к питанию с помощью эндосимбионтов путем получения от них продуктов

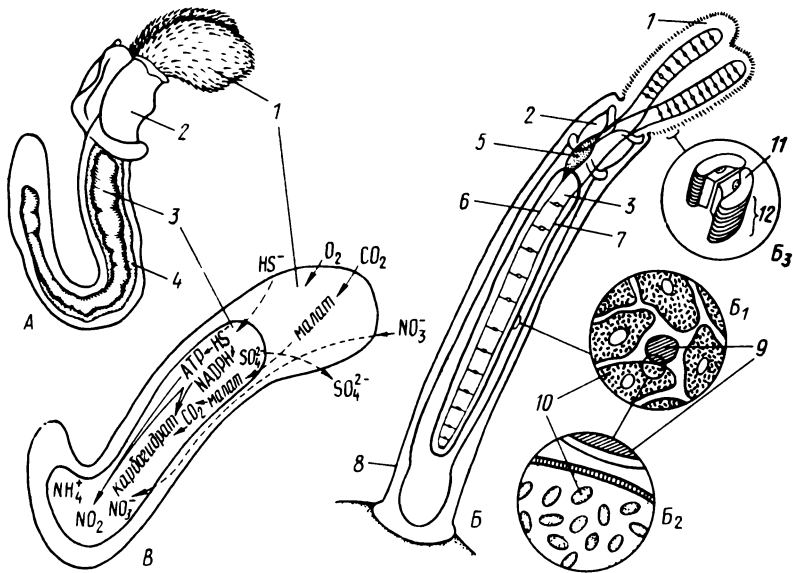


Рис. 51. Организация вестиментифер (из Х.Ф. Фелбека, Д. Сомеро и Д. Чилдресса). А — животное, вынутое из трубки; Б — схема строения (Б<sub>1</sub>— участок трофосомы, Б<sub>2</sub>— то же при большем увеличении, Б<sub>3</sub>— участок щупальца); В — химические процессы в организме вестиментифер, находящегося в симбиозе с серными бактериями:

1— щупальца, 2— вестимент, 3— трофосома, 4— целом, 5— сердце, 6— спинной кровеносный сосуд, 7— брюшной кровеносный сосуд, 8— трубка, 9— капилляр, 10— серобактерии, 11— кровеносные сосуды щупалец, 12— филламенты щупалец

органического синтеза возвращает к политрофному растительному типу питания.

Крайне своеобразная группа эуметазоев, использующих кровеносную систему для доставки пищи эндосимбионтам-хемосинтетикам, была открыта сравнительно недавно в рифтовых зонах на дне океана.

В этих зонах из разломов земной коры выходят перегретые воды, выносящие биогенные элементы в очень больших количествах. Здесь продуцентами оказываются хемосинтезирующие тиобактерии. Создавая огромную биомассу в воде и донных осадках, они селятся внутри организмов. Симбиотрофами становятся представители разных групп многоклеточных. Обнаружены они среди двустворчатых моллюсков. Но предельную специализацию демонстрируют вестиментиферы.

*Вестиментиферы* (рис. 51) — червеобразные существа, живущие в трубках и достигающие в длину 1,5 м. Из отверстия трубки торчат ярко-красные щупальца. Передний отдел тела, от которого они



отходят, — вестимент (давший название группе). За ним идет длинное туловище.

Обширный целом заполняет трофосома, в клетках которой обитают симбиотические бактерии. В трофосоме проходят спинной и брюшной кровеносные сосуды, соединенные капиллярами. Спинной сосуд в области вестимента расширяется, образуя сердце, а далее входит в щупальца, где разветвляется на множество капилляров, кровь из которых собирается затем в брюшной сосуд, идущий к трофосоме. Следовательно, кровеносная система замкнутая.

В кровеносные сосуды щупалец поступают кислород, диоксид углерода и сероводород. Кровь, составляющая 30% объема тела, богата гемоглобином, который растворен в плазме.

Молекулы гемоглобина вестиментифер очень крупны (их молекулярная масса 2 000 000 Да против 64 000 у человека). Их замечательное свойство — связывать одновременно кислород и сероводород. Концентрация последнего в крови столь высока, что была бы смертельной для большинства животных. Но связанный гемоглобином вестиментифер сероводород в крови не окисляется и не препятствует дыханию. Окисление начинается в клетках трофосомы.

Пищеварительной системы у вестиментифер нет. Гонады располагаются в целоме вместе с трофосомой.

## 10. Совокупность эуметазоев как вторичное многообразие животных

Каждый из четырех основных типов (уровней) организации животных реализует себя, т. е. развертывается и существует, как закономерно устроенное и ограниченное разнообразие, т. е. многообразие. Существенные ограничения накладывает на формирование геолого-географическая среда. Характерно, что в ее пространстве четыре уровневых многообразия как бы накладываются друг на друга, оказываясь заключенными в одном объеме жизненного пространства между двумя ограничивающими плоскостями: поверхностной пленкой водоема и его дном. Здесь реализуются все типы пищевого отношения: выход на сушу, в воздушную среду не может внести принципиальных изменений в структуру животного мира.

Развертывание эупротозойной организации дает, как было сказано, первичное многообразие животных. Появление метапротозоев, сохраняющих протозойные способы питания и движения, способно сформировать лишь дополнительное многообразие к первичному.

Протометазои практически создают не более чем исходное многообразие для эуметазоев. И только эуметазойная организация, вырабатывая новые варианты двух главных животных функций —

питания и движения, — разворачивается в мощное вторичное многообразие животных.

Только на этом уровне появляется возможность расширить границы арены жизни: осваивать поверхностную пленку не только как среду обитания, но и область формообразования; уйти внутрь пищевого тела (толщу грунта), найдя отличный от эндопаразитов путь его освоения.

Складывающиеся вторичное многообразие ветви развития, повторно и многократно ветвясь и достигая новых уровней организации, дают множество типов организации. Они практически не рассматривались и были объединены в три группы:

I. Эуметазойные формы, утрачивающие фазу индивидуального пищеварения в пищевом цикле.

Тип организации пластинчатых животных (трихоплаксы).

II. Эуметазойные формы с полным пищевым циклом.

Многочисленные типы организации в составе ветвей развития паренхиматозных червей, кишечнополостных, трохофорных, гребневиков, вторичноротых.

III. Эуметазойные формы, лишённые фазы захвата пищи.

Тип организации вестиментифер.

Соответствие выделенных ветвей развития эуметазоев инвариантному многообразию пищевых отношений показано на рис. 52.

Многообразие, которое образуют основные ветви развития многоклеточных (эуметазоев и губок), т. е. их первичные жизненные формы, можно представить в виде таблицы (рис. 53). Незаполненными в таблице остались лишь две клетки в углах диагонали, идущей слева направо. Однако в верхнюю из них, где должны помещаться плавающие микрофаги, вписывается фагоцителла во всех ее вариантах. Таким образом, предложенная матрица охватывает всю совокупность протометазоев и эуметазоев. В ней протометазои оказываются неким дополнительным многообразием к эуметазойным формам, и тогда все многообразие животных примет следующий вид:

1. Первичное многообразие есть основное (включая исходное для дополнительного) — эупротозои — и дополнительное — метапротозои.

2. Вторичное многообразие, наоборот, есть дополнительное (включая исходное для основного) — протометазои — и основное — эуметазои.

Одна — нижняя правая — клетка матрицы действительно остается незаполненной — первичной жизненной формой многоклеточных. На ранней стадии формирования их многообразия роющий хищник невозможен: добываемая им пища не покрывает энергетических затрат на ее поиски. Такой способ питания требует достаточно высокого уровня организации животного.

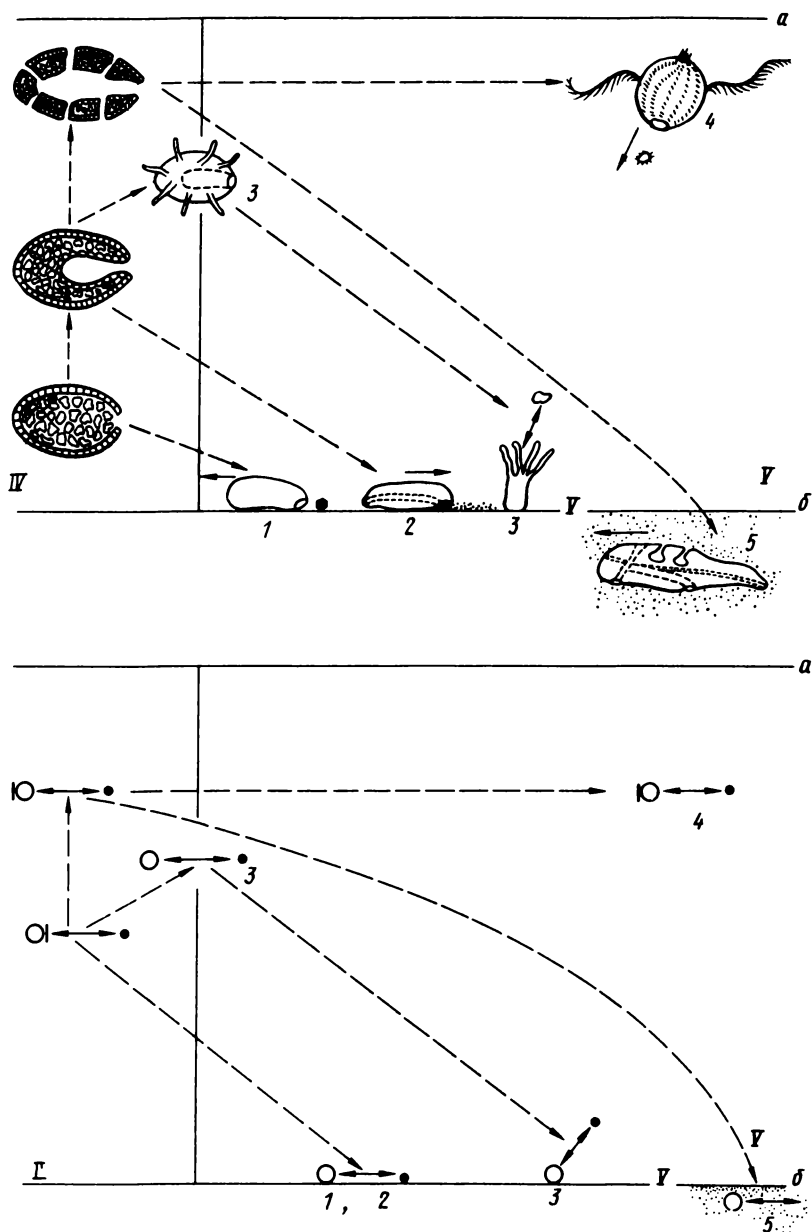


Рис. 52. Многообразие зуметазойных форм:

A — на морфологическом уровне: 1 — парехиматозные черви, 2 — трохофорные, 3 — кишечноротовые, 4 — гребневки, 5 — вторичноротые;  
 B — на уровне пищевого отношения; IV — протометазои, V — зуметазои; α — поверхностная пленка, β — дно







Движение	Питание	
	микрофагия	макрофагия
Плавание	—	1 
Прикрепление	2 	3 
Ползание	4 	5 
Перемещение в грунте	6 	—

Рис. 53. Многообразие многоклеточных (вторичное многообразие животных):

1— гребневки, 2— губки, 3— полипы, 4— трохофорные, 5— паренхиматозные черви, 6— вторичноротые

Рассмотрением животных уровней организации с точки зрения функциональной морфологии, конструктивных решений строения тела и характера индивидуальности особей мы завершим обзор многообразия животных Земли.

## Г Л А В А VI

### ОСНОВНЫЕ УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОТНЫХ

Ориентация на морфологический анализ выдвигает три критерия выделения основных уровней организации:

1) функционально-морфологический, основанный на представлении, что каждый уровень организации характеризуется своим типом пищеварения и своим способом локомоции;

2) морфоконструктивный — каждый уровень организации реализует свой принцип построения тела и имеет свою конструктивную единицу тела;

3) конструктивно-целостный — каждый уровень организации есть и особый уровень индивидуальности особи.

Резкая разграниченность уровней сочетается с плавностью переходов между ними. Различаются уровни своими потенциями и пределами — не тем, как осуществляются животные функции, а тем, как они могут осуществляться в возникающей конструкции. Например, появление сквозной кишки позволяет перейти к целиком полостному пищеварению, но отнюдь не исключает ни частично полостного, ни даже внутриклеточного.

Уровень определен и объединяет многообразие форм тем конечным способом осуществления функций (питания и движение), который на нем возможен. Напротив, ветвь развития отлична от других начальным вариантом реализации тех же функций питания и движения (например, трохофорные противопоставляются прочим эуметазойным ветвям как ползающие микрофаги, но в ходе развития ветви возможно появление в ней и плавающего хищника, т. е. жизненной формы, первоначально в момент расхождения ветвей воплотившейся в гребневике).

#### 1. Выделение уровней организации по функционально-морфологическому критерию

Первый уровень объединяет животных, обладающих внутриклеточным пищеварением и мерцательным движением. Здесь предельный вариант питания — захват пищи и выделение непереваренных остатков в разных и фиксированных точках тела, что обеспечивает

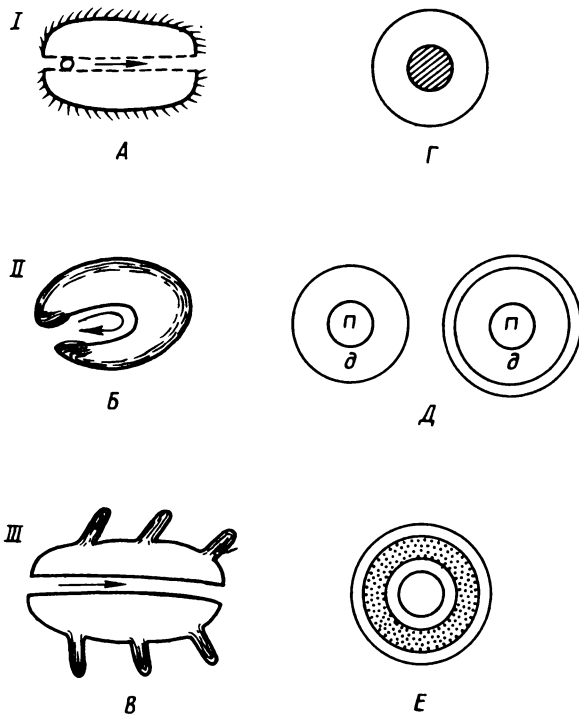


Рис. 54. Уровни организации животных, выделенные по функционально-морфологическому (А, Б, В) и морфоконструктивному (Г, Д, Е) критериям:

I — протозойный (эупротозои и метапротозои), II — низший метазойный (протометазои и эуметазои без жидкой внутренней среды), III — высший метазойный (эуметазои с жидкой внутренней средой; п — слой пищеварительных клеток, в — слой двигательных клеток)

однонаправленное движение пищевых частиц. Предельное совершенство движения связано с обособлением специального локомоторного аппарата, не нагруженного функцией пищедобывания. Схема организма с указанными признаками приведена на рис. 54. Реализоваться она может на метапротозойном (инфузории) и протометазойном (фагоцителла-фильтратор) этапах разворачивания многообразия. Предшественником в обоих случаях будет эупротозойный тип организации. Все перечисленные группы и вместит первый, протозойный, уровень организации животного мира Земли.

Второй уровень включает организмы, имеющие и реализующие потенции частично полостного пищеварения и червеобразного мышечного движения. Здесь предельный вариант питания: захват пищи и выведение непереваренных остатков через одно отверстие — рот, что связано с круговым движением пищевых частиц в полости,

которая, хотя бы функционально, замкнута. Пределом совершенства локомоции может считаться кожно-мышечный мешок, не участвующий в захвате пищи. Схема такого организма (рис. 54, Б) реализуется на эуметазойном уровне (кишечнополостные, плоские черви, частично гребневники) и представляет второй, низший, вариант метазойной организации животного мира Земли.

Третий уровень структуры животного мира выводит на целиком полостное пищеварение и на мышечное движение с использованием придатков-конечностей. Места захвата пищи и дефекации снова разделяются, восстанавливается однонаправленное движение пищи. Исходно мультифункциональные придатки тела в дальнейшем специализируются, возникают ходильные и плавательные ноги. Схема такого животного (рис. 54, В) воплощается на эуметазойном этапе формирования многообразия (кольчатые черви, членистоногие, наземные позвоночные, в какой-то мере головоногие) как высший метазойный уровень организации животного мира Земли.

Графика подчеркивает большую близость организации на I и III уровнях, чем одного из них со II. На первом и последнем уровнях в пределе складывается сквозное движение пищи от входного до выводного отверстия; средний уровень развития этой важной особенностью не обладает. Точно так же движение при помощи придатков встречается с разрывом на I и III ступенях.

Придатки обоих уровней сходны первоначальной мультифункциональностью (участие в захвате пищи, локомоция, восприятие раздражения). Затем начинается их специализация: у инфузорий разделяются пищедобывающая околотротова и локомоторная соматическая цилиатура, формируются длинные и неподвижные чувствительные реснички; у членистоногих им соответствуют ротовые, локомоторные и чувствительные (антенны) конечности.

Однако кроме явного сходства специализация на разных уровнях имеет и существенное различие.

Животные в отличие от растений способны активно уходить от неблагоприятных условий среды, осуществляя такой уход двумя способами. Во-первых, передвигаясь, причем лучшим средством для перемещения оказывается движение при помощи конечностей и других придатков. Во-вторых, уйти от неблагоприятных условий можно преобразованием среды — устройством нор, гнезд, домиков и т. п. Конечности в противоположность таким придаткам, как реснички, берут на себя и такую функцию, расширяя ее в конечном счете до манипулирования предметами и орудиями труда. На уровне высших животных складываются условия для проявления у субъекта одного из видов деятельности — преобразовательной.

## 2. Выделение уровней организации по морфофункциональному критерию

Этот критерий связан с выше примененным — функционально-морфологическим — и выделяет уже известные три уровня организации. Но прежде чем воспользоваться им, нужно уточнить, что он собой представляет.

Тело животного, для того чтобы узнать его строение, мы представляем неким пространственным — геометрическим — телом. Для описания взаимного расположения органов вводится какое-то число измерений.

Можно представить животный организм в виде точки — нульмерного объекта. Такой прием постоянно использовался при анализе межорганизменных отношений, при описании структуры животного как набора внешних связей точки (элемента). Однако такой подход весьма плодотворный в определенном аспекте, непригоден при морфологическом разборе организации особи.

Можно представить животный организм в виде отрезка — одномерного объекта, акцентируя внимание не на его протяженность, а на его полярности: — Появляется возможность говорить о расхождении функций по полюсам, а следовательно, и о поляризации морфологической структуры.

*Полярность* давно и широко используется в биологии и зоологии морфологами и физиологами. Она играет определенную роль при характеристике типов организации (например, при обсуждении места прикрепления животного, опускающегося на дно), но критерием при выделении основных уровней организации животных быть не может.

Полярность — ее разные формы — характеризует тенденции развития основных ветвей органического мира Земли.

У животных на переднем полюсе находится самое удобное место для поглощения пищи, появления рта (в клеточном или многоклеточном варианте). Рот либо сразу возникает здесь, либо перемещается сюда (например, с заднего полюса). Здесь же — по движению — располагаются важнейшие органы чувств и главный нервный центр. Путем объединения функций и морфологических структур формируется голова, к появлению которой ведет *цефализация*. Этот процесс начинается независимо в разных ветвях развития животных, а степень его продвинутости характеризует уровень организации. Цефализация как вариант поляризации в итоге формирует животное как монополь:



У растений поляризация начинается с прикрепления водорослей ко дну и формирования ризоидов, а с выходом на сушу — у высших



растений — завершается разделением мест поступления пищи, раздвиганием в противоположные стороны листьев и корней. В итоге развития формируется диполь:



У грибов питание рассредоточено по всей периферии, приводящее к возникновению кольцевых структур (что демонстрирует расположение плодовых тел у высших грибов):



Итак, *поляризация* отражает питание и тенденцию развития основных линий среди эукариотов.

Животный организм можно представить фигурой на плоскости — двумерным объектом. Теперь размещение его функций и морфологических структур отразит карта, или план, строения. Упорядоченность в расположении частей тела воспринимается как его *симметрия*. Она издавна использовалась морфологами для характеристики крупнейших групп животных. Такие объединения, как, например, радиальные и билатеральные, вошли во многие системы животного мира названиями таксонов ранга выше, чем тип.

Конечно, вид симметрии входит в описание и плана строения, и жизненной формы. Однако критерием для выделения основных уровней организации она служить не способна, поскольку быстро и резко меняется в разных условиях среды: радиально-симметричных иглокожих приходится включать в состав билатерий.

*Симметрия*, в значительной степени определенная активностью животного, отражает движение, способность к нему и его среду для рассматриваемой формы и ее предков.

Можно представить животный организм объемным телом — трехмерным объектом (рис. 55). Функции и выполняющие их структуры расположатся в нем этажами, занимая определенные места от поверхности к центру.

Такое *расслоение* отражает пространственное распределение важнейших функций и структур животного и оказывается критерием

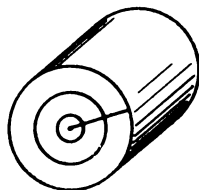


Рис. 55. Животное как трехмерное тело, разделенное на слои, которые сменяют друг друга на радиусе от центра (центральной оси) к поверхности

для выделения основных уровней организации в животном мире Земли. Его использование очертило уровни двухслойных и трехслойных. Но этого недостаточно. Расслоение — критерий, позволяющий разделить все животное многообразие на три этажа.

Первый уровень характеризуется расслоением на ядро и цитоплазму. Он формируется в момент появления эукариот и представляет собой *уровень организации протистов*, который в животном мире выступает как *протозойный*. В конструктивном плане животные еще не отличаются от растений (рис. 56).

Появление ядра в своей оболочке, с одной стороны, дифференциация тела, а с другой — интеграция. Оно первый интегрирующий центр у животных.

Появление эукариотной структуры клетки — завершение ее формирования. Она может теперь меняться только специализируясь, но не совершенствуясь. Дальнейшее развитие и усложнение организма, в частности животного, нуждается в смене самого его принципа — в переходе от преобразования клетки к объединению клеток и преобразованию их совокупностей (агрегаций).

Второй уровень выделяется разделением тела на *клеточные слои*. Многоклеточность — не множественность клеток, слагающих организм, а их разнотипность, делящая тело минимум на два слоя. Исходная многоклеточность животных — *двуслойность*. Она отражает специализацию клеток по двум основным функциям: питанию (фагоцитобласт) и движению (кинобласт). Следующий этап развития многоклеточности — *трехслойность*.

Двуслойность и трехслойность (рис. 54, Д) возникает одним способом — расслоением одной клеточной массы: в первом случае — всего тела, во втором — фагоцитобласта. Одни и те же функции обособливают свои морфологические структуры в расслоении в обоих случаях: в первом движение передается кинобласту, пищеварение — фагоцитобласту; во втором движением наделяется периферический фагоцитобласт (где возникает новый локомоторный аппарат — мышечный), пищеварение же сохраняет за собой центральный фагоцитобласт (энтодерма). Хотя различия между двухслойными и трехслойными достаточно велики, они не означают выхода за рамки единого основного уровня. В двух вариантах предстает *низший метазойный уровень организации*.

Его общая черта — наличие клеточных слоев с функциями питания (пищеварения) и движения (локомоции). Расслоение — дифференциация. Само по себе оно не интегрирует, но вызывает формирование нового интегрирующего механизма — второго для эукариот и первого на уровне животной многоклеточности: нервная система начинает координировать движение многоклеточного тела и берет на себя функцию представлять его как целое в отношениях с внешней средой.

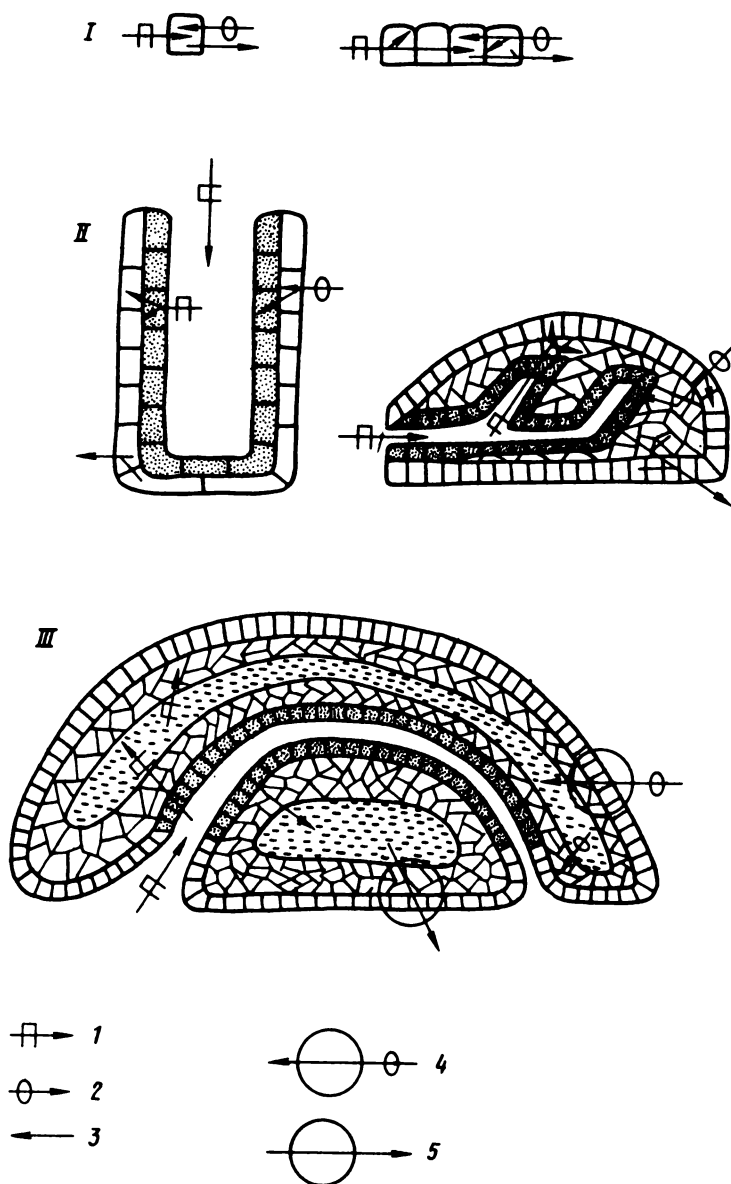


Рис. 56. Уровни организации животных, выделенные по конструктивно целостному критерию:

*I*— протозойный (одиночная особь и колония), *II*— низший метазойный (двухслойное и трехслойное животные), *III*— высший метазойный (с прослойкой жидкости между клеточными слоями). Условные обозначения: *1*— поступление пищи, *2*— поступление кислорода, *3*— выделение продуктов диссимляции, *4*— орган газообмена («станция перекачки» кислорода из внешней среды во внутреннюю), *5*— орган выделения («станция перекачки» продуктов диссимляции из внутренней среды во внешнюю)

С появлением трехслойности две функции животных — пищеварение и локомоция — уже связаны с внутренними слоями тела, покровный — освобождается от них. И на этом расслоение заканчивается, достигая предела своего совершенства. Так же как многоклеточность сохраняет эукариотное строение клетки, высшие многоклеточные остаются трехслойными. Новый этап совершенствования требует нового принципа.

Объединение клеток вело к дифференциации тела метазоона, их разъединение интегрирует его.

Третий уровень формируется путем появления прослоек жидкости между клеточными слоями (или внутри их). Новый компонент расслоения — жидкая внутренняя среда. И если для протистов расслоение рассматривалось как дифференциация-интеграция, для первых многоклеточных — как дифференциация, то у высших многоклеточных она проявляется как интеграция. Новый интегрирующий механизм — второй для многоклеточных животных — дополняет нервную систему, объединяя и передавая организму в целом функции питания, выделения, дыхания.

Крупнейшие морфологические перестройки были завершены (см. рис. 54, E), когда сложился высший метазойный уровень организации.

Процессы функционально-морфологического и морфоконструктивного преобразований идут параллельно, точнее, это единый процесс, взятый с разных точек зрения. На уровне высших многоклеточных появляются конечности в связи с появлением жидкой внутренней среды: она может обеспечить питанием, кислородом, очищением от продуктов диссимиляции компактные, обособленные, сложно устроенные органы.

От ступени к ступени меняется у животных конструктивная единица тела:

#### Уровни организации

I протозойный (протистов)		II низший метазойный		III высший метазойный
органелла	клетка	ткань	орган	система органов

#### Конструктивные единицы тела

Распределение функций на I уровне ориентировано на органеллу, на II — на ткань, на III — на систему органов. Эти части организма и берут на себя роль важнейших конструктивных единиц. В качестве единиц могут выступать также клетка — у многоклеточных протистов и низших многоклеточных — и орган — у низших и высших многоклеточных, не играя роли опорной единицы конструкции. Их значение — обеспечение переходов между уровнями.

### 3. Выделение уровней организации по конструктивно-целостному критерию

Несмотря на то что появление первых животных — эукариот-гетеротрофов — можно объяснить слиянием особей прокариотного типа, эупротозойный тип организации характеризуется конструктивной цельностью и высокой целостностью особи. Последняя выражается в том, что, во-первых, морфофункциональные единицы тела — оргanelлы — не способны к самостоятельному существованию (частями организма выступают они, а не преобразованные слившиеся организмы-предки), а во-вторых, реагирует на раздражение, взаимодействует со средой организм в целом, а не его участки.

И пока организм — клетка, ему присуща высокая целостность. Она сохраняется и в колониях, которые становятся вторым вариантом индивида у простейших. На уровне индивида-клетки устанавливается связь со средой как у одиночных простейших, так и в их колониях. Каждая клетка сама получает пищу (пищевое отношение характеризует ее, а не колонию), кислород и сама выбрасывает в воду продукты обмена (рис. 56, I). Даже в колонии жгутиконосцев и амёб каждая особь сохраняет возможность полностью обеспечить себя всем необходимым для существования (переходом из одного состояния в другое).

Объединение особей-клеток в новую особь метазоона начинается с передачи ей роли компонента в пищевом отношении — на фазе захвата пищи, т. е. с формирования единого для совокупности особей пищедобывающего аппарата. Мы уже рассматривали этапы его становления: одно место захвата пищи (бластопор) — седиментация (замкнутая парагастральная полость) — фильтрация (парагастральная полость со многими порами и устьем). На первых порах (до стадии фагоцителлы-седиментатора включительно) целостность метазоона поддерживается движением и только сложный фильтрационный аппарат обеспечивает сохранение низшей метазойной — протометазойной — организации при утрате локомоции.

Таким образом, первый уровень целостности, при котором она предельно высока, объединяет эупротозойные и метапротозойные организмы и может быть определен как протозойный.

Современная протометазойная группа — губки — отличается предельно низкой целостностью особи. Это выражается и в способности клеток переходить из состояния жгутиконосца в состояние амёбы, и в чрезвычайно развитой способности к регенерации, и в очень высокой целостности колоний, где границы отдельных особей нельзя установить, а число особей можно подсчитать лишь по числу устьев. Единственный и первый интегрирующий аппарат — пищедобывающий.

Низшие группы эуметазойного уровня формируют новые механизмы интеграции: у кишечнополостных и плоских червей —

единый пищеварительный аппарат (обеспечивающий первый акт обмена веществ) и нервная система (координирующая движение при захвате пищи и локомоции). Теперь пищеварение осуществляется не только в органеллах бывших самостоятельными организмов (пищеварительных вакуолях), но и в органе метазоона (кишке). Однако такие процессы, как дыхание, выделение, остаются тканевыми (клеточными) (рис. 56, II). Уровень целостности таких организмов остается низким. У некоторых гидроидных полипов клетки живут дольше, чем особи-гидранты: формирование новых гидрантов связано с рассасыванием существующих, чьи клетки служат строительным материалом для возникновения нового полипа. Показательно и то, что стрекательные клетки, не переваренные голожаберными моллюсками, питающимися гидроидами, встраиваются в эпителий новых хозяев и живут в нем, защищая их.

Таким образом, второй уровень целостности, при котором она крайне низка, объединяет протометазойные и лишенные жидкой внутренней среды эуметазойные типы организации и может быть определен как низший метазойный.

На следующем (и последнем) уровне восстанавливается высокая целостность особи, обусловленная появлением жидкой внутренней среды — распределительной системы. Ее первая функция — транспортно-трофическая, разнесение продуктов пищеварения по всему организму, обеспечение питанием каждой клетки. Если изначально у многоклеточных клетки и переваривают пищу, и транспортируют ее, передавая от одной к другой, то на высшем их уровне оба процесса принимают внеклеточную форму — осуществляются организмом метазоона.

Появление жидкой внутренней среды переориентирует на нее и такие процессы, обеспечивающие обмен веществ, как дыхание и выделение.

Если клетки низших многоклеточных снабжаются кислородом либо непосредственно из внешней среды, либо из нее же, но через другие клетки, то у высших источником кислорода для клеток служит внутренняя среда. Однако его запасы в ней необходимо пополнять, для чего создаются «станции перекачки» газа из внешней среды во внутреннюю жидкость — органы дыхания (газообмена). Теперь на первом этапе процесса дышит организм в целом, насыщая кровь, гемолимфу и т. п. кислородом, а на втором — осуществляется клеточное (тканевое) дыхание. Как первый орган дыхания возникает жабра; с выходом на сушу появляются легкие.

Продукты обмена у высших животных также выводятся во внутреннюю среду: клеточное (тканевое) выделение дополняется выведением метаболитов из организма (крови, гемолимфы и т. п.). Формируются органы выделения — еще один вариант «станций перекачки» для организма.

Жидкая среда централизует все обменные процессы, принимая на себя вместе с транспортно-трофической газораспределительную и выделительную функции (рис. 56, III). Функциональное единство обеспечивает организму новый уровень целостности, индивидуальности. В механизме такого преобразования существенны два момента: 1) падение самостоятельности клетки (бывшего организма) — вынесением ее внутренних процессов вовне, передачу их жидкой внутренней среде; 2) усиление конструктивной неделимости метазоона (нового организма) — созданием новых функционально-морфологических единиц тела — органов и систем органов (которые в отличие от клеток и тканей несопоставимы ни с протистами, ни с их колониями, не выводимы ни преобразованием, ни объединением прежде самостоятельных особей, а порождены многоклеточным организмом как его части).

Таким образом, третий уровень целостности, при котором она вновь предельно высока, объединяет наделенные жидкой внутренней средой эуметазойные типы организации и должен быть определен как высший метазойный.

Обращает на себя внимание соотносимость трех основных уровней организации животных, трех вариантов фагоцителлы и трех фаз метазойного пищевого цикла.

Первая фагоцителла, имеющая бластопор, получает тем самым потенцию создания пищедобывающего аппарата метазоона. Но ее целостность обеспечена направленным движением, отказ от которого возвратит совокупность клеток на протозойный уровень, превратит в колонию. Первой фагоцителле необходимо сохранять протозойные способы пищеварения и локомоции, решая задачу перестройки первой фазы пищевого цикла — захвата пищи.

Фагоцителла-седиментатор (вторая), получившая замкнутую парастральную полость, приобретает потенцию к созданию пищеварительного аппарата метазоона (превращением парастральной полости в гастральную). Опускание на дно создает предпосылки для возникновения сквозной кишки (из трубчатой парастральной полости). При выходе на морфологические конструкции, обеспечивающие становление метазойных способов пищеварения в их разных вариантах (уровнях), у второй фагоцителлы преобразуется вторая фаза пищевого цикла.

Фагоцителла-фильтратор (третья), усложнившая парастральную полость порами, получает возможность формирования пищераспределительного аппарата метазоона (отделением от парастральной полости — функциональным или морфологическим — полостей с распределительной функцией). Имея строение, позволяющее реализовать в будущем распределительную функцию метазоона в разных ее вариантах (альтернативах), третья фагоцителла включает в пищевой цикл третью фазу — распределение пищи.

Первый уровневый переход — к низшей метазойной организации от протозойной — создает основу последующего усложнения тела особи, но разрушает ее целостность как индивида: выработку индивидуальности у метазоона приходится начинать с нуля. Второй переход обеспечивает возможность достижения высочайшей степени целостности предельно сложного по конструкции биологического индивида. Такая завершающая биологическое развитие индивидуальность создает условия для формирования новой — не биологической — системы отношений. А для науки возникает проблема «биосоциальной природы» — носителя разума.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди наук о животных общую зоологию выделяет неразрывная связь с широкой биологической проблематикой, вплоть до необходимости определить жизнь и свой подход к целям и методам ее исследования. В этом контексте вспоминается и то, что античный грек мог употребить два слова, чтобы назвать жизнь: *bios* (биос) и *zoe* (зоэ).

С позиции композиционизма общая зоология была изложена впервые. И уже сейчас хотелось бы внести в книгу целый ряд изменений и дополнений: первый опыт, естественно, далек от совершенства. Но, отстаивая правомерность самого подхода к теме и надеясь на его развитие в будущем, необходимо выделить тот принцип (или принципы), который необходимо сохранить.

Увидеть животный мир как целое, а его многообразие как закономерную структуру позволяет общезоологическая теория. Подобно любой теории, она должна строиться дедуктивно-аксиоматически, движением мысли в двух тесно связанных направлениях: 1) от абстрактного к конкретному, 2) от общего к частному.

Исходной абстракцией для биологии служит *инвариант жизни*. Анализ биологической инвариантной структуры позволяет сделать первый шаг к описанию животного многообразия: выделить эупротозойный, метапротозойный, протометазойный и эуметазойный типы организации. Дальнейшая конкретизация представлений о животном мире основывается на введении понятий внешней и внутренней среды жизни. Это открывает принципиальную возможность объяснить существование не только крупных группировок организмов, но и любой их совокупности, вплоть до популяционных. Конкретизация и составляет основное содержание науки; ее главная задача — не создание общей теории (что можно считать первым шагом развитого конкретно научного знания), а ее применение для объяснения наблюдаемых фактов, форм, явлений.



Общим системным объектом зоологии служит *животный мир*. Дедуктивное мышление позволяет выделить его в нерушимых границах — не объединением открытых в природе существ, а путем установления полного комплекса животных признаков и выделения обладающей этими признаками совокупности организмов. Далее животный мир делится на структурные единицы, которые исчерпывают многообразие на любом этапе конкретизации.

Отбор групп, о которых идет речь в курсе, определяется не их известностью в науке, не ролью в биосфере и хозяйстве, не обилием представителей и внутригрупповым многообразием, а лишь положением составной части в структуре животного мира. Отведенные курсу время и объем определяют степень конкретизации изучаемого многообразия.

Таковы принципы, обусловившие характер изложения материала.

## ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных.  
*Беклемишев К.В.* Зоология беспозвоночных: Курс лекций. М., 1979.  
*Догель В.А.* Зоология беспозвоночных. М., 1981.  
*Иванов А.В.* Происхождение многоклеточных животных. Л., 1973.  
*Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д.* Беспозвоночные: Новый обобщенный подход.  
М., 1992.

# ЧАСТЬ II

## МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ОЧЕРК ТИПА ХОРДОВЫЕ

---

### ВВЕДЕНИЕ

#### 1. Место хордовых в системе и эволюции животного мира

Изучение типа Хордовые (Chordata) традиционно завершает общий курс зоологии, который принято делить на «Зоологию беспозвоночных» и «Зоологию позвоночных». В последнем случае предметом рассмотрения служит один тип — Хордовые. Такое деление животного мира не имеет, однако, ни таксономического, ни биологического значения. Царство животных едино, и различные его таксоны филогенетически связаны. Деление животных на беспозвоночных и позвоночных обусловлено методически: в процессе обучения удобнее вначале рассмотреть многообразие животного мира и основные направления его эволюции путем сравнительного изучения многих типов, отличающихся планом строения, а затем подробнее ознакомиться с одним из них. При таком подходе легче показать формирование адаптивных вариантов на базе единого плана строения, их эволюционные преобразования. Именно такой подход используется и в этом учебнике.

Выбор хордовых для подробного анализа, несомненно, удачен. Представители этого типа весьма разнообразны как по степени «эволюционной продвинутости», так и по экологическим особенностям. Они заселяют все среды обитания, демонстрируя многообразие морфологических и физиологических адаптаций. Немалое значение имеет и то обстоятельство, что позвоночные широко представлены в ископаемых остатках, которые дают большой материал для реконструкции эволюции этого подтипа, а на этой основе — для выявления общих закономерностей эволюционного процесса. Не случайно выдающиеся открытия и обобщения в этой области сделаны именно на основе изучения позвоночных животных (см., например, труды академиков А.Н. Северцова, И.И. Шмальгаузена и др.). Важно и то, что позвоночные играют громадную роль в жизни человека, что способствовало накоплению большого объема знаний об этих животных.

И все же, приступая к изучению этой группы, необходимо помнить, что эволюция ее шла в тесной связи с эволюцией других типов животного мира, и это наложило свой отпечаток на ряд принципиальных особенностей строения и функционирования организма. Среди таких особенностей можно выделить следующие.

**Двусторонняя симметрия.** Всем хордовым животным свойственна двусторонняя (билатеральная) симметрия. Такое же строение характерно и для других типов многоклеточных животных начиная с низших червей. Функционально билатеральная симметрия связана с переходом от сидячего образа жизни к активному передвижению в среде. Для сидячих форм отношения со средой равноценны во всех направлениях; радиальная симметрия точно соответствует такому образу жизни. У активно перемещающихся животных передний конец тела становится биологически не равноценным остальной части туловища: именно здесь концентрируются органы захвата пищи, главные органы чувств и соответственно наиболее крупные скопления нервных клеток. Происходит процесс *цефализации* (формирование головы), благодаря чему теряется радиальная симметрия, т. е. через тело животного можно провести лишь одну плоскость симметрии, делящую тело на правую и левую стороны. Таким образом, двусторонняя симметрия отражает важный момент в эволюции многоклеточных животных: переход к активному перемещению в среде потенциально связан с интенсификацией питания и уровня метаболизма, разнообразием жизненных форм и расширением круга биотопов, доступных для постоянного обитания.

**Вторичная полость тела (целом).** Вторым крупным этапом в эволюции животных было формирование вторичной полости тела (*целома*). Этот этап начинается с кольчатых червей. Биологическое значение вторичной полости тела связано с дальнейшей активизацией движения и питания. У бесполостных и первичнополостных животных кишечник окружен рыхлой паренхиматической тканью или жидкостью и перемещение пищи в пищеварительном тракте определяется сокращениями кожно-мускульного мешка, которые одновременно вызывают и поступательное движение всего организма. Иными словами, сокращения всего туловища и кишечника синхронизированы, что биологически не всегда выгодно для эффективного усвоения пищи. Возникновение вторичной полости тела, которая разобщает кишечник и кожно-мускульный мешок, и появление собственной мускулатуры кишечника, образующейся из мезодермы, открывают возможность не зависимость от локомоции моторики кишечника. Каждая из этих важных функций — передвижение в пространстве и пищеварительная активность — осуществляются в зависимости от экологических требований, не ограничивая друг друга. При этом целом может играть и опорную роль, выступая в качестве «гидроскелета».

Не менее важна и другая функция целома — транспортная. Выросты целома, проникая глубоко в ткани, обеспечивают их

снабжение питательными веществами и кислородом. На основе выростов кишечника формируется кровеносная система. С целомом связаны и органы выделения. Таким образом, на базе вторичной полости тела поддерживается обмен на тканевом и органном уровне.

Все хордовые относятся ко вторичнополостным животным, что филогенетически связывает их с такими типами, как кольчатые черви, мшанки, плеченогие, членистоногие, иглокожие, погонофоры и др.

Вторичнополостные берут начало от древних кишечнополостных.

**Вторичноротость.** Все вторичнополостные животные распадаются на две ветви: *первичноротые* и *вторичноротые*. Названия групп связаны с особенностями эмбрионального развития: у первичноротых положение ротового отверстия соответствует blastopore, который разделяется на рот и анальное отверстие, а у вторичноротых blastopore принимает функции заднепроходного отверстия, а рот прорывается в другом месте. К этой группе относятся полухордовые, иглокожие, погонофоры и хордовые. Все остальные типы вторичнополостных животных относятся к первичноротым.

Но различия между этими группами более существенны, нежели положение ротового отверстия. Прежде всего они отличаются характером образования целома: у большинства первичноротых целом формируется схизоцельно (путем «расщепления» мезенхимы) и мезодерма возникает путем миграции в эту полость клеток из прилегающих тканей (телобластический тип). У вторичноротых целом энтероцельный: он развивается путем парных выпячиваний кишечника; стенки их дают начало мезодермальному листку. Помимо того, первичноротые характеризуются незамкнутой кровеносной системой и «лестничным» типом строения центральной нервной системы, тогда как у вторичноротых кровеносная система в подавляющем большинстве замкнутая, а центральная нервная система имеет иное строение, при котором в отдельных местах часто образуются крупные скопления нервных клеток.

Отличается и эволюционное происхождение этих двух групп: первичноротые связаны с кишечнополостными через турбеллярий и червеобразных (*Pseudocoelomata*), а вторичноротые берут начало от более высокоорганизованных первичноротых группы билатеральных (*Archicoelomata*), объединяющей мшанок, плеченогих, сипункулид и некоторых других.

Таким образом, вторичноротость хордовых определяет их место в эволюции групп типов животных, указывая на филогенетическое родство с иглокожими, погонофорами и полухордовыми.

У построенных по разному плану первично- и вторичноротых неодинаково решались аналогичные биологические задачи. Это относится, в частности, к образованию скелета. Передвижение с помощью кожно-мышечного мешка сопряжено с деформацией тела. Возникновение опорных структур в виде скелета облегчало сохранение формы тела. У первичноротых эта задача решалась путем формирования наружного скелета, причем по-разному в двух высших

типах этой группы. У моллюсков наружный скелет образовался вне связи с органами движения; неподвижность скованного раковинной тела компенсировалась формированием специализированного локомоторного органа — «ноги». Однако тяжелый скелет закрыл возможность эволюции по пути быстрого и маневренного движения. Не случайно у высших современных моллюсков — головоногих — наружный скелет редуцирован.

У членистоногих образование наружного скелета распространилось и на органы движения — членистые конечности. Это открыло возможность сохранения мобильности и, очевидно, послужило одной из основ прогрессивного развития этой группы. Но наружный скелет такого типа препятствует росту. Отсюда возникновение линек, во время которых организм интенсивно растет. Отметим, кстати, что в обоих случаях формирование специализированных органов движения сопровождалось редукцией целома, что легко связать с его локомоторной ролью, обсуждавшейся выше.

У вторичноротых наиболее «продвинутые» группы эволюционировали по пути формирования внутреннего скелета. У иглокожих он прямо связан с использованием целома в виде гидроскелета и амбулакральной системы, обеспечивающей локомоцию. У хордовых формируется внутренний осевой скелет в виде хорды или (у высших классов) возникающего на ее основе позвоночника. Осевой скелет обладает опорной функцией и одновременно у водных форм участвует в локомоции; по мере развития специализированных локомоторных органов в виде парных конечностей прямое участие осевого скелета в функции движения утрачивается.

Таким образом, характерные ключевые признаки хордовых — двусторонняя симметрия, вторичная полость тела и вторичноротость<sup>1</sup> — выступают не только как внешние морфологические или эмбриологические особенности, но и как «вехи» эволюции, пройденной совместно с другими типами животных, демонстрирующие родственные филогенетические связи в пределах всего царства.

## 2. Специфические черты хордовых

Помимо перечисленных признаков, свойственных всем хордовым, но встречающихся и среди других типов животных, представители типа Хордовые обладают и некоторыми специфическими чертами строения, свойственными всем хордовым и не встречающимися в других типах царства животных<sup>2</sup>. Эти ключевые морфологические

---

А также метамерия, тоже связанная с активным движением, но у хордовых «замаскированная» морфологической специализацией и в «чистом» виде выраженная лишь в раннем онтогенезе.

<sup>2</sup> Отдельные такие признаки свойственны типам, родственным хордовым, но никогда не представлены во всем комплексе.

признаки также отражают важные особенности, определившие пути прогрессивной эволюции типа. Главные из них следующие.

Хорда. Все хордовые имеют внутренний осевой скелет, основным элементом которого является хорда (*chorda dorsalis* — спинная струна). Хорда представляет собой упругий тяж, составленный вакуолизированными клетками, образующими хрящевидную ткань энтодермального происхождения. Хорду окружает чехол из соединительной ткани. Главная функция хорды — опорная; осевой скелет способствует сохранению формы тела. Тесная взаимосвязь с окружающей осевой мускулатурой и некоторая степень подвижности, упругости определяют участие хорды в боковых изгибах тела, создающих поступательное движение в плотной водной среде.

Хорда, как единственная структура осевого скелета, существует только у низших представителей типа; у большинства позвоночных хорда закладывается в эмбриональном периоде развития, но позднее замещается позвончиком, формирующимся в ее соединительнотканной оболочке. У рыб позвончик принимает на себя все функции хорды (в том числе локомоторную), а у наземных позвоночных — в основном опорную; прямое участие его в локомоции заменяется функцией опоры для отдельных частей двигательного аппарата.

Внутреннее расположение осевого скелета и его функциональная связь с локомоторной мускулатурой открывают возможность, не ограничивая роста животных, активизировать движение.

В таком виде, как это описано выше, хорда не встречается ни в одном другом типе животных. У полухордовых (тип *Hemichordata*) имеется так называемый *нотохорд* — вырост спинной части кишечника (его глоточного отдела), поддерживающий передний сегмент тела — хоботок. Гистологически и функционально (опорный элемент) он напоминает хорду и иногда рассматривается как ее «предшественник».

Трубчатое строение центральной нервной системы. Центральная нервная система в виде трубки с полостью внутри — строго специфический признак типа Хордовые. Благодаря тому что закладывающаяся из эктодермы нервная пластинка в дальнейшем эмбриогенезе свертывается в трубку, внутри образовавшегося таким путем спинного мозга возникает полость — *невроцель* (спинномозговой канал), заполненная спинномозговой жидкостью. У позвоночных передняя часть нервной трубки усложняется и образует головной мозг; неvroцели в этом случае соответствуют желудочки головного мозга и Сильвиев водопровод.

Биологическое значение такого типа строения центральной нервной системы велико. Формирование полости внутри главных

нервных структур обеспечивает их питание не только с поверхности, но и изнутри, что открывает возможность наращивания массы нервных клеток, в частности в области головного мозга. В стенках желудочков мозга расположены сплетения кровеносных сосудов, которые обеспечивают снабжение нервной ткани питательными веществами и кислородом. Эти сплетения служат и источником спинномозговой жидкости. Отток ее происходит через венозную систему твердой мозговой оболочки. Спинномозговая жидкость циркулирует также в пространстве, окружающем сосудистую оболочку мозга. Транспортная роль спинномозговой жидкости заключается и в выносе продуктов метаболизма нервных клеток, а отчасти в регуляторных процессах (показана, например, роль спинномозговой жидкости рыб в нейроэндокринном контроле гипофизарной функции).

**Жаберные щели.** Характерная особенность хордовых животных заключается в том, что передний отдел кишечной трубки этих животных пронизан жаберными щелями — отверстиями, соединяющими полость глотки (так называется этот отдел) с наружной средой. Возникновение жаберных щелей связано с фильтрующим характером питания: через жаберные щели выбрасывается вода после отделения пищевых частиц, которые поступают в кишечник. Жаберными эти щели называются потому, что у высших хордовых (подтип позвоночные) в их полости располагаются органы водного дыхания — *жабры* (у наземных позвоночных жаберные щели существуют лишь на ранних стадиях эмбрионального развития). Впрочем, и у низших хордовых жаберные щели имеют отношение к функции дыхания: стенки их обильно снабжаются кровью, протекающей по густой сети мелких сосудов. Такое топографическое совмещение систем питания и дыхания оказалось биологически перспективным: активизация питания «автоматически» вызывает интенсификацию газообмена, что обеспечивает энергетические потребности организма в зависимости от степени его активности.

Помимо хордовых, жаберные щели характерны для типа *Nemichordata* (Полухордовые), который раньше также относили к хордовым в ранге подтипа.

**План строения.** Рассмотренные специфические черты строения хордовых дополняются строго закономерным расположением ведущих систем органов (рис. 1). Если за «точку отсчета» принять расположение осевого скелета (хорды), то нервная трубка всегда находится выше него (т. е. ближе к спинной стороне тела). Непосредственно под хордой тянется кишечная трубка, передний конец которой образует глотку, пронизанную жаберными щелями. Ротовое отверстие расположено на переднем конце головы, а анальное открывается в задней части туловища, перед основанием хвоста. Под пищеварительной трубкой, в брюшной части полости тела, находится центральный орган кровообращения — сердце, кровь из которого движется вперед.



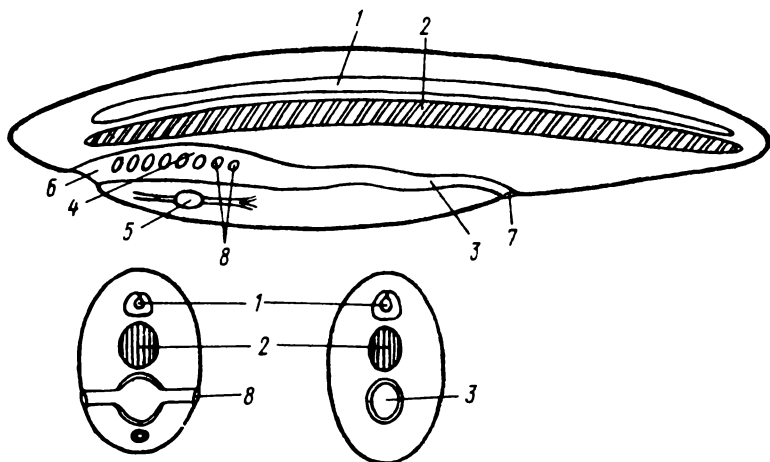


Рис. 1. Принципиальная схема строения хордовых:

1— нервная трубка, 2— хорда, 3— кишечник, 4— глотка, 5— сердце, 6— рот, 7— анальное отверстие, 8— жаберные щели

Таким образом, хордовые представляют собой двустороннесимметричных целомических животных, относящихся к группе вторичноротых. Именно в этой группе следует искать близких предков хордовых, которые, по всей вероятности, были малоподвижными олигомерными фильтраторами и вели придонный образ жизни в древних морях. В настоящее время существует гипотеза, согласно которой непосредственными предками хордовых считаются так называемые кальцихордаты, жившие 600—400 млн. лет назад (средний кембрий — средний девон). Тело этих животных подразделялось на «голову» и хвост, в головной части имелись асимметрично расположенные жаберные щели; в хвосте обнаружены признаки хорды. Глоточный отдел кишечника обладал эндостилем (см. с. 261). Животные имели наружный кальциевый скелет, сходный с таковым иглокожих.

Предполагается, что предками кальцихордат были донные, лежащие на боку (отсюда — асимметрия) животные. Сама же эта группа довольно разнообразна: она включает и свободноплавающие двустороннесимметричные формы. Считают, что разные группы кальцихордат стали предками иглокожих, бесчерепных, оболочников и даже позвоночных. В частности, реконструированный по отпечаткам мозг кальцихордат обнаруживает признаки сходства с примитивными позвоночными (Jefferies, 1978, 1980; Jefferies, Lewis, 1978).

Родство хордовых с иглокожими и полухордовыми не вызывает сомнений. Есть даже предположение о происхождении иглокожих от перистожаберных полухордовых. Менее ясны эволюционные отношения хордовых с погонофорами.

## РАЗДЕЛ ПЕРВЫЙ

### НИЗШИЕ ХОРДОВЫЕ

При всем сходстве генеральных путей совместной эволюции по ряду существенных признаков плана строения и эмбриологических путей его формирования хордовые принципиально отличаются от других типов вторичноротых животных. Это указывает на путь самостоятельной эволюции хордовых (Малахов, 1982). На этом пути согласованное развитие морфофизиологической специфики открыло возможность прогрессивного наращивания уровня метаболизма и энергетики организма, активизации движения и питания, центральной координации функций. Однако для повышения всех форм активности на базе специфического для хордовых 'плана строения потребовалась длительная эволюция, в процессе которой отдельные биологически эффективные черты строения объединялись в единый морфобиологический функциональный комплекс. Это и составляет сущность морфофункциональной эволюции типа. В полной мере этот процесс прослеживается на уровне подтипа Позвоночные (Vertebrata). Группа низших хордовых (подтипы Tunicata и Acrania) демонстрирует начальный, «поисковый» этап этого процесса, при котором специфика организации хордовых еще не нашла полного выражения, что повело к существенной экологической специализации, подчас связанной с вторичной утратой отдельных черт этой специфики.

#### ГЛАВА I

##### ПОДТИП ОБОЛОЧНИКИ (TUNICATA)

Оболочники представляют собой довольно однообразную группу морских фильтраторов, среди которых имеются как сидячие, прикрепленные к субстрату, так и подвижные, плавающие в толще воды формы. В строении этих животных практически никогда не проявляется полный комплекс специфических черт хордовых животных. По внешнему виду они скорее напоминают каких-либо беспозвоночных, ведущих аналогичный образ жизни. Такое строение послужило причиной того, что оболочников долгое время рассматривали отдельно от хордовых в качестве самостоятельного класса широко понимаемого типа червей или даже относили их к моллюскам. Лишь классическими работами А.О. Ковалевского, изучившего развитие оболочников, было несомненно доказано, что это хордовые животные, примитивность строения которых связана с неподвижным или малоподвижным образом жизни.

Среди оболочников есть как одиночные, так и колониальные формы. Колонии оболочников (некоторые асцидии, сальпы) представляют собой большое количество особей, заключенных в общую студневидную оболочку; в некоторых случаях эти особи имеют общую клоакальную полость (см. ниже), выталкивание воды из которой создает поступательное движение всей колонии.

В состав подтипа входят три класса: Асцидии (Ascidiae), Сальпы (Salpae) и Аппендикулярии (Appendiculariae). Общие черты строения этих животных удобнее рассмотреть на примере асцидий — неподвижных, прикрепленных к субстрату морских животных.

## 1. Строение асцидии

Внешне асцидии почти утратили двустороннюю симметрию: она проявляется лишь в том, что на теле животного имеются два отверстия, расположенные на выступах тела и называемые *сифонами* (рис. 2). Один из них — ротовой, через который вода засасывается в кишечную трубку, — расположен сверху, другой — клоакальный, через который вода выводится наружу, — находится сбоку. Поверхность между двумя сифонами соответствует спинной стороне тела, что устанавливается по расположению центрального *нервного ганглия*.

Стенки тела представлены *мантией*, состоящей из однослойного эпителия и двух-трех слоев продольных и поперечных мышц. Такое строение мантии соответствует кожно-мускульному мешку червей. Наружная поверхность кожно-мускульного мешка покрыта *туникой* — оболочкой, образуемой выделениями эпителиальных клеток и имеющей в своем составе сложный углевод туницин, химически близкий к клетчатке. Сокращения кожно-мускульного мешка создают ток воды от ротового сифона к клоакальному; этому способствуют также мерцательные движения ресничек на внутренней поверхности ротового сифона.

В глубине ротового сифона находится ротовое отверстие, окруженное многочисленными щупальцами. Далее расположена обширная *глотка*, пронизанная большим количеством мелких жаберных отверстий — *стигм*, открывающихся в окружающую глотку атриальную полость<sup>1</sup>. Поверхность глотки оплетена густой сетью мелких кровеносных сосудов, через стенки которых происходит газообмен между кровью и омывающей стенки жаберных отверстий водой. Строение глотки асцидий (и других оболочников) соответствует плану организации хордовых, то же можно сказать и о ее функции: в

<sup>1</sup> Атриальная полость соответствует захваченной складками тела части внешней среды. Подробнее см. на с. 253, а также при описании строения ланцетника.

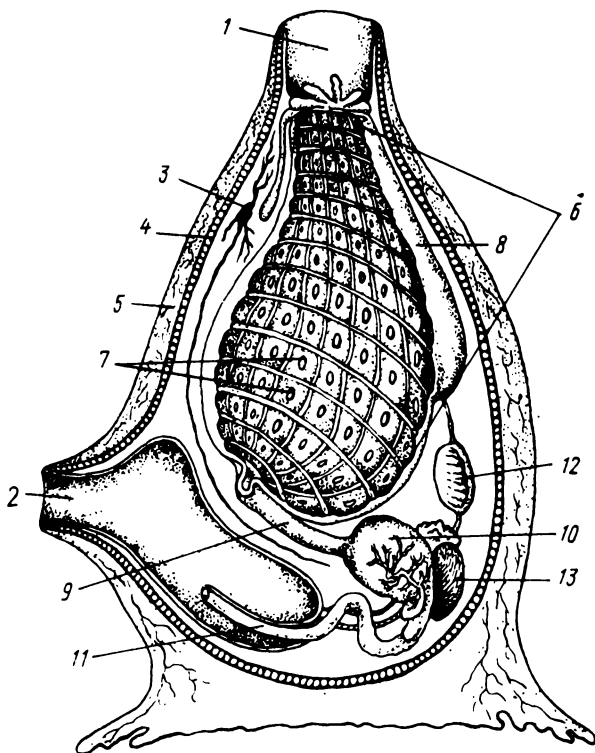


Рис. 2. Строение асцидии:

1— ротовой сифон, 2— клоакальный сифон, 3— нервный ганглий, 4— эпителий, 5— туника, 6— глотка, 7— стигма, 8— эндостиль, 9— пищевод, 10— желудок, 11— кишка, 12— сердце, 13— гонады

глотке происходит обмен газов ( $O_2$  и  $CO_2$ ) между водой и кровью, а также отделение от воды взвешенных в ней пищевых частиц, поступающих затем в кишечник. Последняя функция осуществляется с помощью слизи, выделяемой клетками особого образования — *эндостилья*: капли слизи осаждают на своей поверхности органические частицы и, гонимые движениями ресничек, перемещаются вместе с ними в пищевод, а из него в желудок, где происходит переваривание пищи. За желудком следует кишка, открывающаяся анальным отверстием в атриальную полость вблизи клоакального сифона.

Строением глотки практически ограничивается сходство взрослых асцидий с типичными хордовыми животными. Нервная система их представлена плотным, не имеющим внутренней полости нервным ганглием, от которого ответвляется несколько нервных тяжей. Кровеносная система незамкнутая: кровь из отходящих от сердца

сосудов изливается в лакуны между внутренними органами и в мантии. Сокращения сердца меняют направление: кровь попеременно направляется то в сторону глотки, то к внутренним органам и мантии.

Рассмотренный тип строения характерен и для сальпы; отличия касаются лишь числа жаберных щелей (оно может уменьшаться вплоть до одной пары), строения мантии и других частных признаков. Сальпы свободно плавают в толще воды, используя «реактивный» принцип: ротовой и клоакальный сифоны у них расположены на противоположных сторонах тела, и вытекающая из клоакального сифона вода создает поступательное движение.

## 2. Размножение и развитие

Асцидии и сальпы характеризуются сочетанием полового и бесполого типов размножения. Цикл полового размножения асцидии отчетливо показывает их принадлежность к типу хордовых. Асцидии, как и все оболочники, — гермафродиты, но самооплодотворения не происходит благодаря разновременному созреванию семенников и яичников. Половые продукты выводятся в атриальную полость, а оттуда через клоакальный сифон наружу. Из оплодотворенных яиц развиваются личинки. Личинка асцидии активно плавает в воде и, подобно личинкам большинства прикрепленных беспозвоночных, выполняет роль расселяющейся фазы развития. Именно свободноплавающая личинка выявляет все признаки строения хордовых: тело ее подразделяется на туловище и хвост (рис. 3), в котором развивается типичная хорда, состоящая из вакуолизованных клеток и простирающаяся до глотки. Над хордой формируется нервная трубка, в передней части полость ее расширяется и в ней находитсястатоцист и примитивный светочувствительный орган. Глотка поначалу не имеет жаберных щелей (мелкая личинка свободно совершает газообмен всей поверхностью тела), они формируются позднее.

В таком виде личинка активно плавает; изгибая хвост, в течение нескольких часов, после чего прикрепляется передним концом к субстрату. Вслед за этим начинается регрессивный метаморфоз: хвост укорачивается, а затем исчезает, вместе с ним полностью редуцируется и хорда. Укорачивается и нервная трубка, в конце концов превращаясь в плотный тяж, только в переднем, расширенном конце сохраняющий полость; позднее замыкается и она, и формируется свойственный взрослым особям плотный нервный узел. Глотка расширяется в объеме, увеличивается число жаберных отверстий. Намечающиеся еще у личинки парные углубления стенки тела позади мозгового пузырька разрастаются и, сливаясь, образуют атриальную полость. Формируется типичное взрослое животное.

Таким образом, в цикле развития асцидий полный комплекс признаков хордового животного обнаруживается лишь на стадии

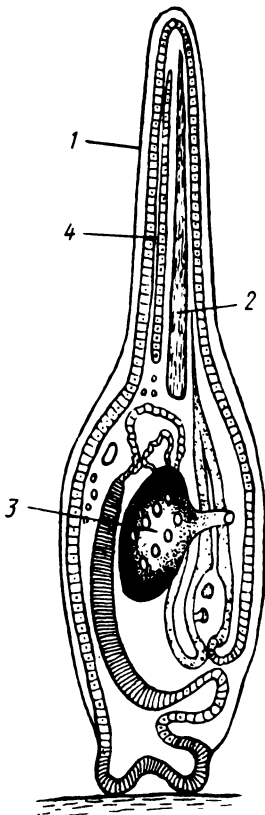


Рис. 3. Строение личинки асцидии:

1— хвост, 2— хорда, 3— глотка,  
4— нервная трубка

подвижной личинки. На этом основании можно предположить, что переход оболочников к сидячему или малоподвижному образу жизни — вторичное явление в их эволюции. В процессе такого перехода оболочники утратили черты строения, связанные с активным передвижением в водной среде; эти черты сохранились лишь на стадии расселительной личинки, для которой они имеют прямое функциональное значение. Характерно, что у сальп, ведущих подвижный образ жизни, хвостатой личинки нет, а у принадлежащих к этому же классу боцночников она существует только на эмбриональной стадии, до выхода из материнского организма в водную среду.

Наряду с половым процессом асцидии размножаются и бесполом путем: в нижней части тела взрослой асцидии образуется почкородный столон — вырост, на котором образуются почки, постепенно дифференцирующиеся в самостоятельные особи. Сформированные путем почкования асцидии либо отделяются от столона (одиночные формы), либо сохраняют связь между собой и с «материнской» особью (колониальные формы). У сальп чередование полового и бесполого размножения имеет закономерный характер (метагенез): особи, образовавшиеся из оплодотворенных яиц, бесполо и размножаются почкованием, иногда (например, у боцночников — отряд *Cyclomyxaries*) с образованием сложных полиморфных почек, из которых лишь определенная категория прев-

ращается во взрослых животных. Возникшие в результате почкования особи размножаются половым путем. Сочетание полового размножения с бесполом у остальных хордовых не встречается, но широко распространено у ряда беспозвоночных.

Особое место в подтипе оболочников занимают аппендикулярии (рис. 4). Тело этих животных отчетливо подразделяется на туловище и хвост. В туловищном отделе расположены внутренние органы. Глотка пронизана парой жаберных отверстий, развит эндостиль. Жаберные отверстия открываются прямо в наружную среду, атриальной полости нет. Кишечник открывается анальным отверстием также прямо наружу. Имеется расположенный на спинной стороне нервный ганглий, от которого отходит назад нервный ствол, продолжающийся в хвосте. Сердце, как и у других оболочников;

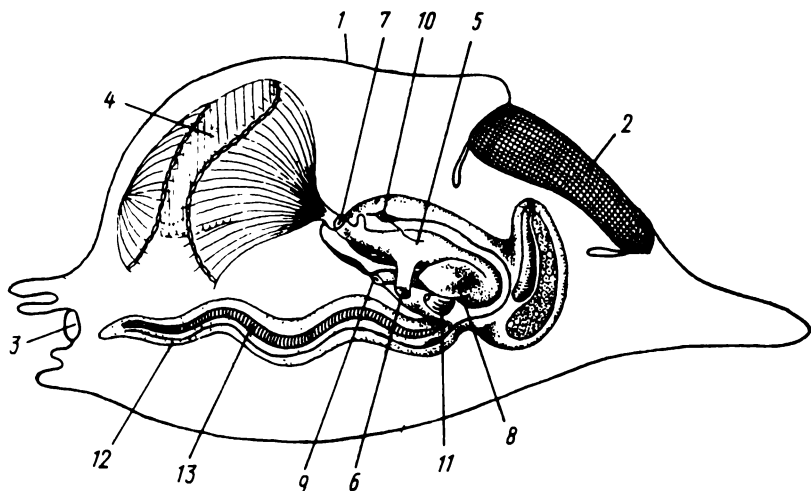


Рис. 4. Строение аппендикулярии:

1— домик, 2— «решетка», 3— выходное отверстие домика, 4— ловчая сеть, 5— глотка, 6— жаберные отверстия, 7— рот, 8— желудок, 9— анальное отверстие, 10— нервный ганглий, 11— сердце, 12— хвост, 13— хорда

попеременно гонит кровь то в сторону глотки, то к остальным участкам тела. Хвост плоский, сжатый с боков. Вдоль его центральной оси проходит хорда в виде полого тяжа, внутренность которого заполнена не клеточным веществом. Хорда окружена соединительно-тканной оболочкой; по бокам ее расположены мускульные тяжи.

Выделения эпидермиса мантии аппендикулярий не содержат туницина и образуют не тунику, а слизистый домик с отверстием в передней части, закрытым «решеткой» из загустевших слизистых нитей. В задней части домика имеется выходное отверстие меньшего диаметра. Животное, расположенное внутри домика, энергично работает хвостом, создавая ток воды. Мелкие живые организмы, прошедшие с током воды сквозь решетку входного отверстия, концентрируются в «ловчей сети», составленной слизистыми нитями, и отсюда попадают в ротовое отверстие. Одновременно ток воды, вырывающийся из выходного отверстия, создает реактивную тягу, толкая домик с аппендикулярией вперед. Аппендикулярии регулярно разрушают свой домик и формируют новый.

У аппендикулярий нет бесполого размножения и отсутствует стадия личинки. Оплодотворенные прямо в яичнике яйца развиваются в теле матери. Созревшие молодые особи выходят наружу, разрывая стенки тела материнского организма, который при этом погибает. Они вполне похожи на взрослых животных, отличаясь от них лишь недоразвитием пищеварительной системы; она полностью формируется лишь по выходе в толщу воды.

Строение и характер развития аппендикулярий позволяют рассматривать их как фиксированную на весь жизненный цикл стадию личинки, приобретшей способность к половому размножению. Размножение в личиночной стадии (*неотения*) известно для ряда таксонов животных, в том числе и для позвоночных (например, представители хвостатых земноводных амбистомы, личинка которых — аксолотль — нормально размножается половым путем).

### 3. Место оболочников в системе и эволюции хордовых

Обобщая особенности строения оболочников, отметим, что, невзирая на их внешнее и биологическое своеобразие, у этих животных имеются характерные для типа хордовых признаки. Это прежде всего наличие пронизанной жаберными щелями глотки, что свойственно всем оболочникам во взрослом состоянии. В личиночной стадии обнаруживается хорда; у взрослых она присутствует только у аппендикулярий. Центральная нервная система, у оболочников расположена, как и у всех хордовых, на спинной стороне. Анализ ее развития в онтогенезе показывает, что она берет начало от нервной трубки, лишь вторично превращающейся в плотный ганглий с отходящими от него стволами. Сердце, как это и свойственно хордовым, расположено на брюшной стороне полости тела. Сходно с остальными хордовыми происходит и эмбриональное развитие.

В то же время оболочники демонстрируют ряд особенностей, сближающих их с некоторыми таксонами беспозвоночных животных. Всем оболочникам свойствен фильтрующий тип питания — признак, сближающий низших хордовых с рядом групп беспозвоночных, в том числе с их непосредственными предками. Наличие кожно-мышкульного мешка тоже более свойственно низшим вторичнополостным животным, чем хордовым, хотя в его строении у оболочников имеются свои особенности, не позволяющие прямо гомологизировать мантию этих животных со сходными структурами червей. То же можно сказать и о незамкнутости кровеносной системы: такой ее тип свойствен многим беспозвоночным, но вряд ли может использоваться для прямых филогенетических построений. Наибольшее сходство с некоторыми водными беспозвоночными обнаруживается в биологии размножения оболочников: гермафродитизм и бесполое размножение, в том числе в его наиболее выраженной форме правильного чередования полового и бесполого поколений (*метагенез*).

Своеобразна и выделительная система оболочников. Так, у асцидий она представлена почечными пузырьками, сидящими на внутренней стенке мантии (иногда и на стенках кишечника). Это выделительные органы накопительного типа: в пузырьках откладываются кристаллы мочевой кислоты. Во внешнюю среду они не выделяются. С другой стороны, некоторым оболочникам наряду с этим свойственно выведение растворимых в воде продуктов азотистого



обмена в виде аммиака, что встречается и у других хордовых, в том числе у позвоночных животных.

На основе этих данных происхождение оболочников можно представить по-разному. Наиболее вероятно, что предки этого подтипа были подвижными придонными фильтраторами, обладающими всеми специфическими чертами хордовых. Но дальнейшая эволюция этой группы шла по линии освоения придонного пространства и была связана с вторичным переходом к сидячему образу жизни. На этой основе были утрачены особенности строения, связанные с активным движением в толще воды (в первую очередь хорда), и сформировался тип строения, наилучшим образом обеспечивающий потребности сидячего фильтратора. «Хордовость» в плане строения рекапитулирует лишь на стадии расселительной личинки, которая для сидячих форм биологически необходима.

При таком подходе сальп следует рассматривать как более поздние формы, перешедшие к плавающему образу жизни на новой морфологической основе — с использованием струи воды, выталкиваемой из атриальной полости через клоакальный сифон. Положение аппендикулярий менее ясно: они могут рассматриваться как неотенические формы каких-то сидячих предков, но могут быть и «отражением» этапа, предшествовавшего переходу оболочников к сидячему образу жизни. Достоверных данных, подтверждающих какую-либо из этих гипотез, не имеется.

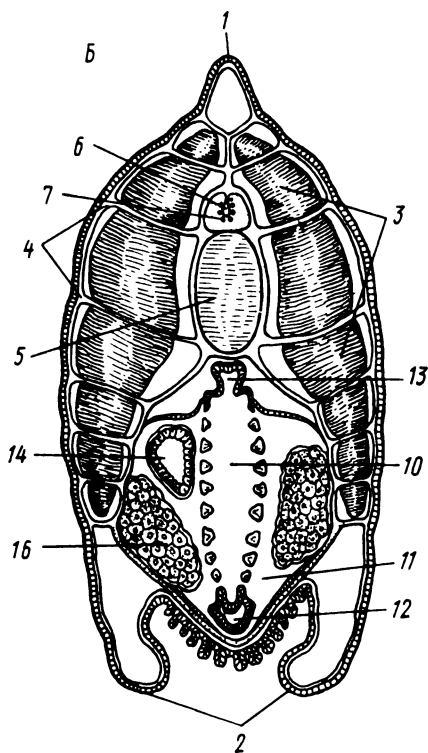
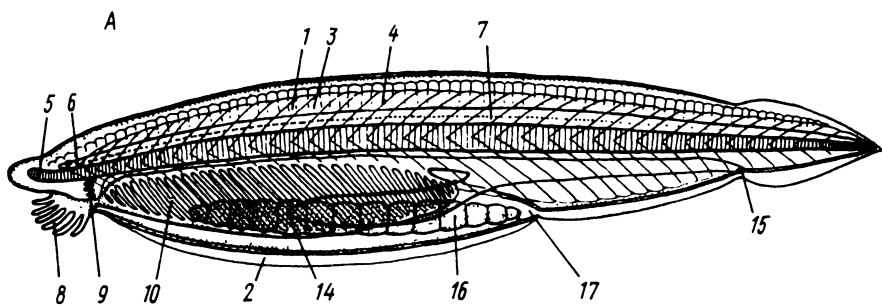
## ГЛАВА II

### ПОДТИП БЕСЧЕРЕПНЫЕ (ACRANIA)

В отличие от оболочников бесчерепные (типичный их представитель — ланцетник *Branchiostoma lanceolatum*) обладают всеми характерными признаками хордовых, включая четко выраженное взаимное расположение систем органов. Все бесчерепные — фильтраторы, способные к активному плаванию в толще воды с помощью боковых изгибов тела. Некоторые ланцетники (например, семейства Amphioxidae) ведут пелагический образ жизни, большинство же — придонные формы, зарывающиеся в грунт и выставляющие наружу только головной конец. Способность к активному плаванию позволяет таким формам менять местоположение, вплоть до довольно далеких миграций, свойственных некоторым видам. Особенности организации бесчерепных хорошо соответствуют их активной жизни.

#### 1. Строение ланцетника

Форма тела ланцетника (рис. 5) овальная, сужающаяся к хвосту. Тело покрыто однослойным эпителием и кутикулой, выделяемой эпителиальными клетками. Под эпителием находится тонкий слой



**Рис. 5. Строение ланцетника. А — общая схема; Б — поперечный срез в области глотки:**

1— плавниковая складка, 2— метоплеуральные складки, 3— миомеры, 4— миоसेпты, 5— хорда, 6— нервная трубка, 7— глазки Гессе, 8— предротовые щупальца, 9— парус, 10— глотка, 11— атриальная полость, 12— зндосталь, 13— наджаберная бороздка, 14— печеночный вырост, 15— анальное отверстие, 16— гонады, 17— атриопор

соединительной ткани — кориум. Спинная сторона туловища и хвост окаймлены кожной плавниковой складкой. Тело сплющено с боков; вдоль брюшной стороны тянутся парные *метаплевральные складки*, соединяющиеся с подхвостовой частью плавниковой складки. Такое строение облегчает стабилизацию положения тела в водной среде и увеличивает площадь соприкосновения с ней, что важно при движении с помощью изгибов тела.

**Опорно-двигательная система.** Основу опорной системы составляет *хорда*, расположенная вдоль тела от головного до конца хвостового его отделов. Хорда заключена в соединительнотканый чехол, отростки которого формируют опорные элементы плавниковой складки, имеющие вид хрящеподобных столбиков, а также проникает между отдельными порциями мускулатуры (*миомерами*), образуя разделяющие их *миосепты*. Миомеры, разделенные миосептами, примыкают к хорде с обеих сторон. Мускулатура поперечно-полосатая; отдельные миомеры имеют конусовидную форму и как бы вдвинуты один в другой; при этом расположение их асимметрично: напротив середины каждого миомера с правой стороны лежит миосепта на левой, и наоборот. Последовательное сокращение мышечных сегментов вызывает боковые изгибы тела, волнообразно перемещающиеся от головы к хвосту. Закономерный характер мышечных сокращений регулируется центральной нервной системой (см. ниже).

Хорда ланцетника на переднем конце простирается дальше, чем нервная трубка; отсюда название единственного класса этого подтипа — Головохордовые (*Cephalochordata*). Хорда составлена большим числом поперечных мышечных пластинок, окруженных соединительнотканной оболочкой. Отдельные пластинки разделены полостями, но контактируют с соседними с помощью коротких выростов. В месте контакта оболочки хорды с оболочкой нервной трубки имеются утолщенные участки, к которым примыкают мотонейроны и выросты поперечных мышечных пластинок. Сократительный белок мышц хорды по своим свойствам близок к парамиозину, свойственному, например, запирательным мышцам моллюсков, и при сокращении обеспечивает жесткость хорды; это особенно выражено при малых углах ее изгибания, что характерно для быстрого плавания. Активация мышечного напряжения определяется возбуждением особых нервных клеток (клетки Роде) в центральной нервной системе. Активность этих клеток синхронизирует изгибание хорды с «волной» сокращения миотомов. Наличие полостей («вакуолей») между отдельными пластинками способствует использованию хорды и как гидроскелета.

Большая роль мышечного напряжения в опорной функции хорды сближает этот орган с нотохордом представителей подтипа полухордовых; нередко хорда бесчерепных прямо обозначается как нотохорд.

Центральная нервная система. Над хордой располагается нервная трубка с полостью внутри (невроцель). В стенках нервной трубки имеются простые светочувствительные органы — *глазки Гессе*, каждый из которых состоит из двух клеток: светочувствительной и подстилающей ее пигментной. Тело ланцентника полупрозрачно, поэтому расположение глазков Гессе вдоль его оси несет информацию о степени погруженности тела в грунт.

От нервной трубки метамерно (соответственно чередованию миомеров) и отдельно друг от друга отходят брюшные и спинные корешки нервов. Соответственно асимметрии мышечных сегментов нервные корешки правой и левой сторон также асимметричны. Брюшные корешки содержат двигательные волокна, следующие в соответствующий мышечный сегмент. Здесь они сопряжены с выростами саркоплазмы мускульных волокон, отделяясь от них мембранами. Спинные корешки включают как двигательные (иннервируют мускулатуру внутренних органов), так и чувствующие (ветвятся в коже) волокна. Характерно, что чувствующие волокна не образуют узлов вне нервной трубки, как это свойственно позвоночным (см. гл.V), а их нейроны находятся внутри спинного мозга.

На всем протяжении нервной трубки располагаются особого типа нейроны (*клетки Роде*), которые дендритами связаны с чувствующими волокнами спинных корешков, а аксонами — друг с другом, передавая возбуждение вдоль спинного мозга. Кроме того, аксоны этих клеток связаны с соматическими моторными клетками. Это определяет участие системы клеток Роде в синхронизации мышечного напряжения хорды с сокращениями туловищной мускулатуры, о чем говорилось выше.

Выраженного головного мозга у бесчерепных нет. В передней части нервной трубки неvroцель несколько расширяется. Экспериментально показано участие этого отдела центральной нервной системы в регуляции двигательных актов: его повреждения ведут к нарушению координации движений. К расширенной части нервной трубки прилегает примитивный орган обоняния — *ямка Келликера*, открывающаяся на поверхности тела на левой стороне головного конца животного. На дне расширенной части располагается так называемая воронка, содержащая скопление ганглионарных клеток.

Современными исследованиями в стенках передней части нервной трубки обнаружены скопления (ядра) нейросекреторных клеток, морфологически и гистохимически близких к примитивной гипоталамической системе (см. гл. V) позвоночных животных. Экспериментально показано, что продуцируемые этими клетками секреты обладают гонадостимулирующим действием. В этом они также сходны с нейросекреторными ядрами гипоталамуса позвоночных.

Таким образом, несмотря на относительную простоту строения, центральная нервная система бесчерепных практически осуществляет все главные функции, свойственные этой системе высших хордовых животных — позвоночных.

**Пищеварительная система. Дыхание.** Все бесчерепные — фильтраторы. У ланцетника ротовое отверстие лежит в глубине *предротовой воронки*, окруженной щупальцами. Рот окружен *парусом*, имеющим многочисленные выросты, покрытые мерцательным эпителием, и короткие щупальца, препятствующие проникновению крупных частиц. Пищеварительная трубка начинается обширной *глоткой*, пронизанной многочисленными (более 100) жаберными отверстиями, соединяющими полость глотки с атриальной полостью (см. ниже, с. 264). На внутренней поверхности межжаберных перегородок располагаются клетки реснитчатого эпителия, которые вместе с мерцательным эпителием паруса создают постоянный ток воды. Кроме того, в стенках межжаберных перегородок проходят тонкие кровеносные сосуды; омываемые током воды, они обеспечивают газообмен. Специализированных органов дыхания у бесчерепных нет. Помимо газообмена в стенках глотки, этот процесс происходит и по всей поверхности тела.

Постоянный ток воды из глотки через жаберные щели создает проблему удержания взвешенных в воде пищевых частиц (главным образом детрит, а также фитопланктонные организмы). Этой цели служит система желобков, выстланных слизистыми и реснитчатыми клетками. Наиболее крупный желобок — *эндостиль* — проходит вдоль брюшной стенки глотки и полукольцевыми желобками, идущими вдоль межжаберных перегородок, соединяется с *наджаберной бороздкой*, имеющей такое же строение. Движениями ресничек капельки слизи гонятся по эндостилю вперед, по межжаберным перегородкам — вверх, а по наджаберной бороздке — назад, в пищевод. На этом пути капли слизи осаждают на своей поверхности мелкие органические частицы и таким путем транспортируют их в кишечник. Срывающиеся с наджаберной бороздки капли слизи создают «слизевой занавес» перед жаберными отверстиями, что увеличивает эффективность экстракции пищевых частиц из потока воды при дыхании.

Кишечник ланцетника короткий и просто устроенный; от его начальной части отходит крупный полый *печеночный вырост*, слепой конец которого направлен вдоль глотки к головному концу тела. Кишечник заканчивается анальным отверстием, открывающимся наружу у основания подхвостового плавника. В стенках кишечника и печеночного выроста имеются реснитчатые клетки, способствующие продвижению пищи.

Переваривание пищи происходит как в кишечнике, так и в печеночном выросте с участием комплекса ферментов, вырабатыва-

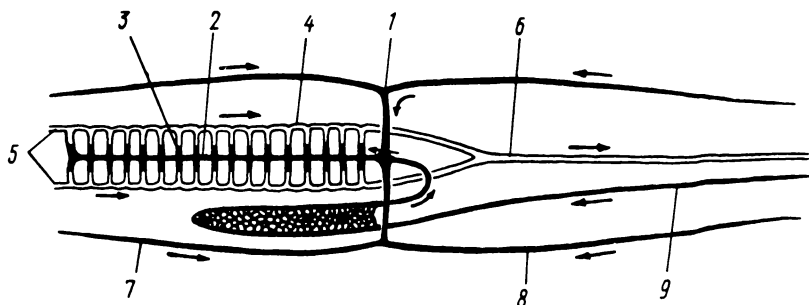


Рис. 6. Схема кровеносной системы ланцетника:

1— кювьеровы протоки, 2— брюшная аорта, 3— жаберные артерии, 4— корни спинной аорты, 5— сонные артерии, 6— спинная аорта, 7— передние кардинальные вены, 8— задние кардинальные вены, 9— подкишечная вена

емых секреторными клетками эпителия кишечника и экскретируемых в его просвет. Кроме того, для ланцетника характерно внутриклеточное пищеварение, при котором отдельные клетки кишечного эпителия захватывают пищевые частицы и переваривают их в своих пищеварительных вакуолях. Такой способ пищеварения у позвоночных животных отсутствует.

Кровеносная система (рис. 6). Расположение главных кровеносных сосудов у бесчерепных очень похоже на схему кровеносной системы водных позвоночных и нередко рассматривается как ее «прототип». Главное отличие заключается в том, что у бесчерепных отсутствует центральный орган кровообращения — сердце. В том месте, которое соответствует положению сердца позвоночных, находится *венозный синус* — расширение, в которое впадают парные венозные сосуды — *кювьеровы протоки*, собирающие кровь от главных вен. От места слияния этих сосудов отходит вперед расположенная под глоткой непарная *брюшная аорта*, от которой ответвляется большое количество жаберных артерий. В основании этих артерий имеются расширения (иногда их называют «сердца»), пульсация которых способствует движению крови по сосудам. В жаберных артериях кровь осуществляет газообмен с омывающей межжаберные перегородки водой<sup>1</sup>. На спинной стороне кровь собирается в парные *корни спинной аорты*, откуда часть ее по парным *сонным артериям* направляется в головной конец тела, а часть — по непарной *спинной аорте* — ко всем остальным органам и тканям.

Прошедшая тканевый газообмен венозная кровь по многим сосудам собирается в крупные парные *кардинальные вены* (передние

<sup>1</sup> Напомним, что газообмен осуществляется и в кожных сосудах поверхности тела. Таким образом, первичная функция жаберных щелей, вероятно, связана с питанием, и лишь позднее они включаются в дыхательную функцию.

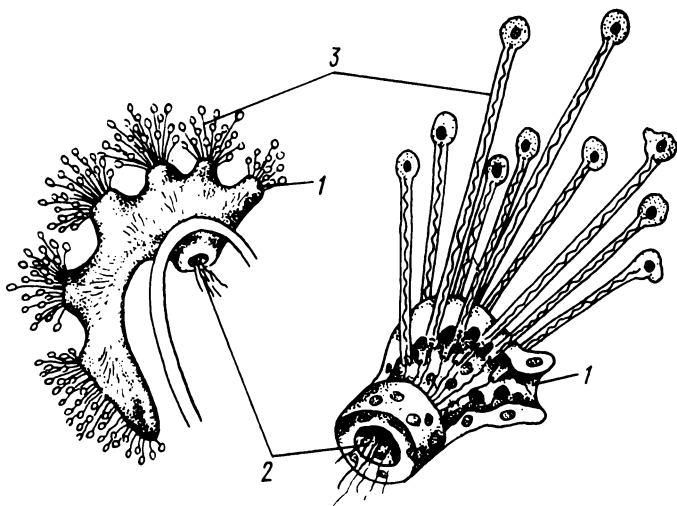


Рис. 7. Метанефридий ланцетника:

1— отверстие в целом, 2— отверстие в атриальную полость, 3— солелоциты

и задние), вливающиеся в кювьеровы протоки. От кишечника кровь следует по непарной *подкишечной вене*, которая ветвится в стенках печеночного выроста, образуя воротную систему, по функции сходную с воротной системой печени позвоночных (нейтрализация ядовитых веществ, запасание гликогена). Отсюда кровь по короткому непарному сосуду — *печеночной вене* — попадает в венозный синус.

Таким образом, головохордовым свойствен единственный круг кровообращения, как и первичноводным позвоночным.

Принято считать, что кровеносная система ланцетника замкнутая. Действительно, здесь нет кровеносных лакун, но нет и настоящих капилляров (тончайших сосудов с однослойными стенками): из мелких артериальных сосудов кровь попадает в межклеточные пространства (функционально они соответствуют капиллярам), а отсюда собирается в мелкие вены.

Кровь ланцетника бесцветная, не содержит дыхательных пигментов; перенос газов осуществляется путем их растворения в плазме, а газообмен определяется разницей парциального давления газов, растворенных в плазме и в окружающей воде.

**Выделительная и половая система.** Выделительная система бесчерепных принципиально отличается от таковой позвоночных животных и весьма сходна с метанефридиями высших червей. Она представлена многочисленными метамерно расположенными трубочками эктодермального происхождения. Каждая такая трубочка — *нефридий* (рис. 7) — открывается отверстиями с одной стороны в

целом, а с другой — в атриальную полость. Отверстие, направленное в целом, закрыто группой специализированных булавовидных клеток — *соленоцитов*, в которых имеется узкий канал, содержащий мерцательный волосок. Биениями этого волоска целомическая жидкость, содержащая продукты метаболизма, прогоняется через трубочку и выводится в атриальную полость, откуда поступает во внешнюю среду.

На спинной части глотки расположен особый *нефридий Гатчека* с большим числом соленоцитов, концентрирующихся вблизи крупного сосудистого клубочка.

Половая система ланцетника представлена серией парных половых желез (гонад), расположенных у стенок атриальной полости. Бесчерепные раздельнополы. Гонады самцов и самок внешне сходны и отличаются лишь по величине половых клеток (яйцеклетки крупнее). Созревшие половые клетки через разрыв стенки гонады попадают в атриальную полость, откуда током воды выводятся наружу через атриопор. Развитие происходит в водной среде и характеризуется тем, что имеется личиночная стадия. Строение личинки весьма своеобразно: на ранних стадиях она отличается асимметричным расположением рта (на левой стороне) и жаберных щелей (на правой стороне), число которых вначале невелико. Лишь позднее один ряд жаберных щелей перемещается на брюшную, а затем на левую сторону, а рот смещается вниз. Число жаберных отверстий увеличивается путем прорыва дополнительных щелей и формирования продольных перегородок в уже имеющихся. Личинка активно движется с помощью ресничек, покрывающих тело, а позднее и боковыми изгибами туловища, подобно взрослым формам. Ей свойственно активное питание мелкими планктонными животными; околотротовая воронка со щупальцами формируется только к концу личиночного развития, когда личинка, подобно взрослому организму, переходит к жизни на дне.

Атриальная полость. Как уже говорилось, отверстия жаберных щелей и метанефридиев открываются в атриальную полость; сюда же поступают созревшие яйцеклетки и сперматозоиды. Все это указывает на связь атриальной полости с внешней средой; анатомически эта связь представлена отверстием, которое называется *атриопором*, и открывается наружу на брюшной стороне в задней части тела, впереди от анального отверстия. Наиболее четко связь атриальной полости с внешней средой проявляется в характере ее образования. У личинки ланцетника в боковых стенках тела над жаберными отверстиями формируются продольные метаплеуральные складки. Они постепенно разрастаются в поперечном направлении и вниз, а затем срастаются между собой. Пространство между этими складками и представляет собой атриальную полость. Иными словами, атриальная полость — это часть внешней среды, захваченная мета-



плевральными складками. Атриальная полость (см. рис. 5) охватывает глотку, часть кишечника, большую часть поверхности гонад, занимая обширное пространство и существенно вытесняя целом, который сохраняется лишь в виде парных полостей вдоль верхнего края глотки, а также в эндостиле и в метаплевральных складках.

Биологическое значение атриальной полости связано с характером образа жизни ланцетника. При зарывании в грунт выход воды из жаберных щелей затрудняется, частицы грунта могут попадать в жаберные отверстия и засорять их. Формирование атриальной полости, стенки которой отделяют жаберные отверстия от соприкосновения с грунтом, снимает это препятствие. Вода, с силой выходящая из атриопора, размывает грунт в этом месте, обеспечивая свободное дыхание и выведение продуктов обмена. Как уже сказано, у личинок ланцетника, ведущих пелагический образ жизни, атриальной полости нет. Нет ее и у нескольких видов семейства Amphioxidae, ведущих пелагический образ жизни и во взрослом состоянии<sup>1</sup>

## 2. Место бесчерепных в системе и эволюции хордовых

Несмотря на большое сходство строения бесчерепных с высшими хордовыми (подтип Vertebrata), считать их прямыми предками этого подтипа нет оснований. В организации ланцетника имеется много особенностей, не только не свойственных позвоночным, но и не типичных для хордовых вообще. Таково, например, строение выделительной системы в виде метанефридиев эктодермального происхождения (у всех позвоночных органы выделения закладываются в мезодерме). Примитивный признак, сближающий бесчерепных с рядом беспозвоночных животных, — прогон воды через фильтрующий аппарат с помощью мерцания ресничек; то же относится к механизму передвижения пищи в кишечнике. Внутриклеточное пищеварение, частично свойственное бесчерепным, отсутствует у высших хордовых. Показано также, что по составу и варибельности тканевых ферментов ланцетник ближе к беспозвоночным животным, чем к высшим хордовым.

Образование атриальной полости, не свойственной позвоночным, — явный признак специализации, связанной с образом жизни. Напомним, наконец, отсутствие у них сердца и специализированных органов дыхания.

Можно полагать, что в своей эволюции бесчерепные происходят от придонных активно плавающих и питающихся форм (на это, в

---

<sup>1</sup> Некоторые исследователи полагают, что это не самостоятельные виды, а личинки ланцетников сем. Eriponichidae, поскольку до сих пор не найдено особей с развитыми гонадами.

частности, указывают строение и образ жизни личинки), упростившихся и приобретших некоторые черты специализации в связи с переходом к жизни на дне и пассивному фильтрующему типу питания.

Филогенетические связи между тремя подтипами хордовых животных следует искать, как уже говорилось, на уровне слабоподвижных олигомерных донных животных, отличающихся билатеральной симметрией, вторичной полостью тела и признаками вторичноротых. От этих гипотетических предков возникли три главных направления эволюции типа Chordata (может быть, это произошло на уровне кальцихордат; см. с. 249): переход к сидячему образу жизни, связанный с регрессивными явлениями и с повторным выходом в толщу воды на новой морфологической основе (Tunicata); эволюция по пути приспособления к жизни на дне и вблизи него с сохранением активного плавания в сочетании с пассивным питанием (Ascapia); прогрессивное развитие активных форм локомоции и питания на основе типичного для хордовых плана строения (Vertebrata)<sup>1</sup> В последнем случае на уровне подтипа бесчерепных (а точнее — их предков) в эволюции сложился «удачный» характер строения и взаимного расположения главных функциональных систем, открывший возможность прогрессивной эволюции в этом направлении, что параллельно вело к повышению уровня энергетического метаболизма и общей биологической активности.

### 3. Эмбриогенез. Закладка зародышевых листков и основных систем органов

Для того чтобы четко понимать эволюционные преобразования различных систем органов и устанавливать гомологии отдельных структур, следует ознакомиться с принципами их формирования в эмбриогенезе. Сделать это удобнее на примере ланцетника (рис. 8), поскольку у позвоночных эмбриональное развитие, сохраняя принципиальные закономерности, в конкретном выражении вторично усложнено и специализировано в отдельных таксонах.

Яйцо ланцетника практически не содержит желтка и потому претерпевает полное равномерное дробление. Возникает группа клеток, которые затем раздвигаются и образуют полый шар — *бластулу*. В зависимости от величины клетки в бластуле выделяются *анимальный* (более мелкие клетки) и *вегетативный* (крупные

---

Существует и другая гипотеза, согласно которой первичными были сидячие формы, сходные с современными оболочниками, а обе группы с активным плаванием возникли на основе подвижной неотенической личинки этих животных. Эта гипотеза не согласуется с современными данными о кальцихордатах. Кроме того, о первичности подвижных предков свидетельствует и ряд морфологических особенностей.

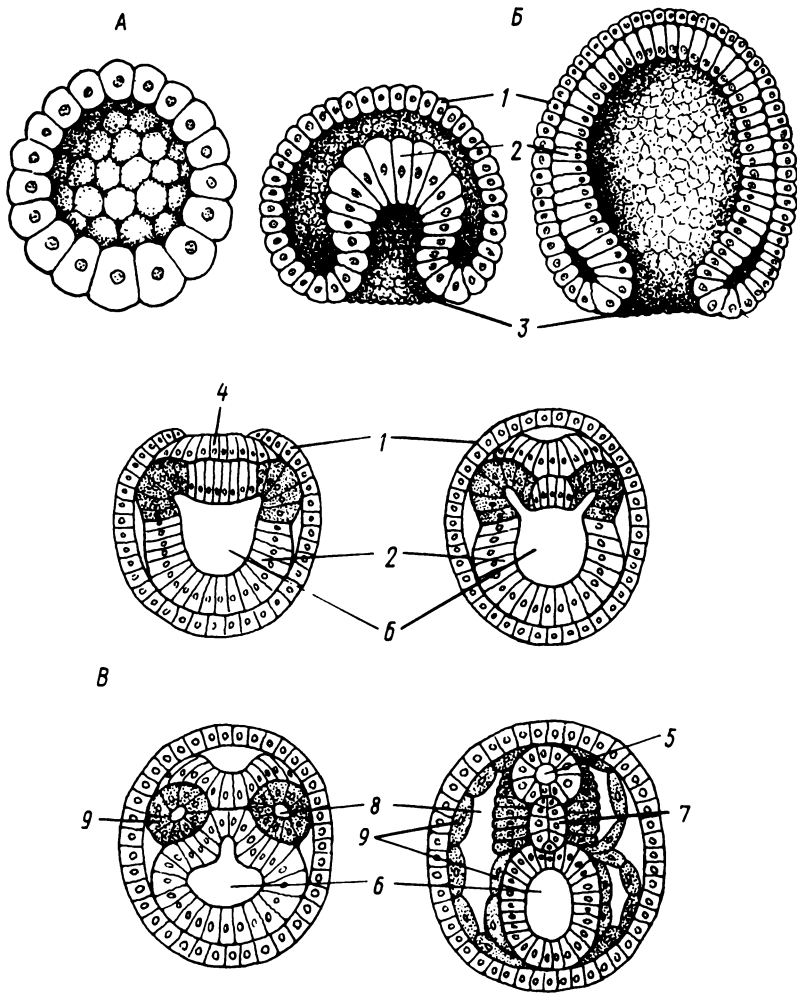


Рис. 8. Схема эмбрионального развития ланцетника. А — бластула; Б — гастрюла; В — дифференцировка зародышевых листков:

1 — эктодерма, 2 — энтодерма, 3 — бластопор, 4 — нервная пластинка, 5 — нервная трубка, 6 — полость кишечника, 7 — хорда, 8 — целом, 9 — мезодерма

клетки) полюса. Клетки вегетативного полюса начинают впячиваться в полость бластулы, постепенно полностью ее вытесняя. Образуется двухслойный зародыш — *гастрола*, состоящая из двух зародышевых листков: *эктодермы* (наружный) и *энтодермы* (внутренний); полость гастролы открывается наружу отверстием — *бластопором* (или *гастропором*).

На поперечных разрезах гастролы видна дальнейшая дифференциация зародышевых листков. Часть клеток эктодермы на спинной стороне зародыша уплощается, образуя продольную *нервную пластинку*. Постепенно нервная пластинка образует желобок, а затем сворачивается в нервную трубку; полость ее вначале на переднем конце соединяется отверстием (*невропор*) с наружной средой, а на заднем — *нервно-кишечным каналом* с полостью кишечника. Позднее оба соединения зарастают. Эктодерма постепенно обрастает участок, дифференцировавшийся в нервную трубку, образуя сплошной покров. Таким образом, эктодерма дает начало покровам тела (эпидермальный слой кожи) и центральной нервной системе.

Энтодерма тоже претерпевает процесс дифференциации. Основная часть ее образует кишечную трубку, полость которой соответствует полости гастролы. Она связана с наружной средой на заднем конце анальным отверстием, которое прорывается на месте временно зарастающего бластопора, а на переднем — самостоятельно формирующимся ротовым отверстием. В стенках кишечной трубки появляются выросты, один из которых располагается на спинной стороне; позднее он отшнуровывается и превращается в продольно расположенную непарную хорду, не содержащую полости. Кроме того, по бокам верхней части стенки кишечника возникают парные «карманы». Эти парные выросты в конце концов обособляются от стенок кишечника, сохраняя в себе полость, которая и становится вторичной полостью тела (целом). Процесс этот идет метамерно, и общая целомическая полость образуется путем слияния полостей отдельных мезодермальных сегментов. Ткань, составляющая стенки этих выростов, представляет собой третий зародышевый листок — *мезодерму*. Таким образом, из энтодермы формируются внутренняя (эпителиальная) стенка кишечника и хорда; от нее же берет начало мезодерма.

В дальнейшем мезодермальные выросты разрастаются вниз, окружая кишечник, и при этом дифференцируются на метамерно расположенные вдоль хорды *сомиты* и охватывающие кишечник *боковые пластинки*. Стенки сомитов дают начало метамерной осевой мускулатуре и соединительной ткани, составляющей внутренний слой кожи (кориум), оболочку хорды и нервной трубки, миосепты. У позвоночных животных определенный отдел сомитов (склеротом) формирует внутренний осевой скелет. Из стенок боковых пластинок возникают мускулатура кишечника, его соединительнотканная обо-

дочка, брюшина (мезентерий), два листка которой охватывают внутренние органы и «подвешивают» их к стенкам тела, а также стенки кровеносных сосудов. Особый участок мезодермы, прилежащий к брюшной стенке сомитов, дает начало гонадам.

Таким образом, мезодерма служит источником формирования внутреннего скелета, мускулатуры, соединительной ткани и кровеносной системы. У позвоночных из этого зародышевого листка образуется и выделительная система: выводные каналы почек (нефроны) формируются особым участком мезодермы на стыке сомитов и боковых пластинок<sup>1</sup>

## РАЗДЕЛ ВТОРОЙ

### ПОЗВОНОЧНЫЕ (VERTEBRATA)

Отличительные особенности подтипа позвоночных животных складываются из следующих ключевых признаков строения:

1. Нервная трубка в передней части дифференцируется в сложно сконструированный головной мозг, внутренние полости которого соответствуют продолжению спинномозгового канала и сообщаются с ним.

2. Хорда закладывается как провизорный орган у всех представителей подтипа, а у взрослых животных частично или полностью замещается позвончиком, элементы которого образуются в соединительнотканной оболочке хорды.

3. Вокруг головного мозга формируется череп; кроме мозговой коробки (осевой череп) в состав его входят опорные элементы ротового и жаберного аппарата (лицевой или висцеральный череп). По признаку присутствия черепа подтип позвоночных имеет еще одно название — Черепные (Craniata).

4. На межжаберных перегородках образуются специализированные органы дыхания — жабры. У наземных позвоночных жаберные щели сохраняются лишь на определенных стадиях онтогенеза; у взрослых форм существуют лишь те элементы жаберного аппарата, которые сохранили (в измененном виде) функциональное значение.

5. Кровеносная система замкнутая. Имеется центральный орган кровообращения — сердце, лежащее на брюшной стороне.

6. Выделительная система представлена сложно организованными почками, выполняющими помимо выделительной функцию регуляции водно-солевого обмена.

---

<sup>1</sup> У ланцетника, как уже говорилось, нефридии имеют эктодермальное происхождение.

Эволюция высших хордовых подтипа позвоночных шла на основе принципов строения, свойственных всем хордовым. Но при этом нельзя забывать, что процесс эволюции всегда происходит в определенных условиях среды, свойства которой жестко определяют возможные конкретные формы организации основных систем органов и организма в целом. В этом выражается тесная связь эволюции морфологического строения с экологическими условиями жизни.

### Г Л А В А III ВОДНЫЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ

Жизнь зародилась в водной среде, и первые позвоночные были типичными водными животными. Среди современных представителей этого подтипа первичноводный образ жизни характерен для трех классов: Круглоротые — Cyclostomata, Хрящевые рыбы — Chondrichthyes, Костные рыбы — Osteichthyes.

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

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

#### 1. Опорно-двигательная система и локомоция

Осевого скелет. Исходно роль осевого опорного скелета играет хорда — упругий тяж, составленный хрящеподобным веществом с большим количеством вакуолизированных клеток. Хорда заключена в соединительнотканную оболочку, в которой уже у низших

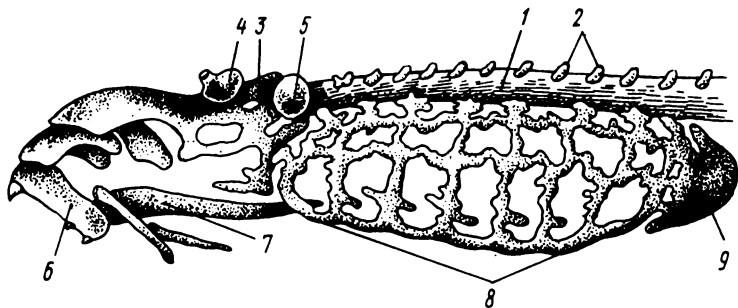


Рис. 9. Скелет миноги (круглоротые):

1— хорда, 2— верхние дуги, 3— черепная коробка, 4— обонятельная капсула, 5— слуховая капсула, 6— хрящ предротовой воронки, 7— хрящ языка, 8— жаберная решетка, 9— околосоудный хрящ

позвоночных — круглоротых — формируются элементы позвонков в виде метамерно расположенных палочковидных хрящей, прикрывающих с боков нервную трубку (рис. 9). Они гомологичны верхним дугам позвонков рыб.

Упругость хорды допускает боковые изгибы тела, особенно в его хвостовом отделе, что и лежит в основе локомоции в плотной водной среде. Непарный хвостовой плавник усиливает эффективность движения, а непарные спинные плавники способствуют стабилизации положения тела (см. рис. 13).

Преобразования осевого скелета в обоих классах рыб, повышающие эффективность плавания, шли по двум направлениям: образование позвоночника, состоящего из большого числа подвижно сочлененных позвонков, и его дифференциация на туловищный и хвостовой отделы. Расчленение единого осевого стержня на позвонки способствовало увеличению гибкости тела, т. е. повышению энергичности плавания. При этом основная локомоторная функция от ундуляции всего тела смещается на изгибы хвоста. Это связано с тем, что изгибам тела препятствует возможность сдавливания внутренних органов, тогда как мускулистый хвост способен развить большую амплитуду движений. Плавание с помощью хвостового плавника используется для длительного перемещения с постоянной скоростью и для совершения бросков, ускорений и быстрых поворотов. У движущихся таким способом рыб хвостовой плавник имеет большую площадь, хвостовой стебель высокий и часто усилен непарными задним спинным и анальным плавниками.

Разделение позвоночника на туловищный и хвостовой отделы имеет как функциональную, так и морфологическую основу. Позвонки закладываются в соединительнотканной оболочке хорды отдельными парными очагами хрящевой ткани. У хрящевых рыб они в течение всей жизни хрящевые, а у костных в онтогенезе хрящ заменяется костью. Верхние элементы позвонков, разрастаясь,

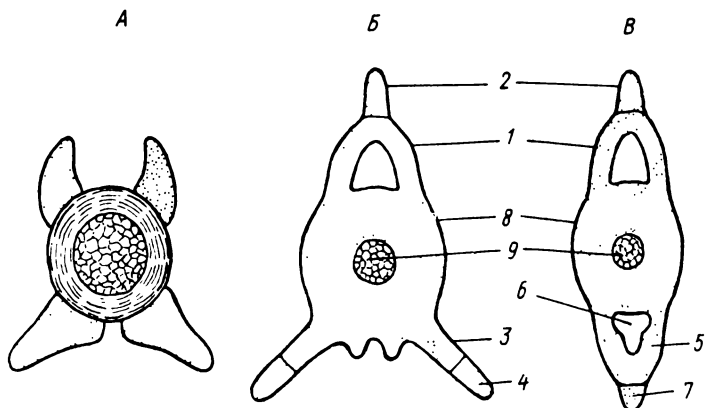


Рис. 10. Схема строения позвонков рыб. А — закладка элементов позвонка; Б — туловищный позвонок; В — хвостовой позвонок:

1— верхние дуги, 2— остистый отросток, 3— поперечный отросток, 4— ребро, 5— нижние дуги, 6— гемальный канал, 7— нижний остистый отросток, 8— тело позвонка, 9— остатки хорды

охватывают спинной мозг с боков и смыкаются наверху, образуя *верхние дуги* с остистым отростком. Нижние закладки позвонка дают начало *поперечным отросткам*, к которым у туловищных позвонков примыкают ребра, поддерживающие стенки брюшной полости и служащие опорой для прикрепления миомеров (рис. 10). В хвостовых позвонках поперечные отростки смыкаются на брюшной стороне, образуя *нижние дуги с гемальным каналом*, в котором расположены крупные кровеносные сосуды, снабжающие хвостовую мускулатуру. Образование гемального канала имеет важное значение, поскольку нижние дуги предохраняют сосуды от сжатия при мощных сокращениях мышц хвоста.

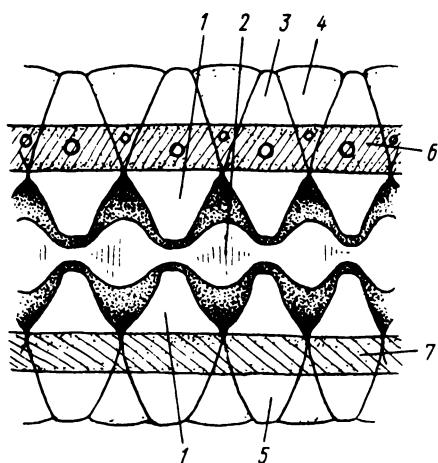


Рис. 11. Продольный разрез хвостовой части позвоночника акулы:

1— тело позвонка, 2— хорда, 3— верхние дуги, 4— вставочные пластинки, 5— нижние дуги, 6— канал, в котором расположен спинной мозг, 7— гемальный канал

Основания всех первичных закладок формируют охватывающее хорду *тело позвонка*. У хрящевых рыб хорда сохраняется в течение всей жизни, заполняя канал, пронизывающий тела позвонков, а между ними — линзообразное пространство, образованное вогнутыми поверхностями соседних позвонков (рис. 11). Частично сохраняется она и



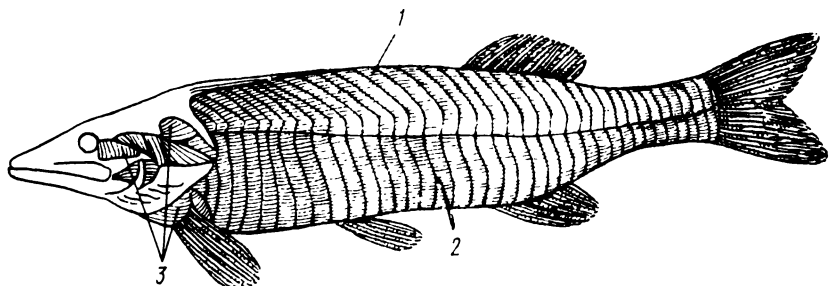


Рис. 12. Мускулатура рыб:

1— миомер, 2— миосепта, 3— мышцы парных конечностей и челюстного аппарата

у низших костных рыб, а у высших групп этого класса (костистые рыбы) полностью вытесняется костными телами позвонков.

Осевая мускулатура круглоротых и рыб (рис. 12) имеет четко выраженное сегментарное строение и состоит из конусовидных миомеров, разделенных соединительнотканными миосептами. Мышечные сегменты круглоротых и рыб симметричны, они иннервируются двигательными корешками спинного мозга. Последовательное сокращение мускулатуры отдельных сегментов вызывает боковые движения тела и хвоста.

Такое строение опорно-двигательного аппарата и обтекаемая форма тела (рис. 13) обеспечивают эффективную локомоцию в плотной среде. Боковые движения хвоста, сочетаясь с сопротивлением среды, препятствующим отклонениям головного конца в стороны, формируют силу, направленную вперед (рис. 14). Такой способ локомоции очень экономичен. Современные исследования гидродинамики показывают, что коэффициент полезного действия при таком типе движения почти в 1,5 раза превосходит эффективность винтовых судовых движителей.

**Чешуя.** Эффективность локомоторного аппарата дополнительно повышает наружный покров из чешуи. Для рыб характерны закладывающиеся в соединительнотканном слое кожи чешуи, состоящие из костной (или близкой к ней) ткани. У хрящевых рыб это плакоидная чешуя, состоящая из расположенных в кориуме дентиновых пластинок, снабженных острым, загибающимся назад шипиком, покрытым твердым эмалевым чехликом (эмаль продуцирует базальный слой эпидермиса). У костных рыб чешуя представлена костными пластинками, также формирующимися в кориуме. У некоторых групп рыб такие пластинки сверху покрыты слоем видоизмененного дентина — космином (космоидная чешуя кистеперых и двоякодышащих) или ганоином (ганоидная чешуя

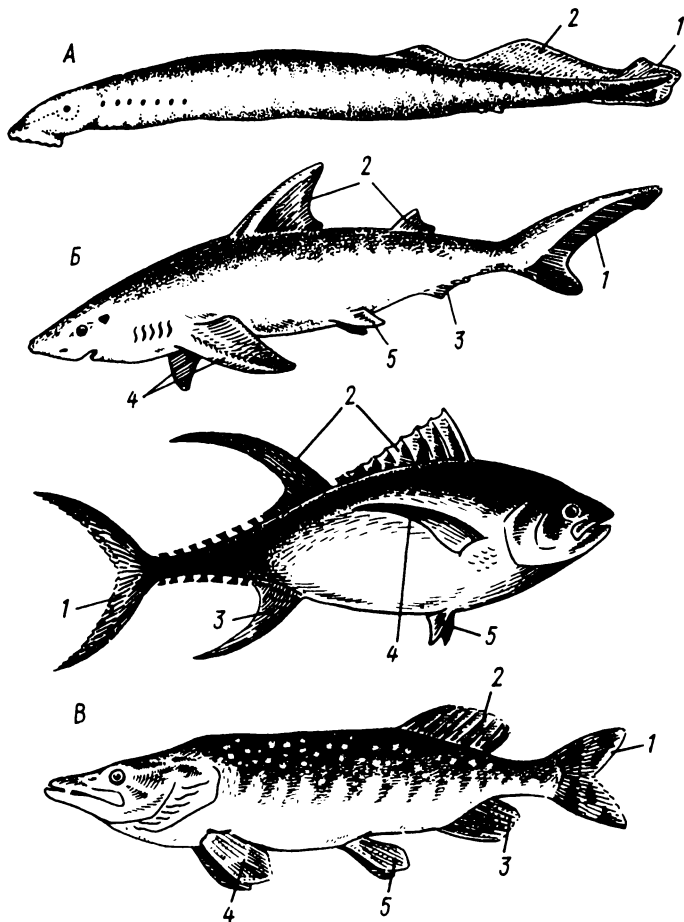


Рис. 13. Внешний вид плавающих водных позвоночных. А — минога; Б — акула; В — костистые рыбы

Непарные плавники: 1— хвостовой, 2— спинной, 3— подхвостовой; парные плавники: 4— грудные, 5— брюшные

многоперов и панцирной щуки). У костистых рыб эласмоидная чешуя составлена только костной тканью и подразделяется на циклоидную с гладким наружным краем и ктеноидную с зубчиками по наружному краю (см. рис. 58).

Исходно чешуи развивались как защитные образования, но в ходе эволюции эта роль закономерно замещалась гидродинамической функцией. Эта функция состоит в ламинаризации обтекающего тело движущейся рыбы потока воды, чему способствуют выступающие части чешуи (шипика, ктеноиды, склериты), обводнение и рыхлость

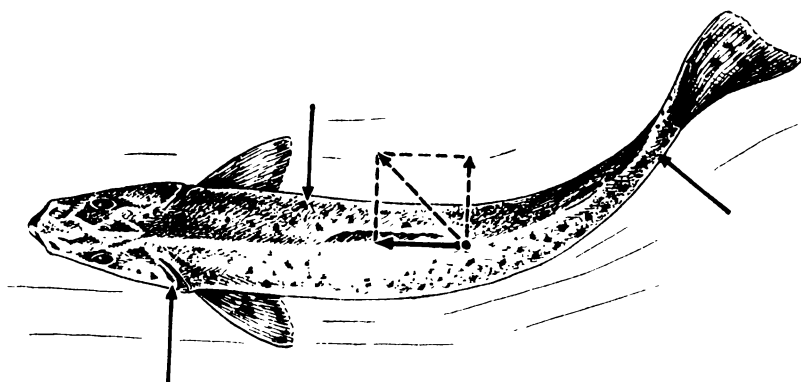


Рис. 14. Схема локомоции рыб. Стрелками обозначены направления сил, в сумме формирующих поступательное движение

эпидермиса, обеспечивающие его демпферную функцию, а также слизь, обильно выделяемая многочисленными одноклеточными железами. Слизь и чешуи участвуют в ламинаризации пограничного слоя как часть единого механизма; показано, что виды с малым числом чешуй (или бесчешуйные) плавают медленно, несмотря на обилие слизи.

**Парные конечности.** В отличие от круглоротых у рыб появляются и парные конечности — грудные и брюшные плавники (см. рис. 13). Несмотря на то что у многих современных рыб они участвуют в общей локомоции, исходно их появление в большей степени было связано с гидродинамической функцией поддержания плавучести. Хотя удельная масса тела рыб и близка к таковой воды, все же у большинства видов она более 1 (у акул и скатов — порядка 1,02—1,08). Это означает, что неподвижная рыба неизбежно будет медленно погружаться. В состоянии активного движения этому процессу противостоит подъемная сила, возникающая при наклонном положении тела (особенно если оно, как у акул, уплощено на брюшной стороне). Интенсификация гидродинамической функции «рулей глубины» началась в эволюции с образования парных, горизонтально расположенных складок тела, которые у современных рыб превратились в парные плавники (рис. 15). Их строение наиболее характерно для активно плавающих хрящевых рыб — акул: они представляют собой горизонтально расположенные кожные лопасти, поддерживаемые системой хрящевых опорных элементов, составля-

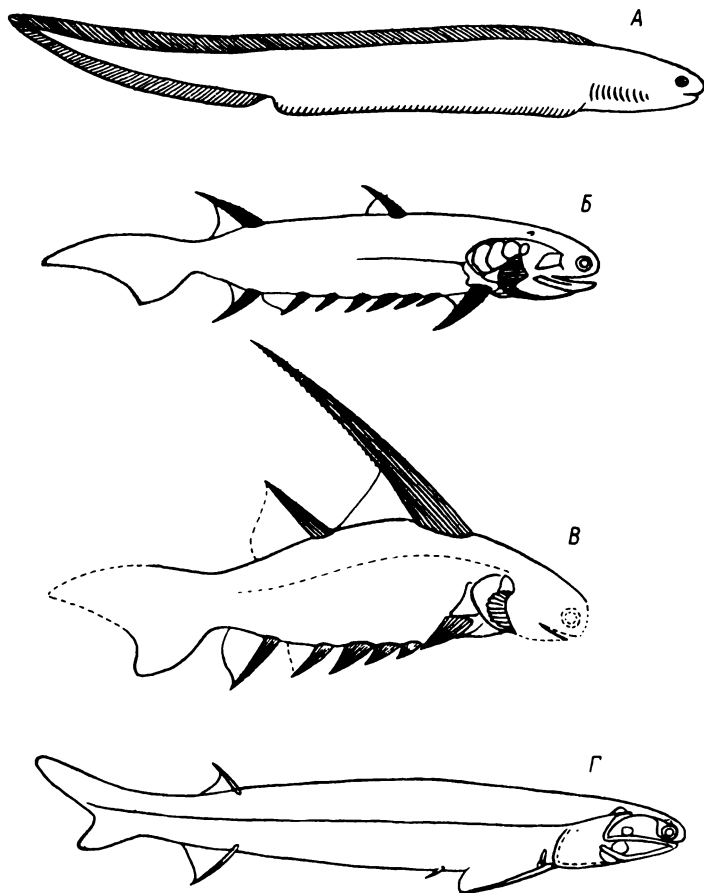


Рис. 15. Происхождение парных плавников (по Шмальгаузену, 1947, и Татаринovu, 1987). А — гипотетическая форма с единой плавниковой складкой; акантодиевые рыбы: Б — *Euthacanthus* (нижний девон), В — *Parexus* (нижний девон), Г — *Acanthodes* (пермь)

ющих скелет парных конечностей (рис. 16), и снабженные специальной мускулатурой. Сходное строение имеют и парные плавники костных рыб, которым свойственно быстрое плавание. Плавники такого типа при движении способны изменять угол встречи с водной средой и таким образом поддерживать движение по горизонтали или перемещаться вверх или вниз (рис. 17). Это увеличивает маневренность передвижения, что биологически выгодно. Повороты в стороны регулируются движениями хвоста.

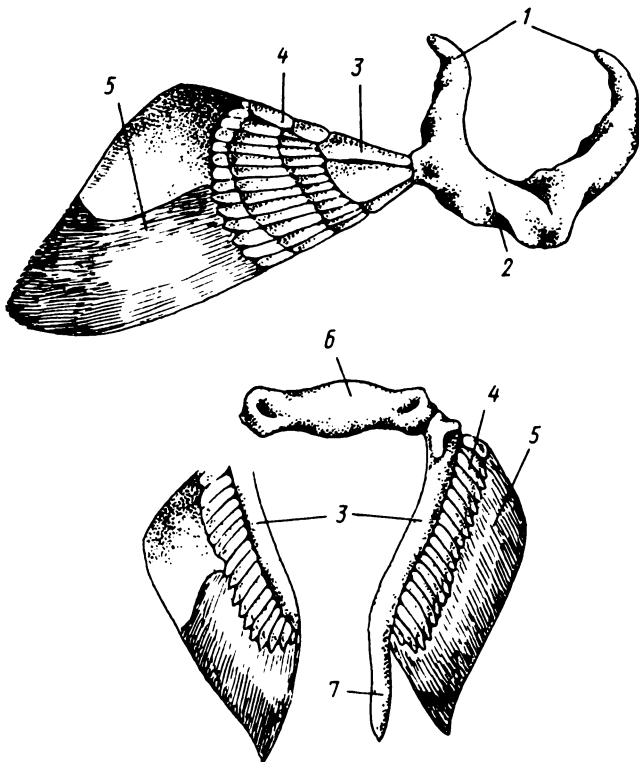


Рис. 16. Скелет парных плавников и их поясов у акулы.

Внизу: слева — самка, справа — самец:

1 — лопаточный отдел пояса грудных плавников, 2 — его коракоидный отдел, 3 — базальные хрящи, 4 — радиальные хрящи, 5 — эластичные нити, 6 — пояс брюшных плавников, 7 — совокупительный вырост базального хряща самца

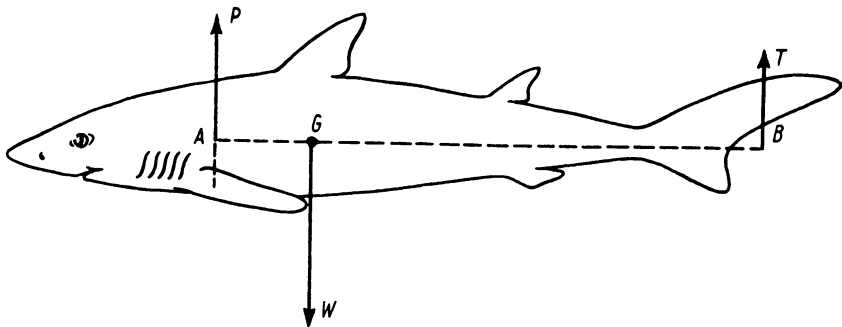


Рис. 17. Схема вертикальных сил, возникающих при поступательном движении рыбы (по Алееву, 1963):

$G$  — центр тяжести,  $W$  — сила тяжести,  $P$  — подъемная сила, создаваемая грудными плавниками,  $T$  — хвостовым плавником,  $A$  —  $B$  — главная ось тела рыбы

Поддержание плавучести у рыб осуществляется и гидростатическим путем. У акулых рыб это обеспечивается накоплением в печени и мышцах большого количества жира, что уменьшает удельную массу тела. Этот способ не маневренный, и функция лабильного регулирования положения тела по отношению к глубине полностью принадлежит парным конечностям (особенно грудным). У костных рыб появился специальный гидростатический орган — *плавательный пузырь*, формирующийся как вырост передней части кишечника. Особая часть кровеносных сосудов позволяет активно регулировать степень заполнения плавательного пузыря газом и соответственно менять положение тела по вертикали. Это уменьшает роль парных конечностей как «рулей глубины», что открыло возможность ряду видов использовать их для поступательного движения. Как правило, у видов, характеризующихся быстрым, но не очень маневренным плаванием, парные плавники работают преимущественно как гидродинамические рули и относительно невелики (см. рис. 13). У плавающих с малой скоростью обитателей коралловых рифов, зарослей подводной растительности и т. п. грудные плавники имеют большую поверхность, очень подвижны и обеспечивают маневренность движения. Брюшные плавники в этом случае играют вспомогательную роль и у многих видов расположены в передней части туловища сразу за грудными, под ними или даже впереди них. У отдельных видов (например, у угрей) брюшные плавники вторично отсутствуют.

Для активной работы парных плавников требуется опора их основания в теле. Эту функцию выполняют *пояса конечностей*: плечевой для грудных плавников и тазовый для брюшных (см. рис. 16). У хрящевых рыб плечевой пояс фиксирован в мышцах стенки тела и имеет дугообразную форму. Часть его, расположенная на брюшной стороне, ниже места прикрепления плавника, обозначается как *коракоидный отдел*, а спинная ветвь — как *лопаточный отдел*. Тазовый пояс представлен хрящевой пластинкой, поперечно расположенной в брюшных мышцах.

У костных рыб пояса составлены несколькими костями. В плечевом поясе выделяются лопатка и коракоид, образующиеся на месте соответствующих отделов пояса хрящевых рыб. Кроме того, формируется несколько костей вторичного происхождения (см. ниже), соединяющих пояс с задним отделом осевого черепа (рис. 18). Фиксация пояса на неподвижном черепе усиливает его опорную функцию, что важно при возросшей роли грудных плавников у этих рыб. Брюшной пояс представлен у них костной пластинкой, фиксированной в брюшной мускулатуре.

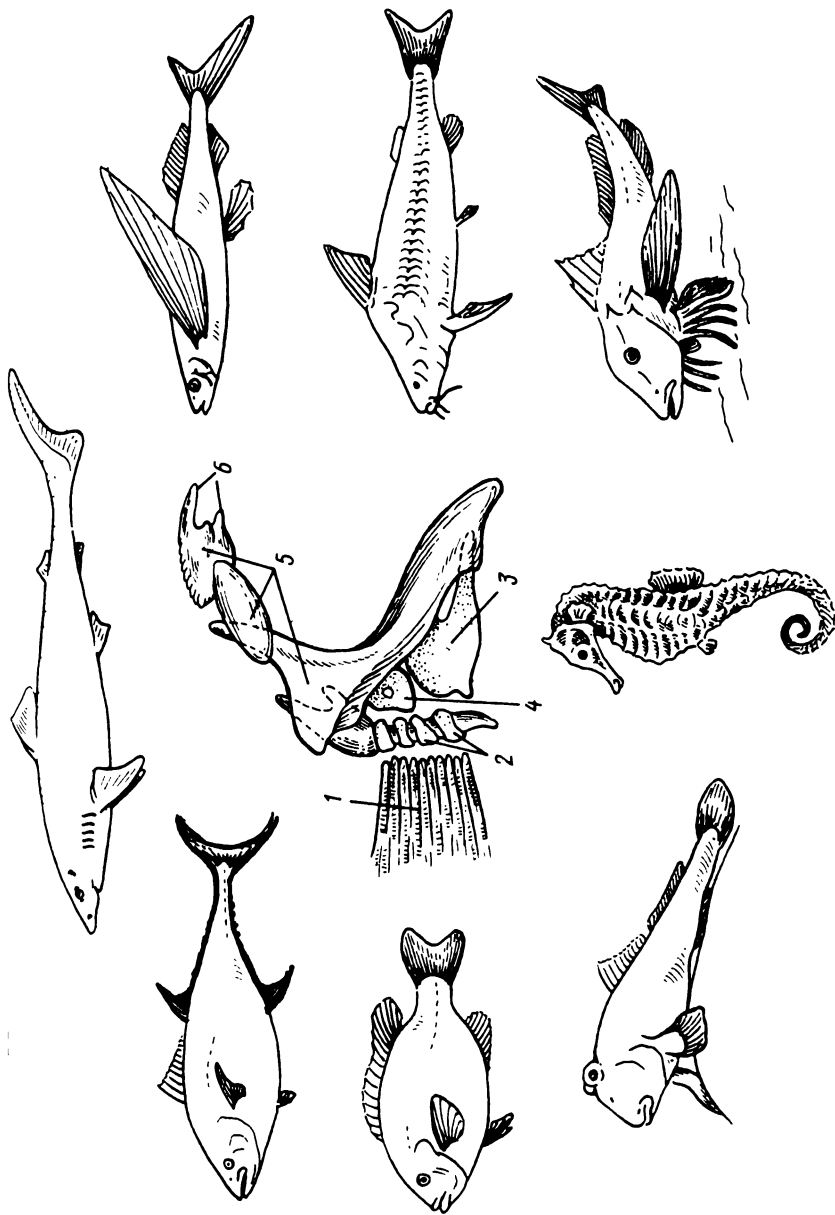


Рис. 18. Скелет пояса грудного плавника костистой рыбы (в центре); многообразные формы парных плавников:

1 — лопасти плавника (лепидотрихий), 2 — радиалии, 3 — кораконд, 4 — вторичные кости пояса грудных плавников, 5 — место прикрепления пояса к осевому черепу

## 2. Череп

Череп принято рассматривать, как единое образование, подразделяющееся на осевой и висцеральный отделы. Следует, однако, иметь в виду, что и по выполняемой функции, и по характеру закладки и онтогенетического развития эти два отдела представляют собой совершенно самостоятельные образования, и их объединение во внешне единую структуру — явление вторичное. У круглоротых и рыб осевой и висцеральный отделы черепа выражены отчетливо и слабо связаны друг с другом.

**Осевой череп.** Черепная коробка (мозговой череп) формируется как продолжение осевого скелета из хрящевых закладок соединительнотканной оболочки переднего конца хорды (*парахордалии*) и самостоятельных очагов образования хряща сбоку (*боковые хрящи*) и впереди от них (*трабекулы*). Кроме того, хрящевые элементы возникают в стенках капсул развивающихся органов чувств (обонятельная, слуховая). Расположение основных закладок осевого черепа показано на рис. 19. Функция осевого черепа — механическая защита головного мозга и органов чувств. Парахордалии, трабекулы и боковые хрящи формируют дно мозгового черепа и его боковые стенки. В таком виде он представлен у круглоротых (см. рис. 9): черепная коробка сверху открыта (затянута соединительнотканной пленкой), капсулы органов обоняния и слуха существуют самостоятельно, не срастаясь с мозговым черепом.

У хрящевых рыб черепная коробка закрыта со всех сторон (сохраняется лишь маленькая фонтанель в крыше черепа); капсулы органов чувств срастаются с ее стенками. Образуется единый хрящевой череп, в котором можно выделить несколько морфологически и функционально различающихся отделов (рис. 20). *Затылочный* отдел прикрывает головной мозг сзади; отверстие в этом отделе служит местом вхождения спинного мозга в полость черепа, где он уже рассматривается как продолговатый мозг (часть головного). *Слуховой* отдел соответствует вросшим в стенку черепа слуховым капсулам,

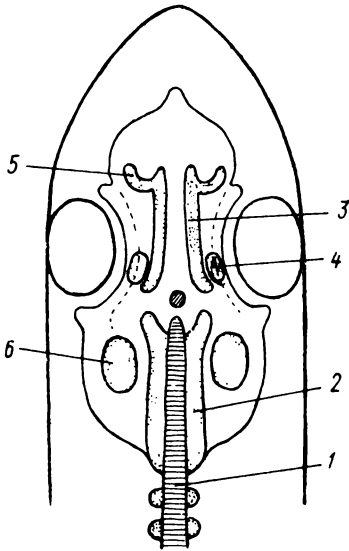


Рис. 19. Формирование хрящевых закладок осевого черепа акулы (по Шмальгаузену, 1947):

1 — хорда, 2 — парахордалии, 3 — трабекулы, 4 — боковые хрящи, 5 — обонятельные капсулы, 6 — слуховые капсулы



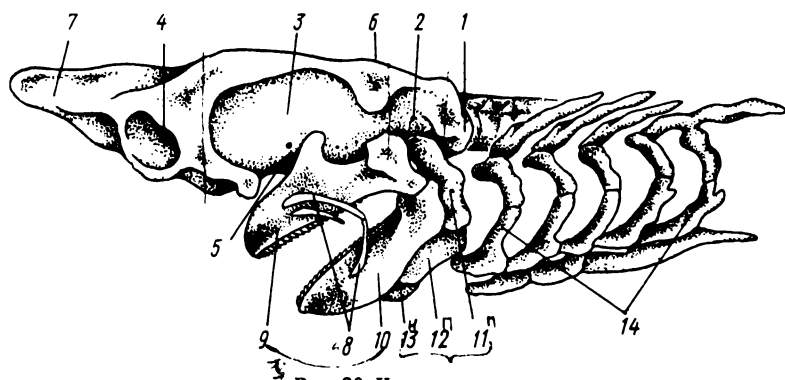


Рис. 20. Череп акулы

Осевой череп: 1— затылочный отдел, 2— слуховой отдел, 3— глазница, 4— обонятельный отдел, 5— дно черепа, 6— крыша черепа, 7— роstrум; висцеральный череп: 8— губные хрящи, 9— небноквадратный хрящ, 10— Меккелев хрящ, 11— подвесок, 12— гиоид, 13— копула, 14— жаберные дуги

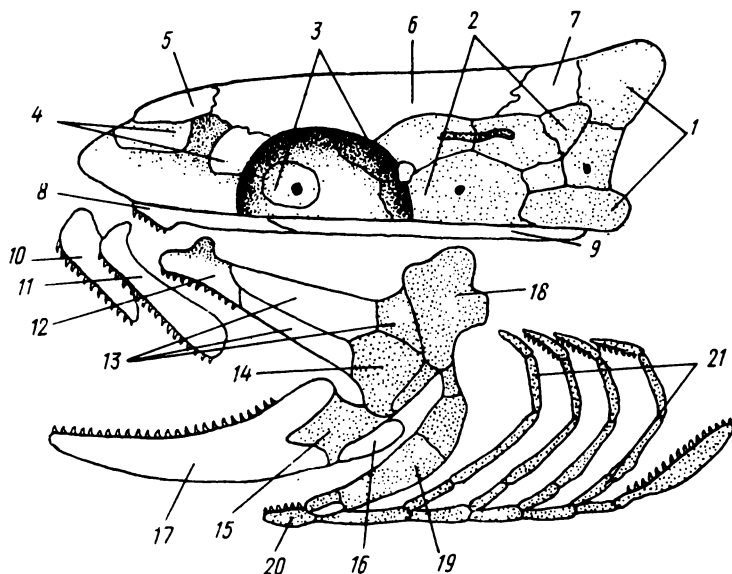


Рис. 21. Череп костистой рыбы (схема)

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

окружающим внутреннее ухо. Глазницы — впадины боковой стенки черепа, в которых размещаются глаза. *Обонятельный* отдел находится в передней части черепа и представляет собой парные обонятельные капсулы, выстланные с внутренней поверхности обонятельным эпителием. Снизу черепную коробку подстилает *дно черепа*, а сверху она закрыта хрящевой *крышей* с небольшим отверстием — *фонтанелью*.

У костных рыб осевой череп частично или (у костистых) полностью окостеневаает (рис. 21). Группы окостенений соответствуют отделам черепа хрящевых рыб: в затылочной области образуются *затылочные* кости, в слуховой — *ушные*, в стенках глазницы — *клиновидные*, в области обонятельных капсул — *обонятельные* кости. В крыше черепа располагаются парные *носовые*, *лобные* и *теменные* кости вторичного происхождения (см. ниже). Дно черепа представлено также вторичными костями: непарными *сошником* и *парасфеноидом*. Костный череп более легок и прочен.

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

Эти отличия дают основание для деления всех позвоночных на два раздела: *Бесчелюстные* (Agnatha), к которым относятся ныне живущие круглоротые и два вымерших класса, и *Челюстноротые* (Gnathostomata), включающие всех остальных позвоночных. Такая неравномерность объясняется тем, что активное участие висцерального аппарата в актах питания и дыхания давало челюстноротым несомненное преимущество в прогрессивной эволюции перед придонными или плавающими микрофагами-фильтраторами с неподвижной ротовой воронкой и малоактивными дыхательными движениями, какими были ныне вымершие классы бесчелюстных. В эволюционном «соревновании» с более активными челюстноротыми смогли сохраниться лишь формы, использовавшие сосущий тип ротового аппарата для специфического способа питания: круглоротые (миноги и миксины) присасываются предротовой воронкой к телу рыб и, разрушая роговыми «зубами» языка покровы жертвы, поршневыми движениями языка высасывают жидкость тканей и кровь. Миксины при этом глубоко вгрызаются в тело жертвы, перетирая с помощью роговых «зубов» языка все мягкие ткани.

Учитывая указанные принципиальные отличия, рассмотрим строение висцерального скелета круглоротых и рыб. У круглоротых (см. рис. 9) он представлен хрящами, поддерживающими ротовую воронку и язык, а также ажурной хрящевой *жаберной решеткой*, поддерживающей стенки тела в месте расположения жаберных отверстий. Один из непарных хрящей предротовой воронки (задний верхний хрящ) прирастает к мозговой коробке; это единственная структура, связывающая висцеральный и осевой отделы черепа.

Челюстноротые, как уже говорилось, имеют висцеральный череп, состоящий из серии висцеральных дуг, расположенных в межжаберных перегородках. Передняя пара их функционирует в качестве подвижных челюстей<sup>1</sup>. У хрящевых рыб (см. рис. 20) *челюстная дуга* представлена двумя хрящами: *нёбноквадратным*, играющим роль верхней челюсти, и *меккелевым*, образующим нижнюю челюсть. Челюсти вооружены коническими, загнутыми назад зубами, происходящими от покрывающей тело плакоидной чешуи и состоящими из дентина, одетого снаружи чехликом из прочной эмали.

Следующая висцеральная дуга — *подъязычная* — включает два парных хряща: *подвесок* (hyomandibulare) и *гиоид* (hyoideum); гиоиды правой и левой подъязычных дуг объединяются непарным хрящом

---

Возможно, что исходно это не первая, а третья висцеральная дуга. Эволюция шла по пути сокращения числа жаберных щелей. У акул как остатки двух первых висцеральных дуг рассматриваются парные губные хрящи. Впрочем, такая точка зрения разделяется не всеми исследователями.

— *копулой*. Функция подъязычной дуги — подвижное приращение висцерального аппарата к осевому черепу: подвесок своим верхним концом с помощью сустава соединен со слуховым отделом мозговой коробки, а нижним — с обоими элементами челюсти в области челюстного сустава. Такой тип связи висцерального и осевого отделов черепа называется *гиостилией* и характерен для большинства хрящевых рыб. У некоторых примитивных акул имеется дополнительная связь в виде отростка в передней части небноквадратного хряща, приращающегося к дну мозгового черепа. Такой тип связи носит название *амфистилии*. У химер (подкласс *Holocephali*) верхняя челюсть полностью срастается с дном осевого черепа — возникает *аутостилия*.

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

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

У костных рыб (см. рис. 21) сохраняется тот же принцип строения висцерального черепа, но висцеральные дуги составлены не хрящевой, а костной тканью<sup>1</sup>. В челюстной дуге образуется большое число первичных и вторичных (см. с. 285) костей. В верхней челюсти первичные кости представлены *задней крыловидной* и *квадратной*, а в нижней — *сочленованной*; квадратная и сочленованная кости образуют челюстной сустав. Вторичные кости в верхней челюсти представлены *предчелюстной*, *челюстной*, *небной* и двумя *крыловидными*, а в нижней — *большой зубной* костью и *маленькой угловой*. Предчелюстная, челюстная и зубная кости формируют вторичные челюсти, снабженные зубами; кроме того, зубы имеются на небной кости.

<sup>1</sup> Имеются в виду костистые рыбы. У низших групп костных рыб хрящ частично сохраняется, что подчеркивает общую эволюционную тенденцию окостенения скелета.

Череп костных рыб — типично гиостилический; соединение висцерального черепа с осевым осуществляется с помощью подъязычной дуги. Эта дуга образована первичными костями, соответствующими ее отделам у хрящевых рыб: *гиомандибуляре* (подвесок), гионд и непарная *копула*. Кроме того, к подвеску прикрепляются кости, образующие жаберную крышку, — новое по сравнению с хрящевыми рыбами образование, обеспечивающее интенсификацию дыхательных движений. Эти кости — вторичные по происхождению.

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

### 3. Типы окостенений и их биологическое значение

Как уже указывалось, скелет костных рыб частично или полностью состоит из костной ткани. Значение этого преобразования заключается в том, что костный скелет обеспечивает эффективное выполнение опорных функций при меньшей массе и объеме. Это определяется большей, чем у хряща, прочностью и сложной внутренней структурой костей. Кроме того, при формировании костного скелета образуются новые структуры, способствующие расширению ряда функций.

Закладка костных элементов скелета происходит двумя путями. Костная ткань может формироваться непосредственно в исходных хрящевых закладках, постепенно полностью замещая хрящ. Так возникают *первичные* или *замещающие* кости. Кости такого типа полностью принимают на себя функции хрящевых предшественников. Второй путь формирования костей — образование очагов окостенений в соединительнотканном слое кожи (кориуме), вне связи с внутренним хрящевым скелетом. Возникшие таким путем кости называются *вторичными* или *покровными*. Они или сохраняются как самостоятельные образования (например, «жучки» в коже осетровых рыб) или накладываются на хрящевую основу внутреннего скелета (например, покровные кости черепа тех же осетровых)<sup>1</sup>. В последнем случае хрящевая основа может полностью резорбироваться и соответствующие части скелета оказываются составленными исключительно из вторичных костей, смыкающихся с первичными. Это происходит со скелетом черепа, парных конечностей и их поясов у костистых рыб.

<sup>1</sup> Отсюда еще одно название таких костей — *накладные*.

Появление в эволюции вторичных окостенений имеет важное значение. Возникая вне хрящевого скелета, они могут формировать новые его элементы и приобретать различный внешний вид, дополняя и расширяя функции, свойственные скелету предковых форм. Напомним, что именно вторичными костями образована часть плечевого пояса костистых рыб, прочно фиксирующая его на неподвижном осевом черепе (см. рис. 18). Это интенсифицирует опорную функцию пояса, способствует более энергичной и маневренной деятельности грудных плавников и расширяет разнообразие их функций. Из вторичных костей состоит жаберная крышка костных рыб — орган, появляющийся только в этом классе и определяющий формирование более энергичного и эффективного механизма жаберного дыхания.

Не менее важна и роль вторичных челюстей. Массивные, нерасчлененные хрящевые челюсти акул рыб жестко связаны с функцией открывания и закрывания рта и потому ограничены в собственно хватательной функции. Отсюда — малая степень морфоэкологического разнообразия этой группы: это преимущественно или активно плавающие хищники (акулы), или придонные формы, челюсти и зубы которых приспособлены к раздавливанию панцирей иглокожих, раковин моллюсков (скаты) и т. п. У костистых рыб функция челюстного сустава сохраняется за первичными костями, а собственно хватательная роль переходит к комплексу костей вторичной челюсти. У разных видов они приобретают разнообразную форму и способствуют расширению способов захвата пищи, а отсюда — и дифференциации большого числа жизненных форм (рис. 22). Поэтому именно костистые рыбы представляют собой наиболее многочисленную, разнообразную и широко распространенную группу в современной фауне водных позвоночных.

Таким образом, в эволюции опорно-двигательного и висцерального аппарата водных позвоночных можно отметить два важных этапа: формирование единого принципа локомоции в плотной водной среде на основе внутреннего осевого скелета и метамерной мускулатуры и дивергенция по принципу организации висцерального скелета на бесчелюстных и челюстноротых. При этом принцип организации челюстноротых открыл возможность прогрессивной эволюции, связанной с повышением энергетического метаболизма, увеличением биологической активности и расширением экологического разнообразия, тогда как эволюция бесчелюстных шла по пути специализации, в результате чего сформировалась боковая ветвь в развитии позвоночных. В пределах челюстноротых прогресс в значительной степени связан с формированием костного скелета.

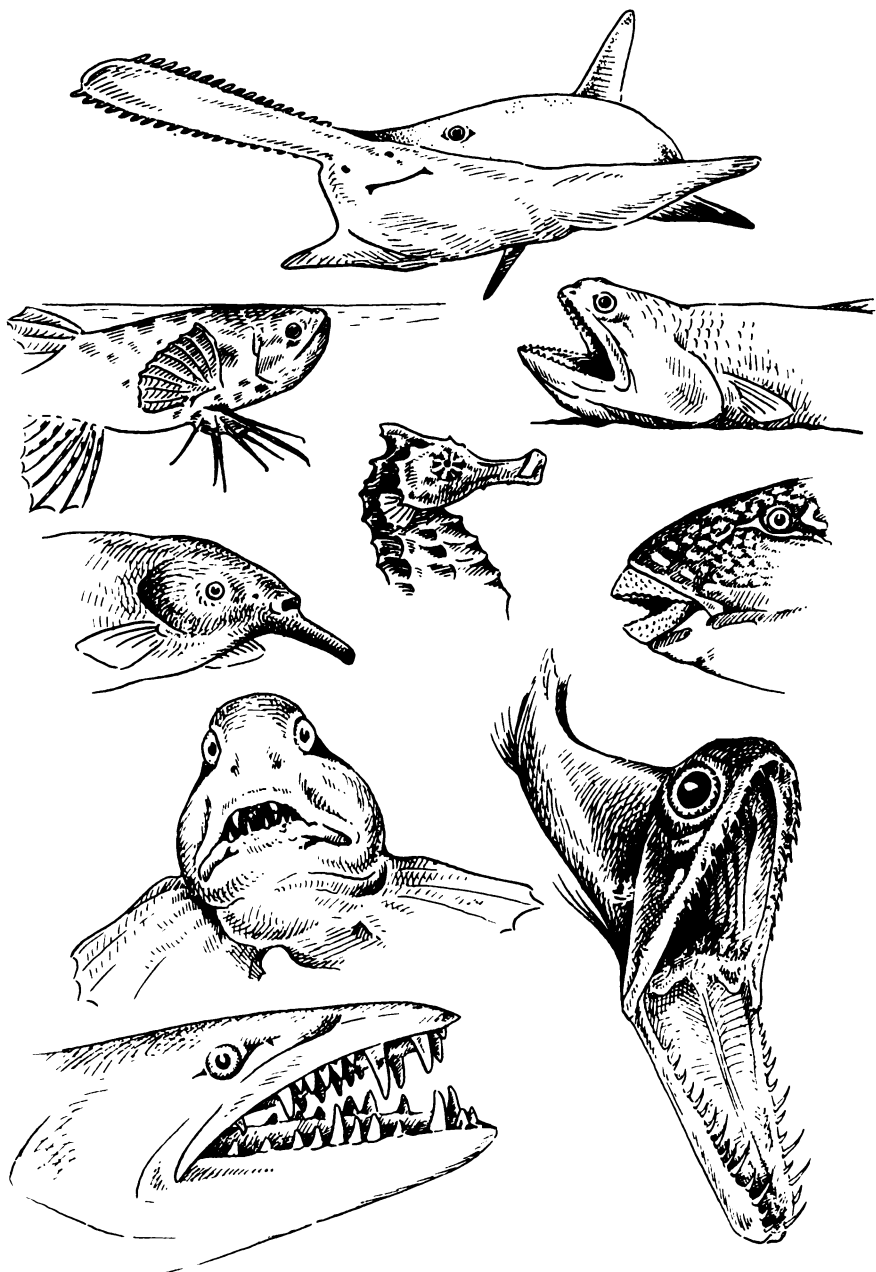


Рис. 22. Различные формы строения ротового аппарата рыб

#### 4. Дыхательная система и газообмен

Принцип газообмена заключается в диффузии растворенных жидкости газов по градиенту их концентрации. Как уже говорилось, растворимость кислорода в воде невелика: при 15°C и давлении сухого газа над водной поверхностью в 1 атм (101,3 кПа) в 1 л воды растворяется около 34 мл O<sub>2</sub>; процесс этот в значительной степени зависит от температуры и солености воды. В среднем количество кислорода, растворенного в воде природных водоемов, колеблется в пределах 5—11 мл/л. Эволюция, связанная с прогрессивным наращиванием энергетики организма, привела к формированию у водных позвоночных активного типа дыхания с помощью специализированного жаберного аппарата. Механизм такого дыхания заключается в том, что вода активно проталкивается через жаберный аппарат, омывая при этом поверхность дыхательного эпителия, пронизанного сетью кровеносных капилляров. При этом вода непрерывно движется в одном направлении, что обеспечивает постоянный контакт жаберного эпителия с водой, максимально насыщенной кислородом. Такой принцип обуславливает высокую эффективность дыхания.

Дыхательная система круглоротых. Конкретная морфофизиологическая реализация принципа водного дыхания у круглоротых и рыб различается. У круглоротых (рис. 23) в области глотки образуются семь пар энтодермальных жаберных мешков, внутренняя поверхность которых покрыта складками жаберного эпителия. У миноги жаберные мешки открываются во внешнюю среду *наружными жаберными отверстиями*; *внутренние жаберные отверстия* сообщаются со специализированной частью глотки — *дыхательной трубкой*, представляющей собой слепой вырост, лежащий под пищеводом. Разделение глотки на дыхательную трубку и пищевод — явление вторичное, рассматриваемое как адаптация к своеобразному образу жизни: когда минога присосалась к телу жертвы, поток жидкой пищи идет по пищеводу (попаданию ее в дыхательную трубку препятствует особый клапан — парус), а дыхательный поток воды пульсирует между внешней средой и полостью дыхательной трубки. Когда минога не питается, она в большинстве случаев держится неподвижно, присосавшись ротовой воронкой к какому-либо предмету. При этом в обоих случаях принцип однонаправленного потока воды нарушается. Он реализуется лишь при свободном плавании.

У миксин глотка на пищевод и дыхательную трубку не разделяется. При питании внутренние жаберные отверстия закрываются с помощью специальных сфинктеров и жидкая пища не попадает в жаберные мешки. Наружные жаберные отверстия открываются в общий канал, соединяющийся с внешней средой отверстием, отнесенным далеко назад. Это открывает возможность поддерживать



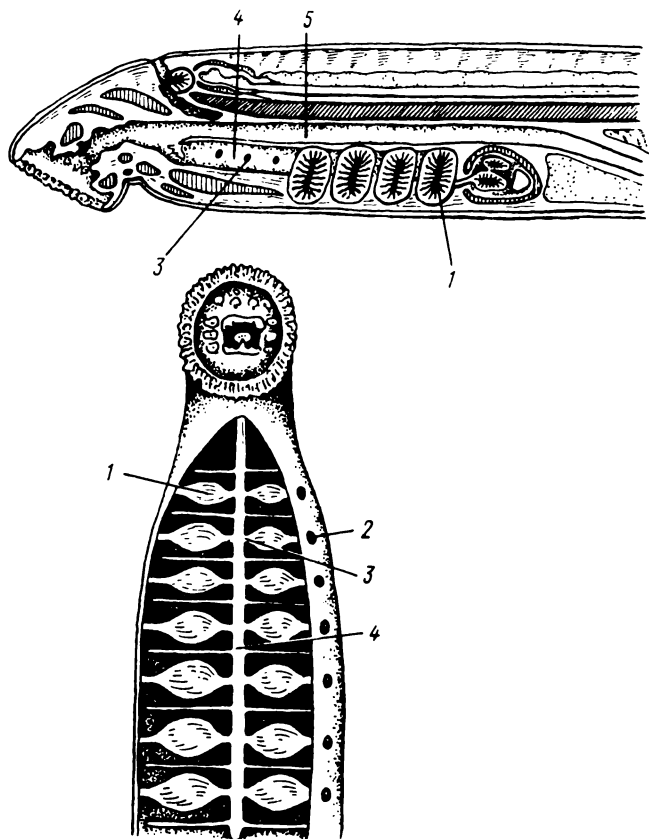


Рис. 23. Дыхательная система миноги:

1—жаберные мешки, 2—наружные жаберные отверстия, 3—внутренние жаберные отверстия, 4—дыхательная трубка, 5—пищевод

дыхательный ток воды при погружении переднего конца в тело жертвы.

Относительно небольшая поверхность дыхательного эпителия в сочетании с пульсирующим характером прогона воды через жаберные мешки определяет сравнительно низкий уровень газообмена круглоротых: эффективность извлечения кислорода из воды составляет у них в среднем 10—25%.

Дыхательная система рыб. У рыб устройство жаберного аппарата иное. Жабры хрящевых и костных рыб составлены многочисленными жаберными лепестками эктодермального происхождения, прикрепленными к жаберным дугам висцерального скелета. У хрящевых рыб (рис. 24) от жаберных дуг отходят межжаберные перегородки,

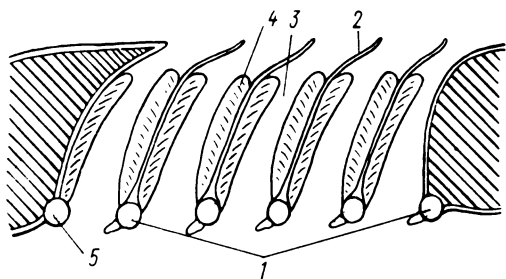


Рис. 24. Схема жаберного аппарата акулы:

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

наружные края которых образуют подобие клапанов, прикрывающих расположенную позади жаберную щель. По обеим сторонам межжаберных перегородок располагаются жаберные лепестки. Совокупность жаберных лепестков по одну сторону перегородки образует полужабру. Жаберные дуги (кроме последней, V) несут по две полужабры, т. е.

одну жабру; одна полужабра находится на подъязычной дуге. Расширение ротовой полости и глотки, создавая пониженное по сравнению с внешней средой давление, способствует засасыванию воды. При этом клапаны межжаберных перегородок внешним давлением прижаты к телу и закрывают жаберные щели. Активное сжатие ротовой полости и глотки создает здесь повышенное давление, и вода выталкивается через жаберные щели наружу, омывая при этом жаберные лепестки, на поверхности которых и происходит газообмен с протекающей по капиллярам кровью.

У костных рыб появление жаберной крышки способствовало повышению эффективности дыхательных движений: формируется система нагнетательного (ротовая полость) и всасывающего (жаберная полость) насосов, что обеспечивает интенсивное продвижение воды сквозь жабры. При этом соотношение дыхательных движений ротовой

Фазы дыхательного цикла

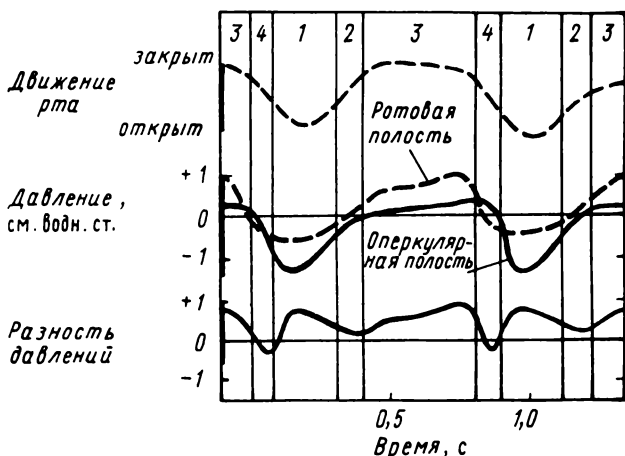


Рис. 25. Изменение давления в ротовой и околожаберной полостях плотвы в течение дыхательного цикла (по Huges, Shelton, 1958)

полости и жаберных крышек таково, что вода прокачивается через жабры практически непрерывно: на протяжении почти всего дыхательного цикла давление в ротовой полости выше, чем в жаберной (рис. 25). В отличие от хрящевых у костных рыб межжаберные перегородки редуцированы или (у костистых) полностью отсутствуют (рис. 26). Жаберные лепестки у них прикреплены прямо к жаберным дугам (на подъязычной дуге у высших костных рыб полужаберы нет)

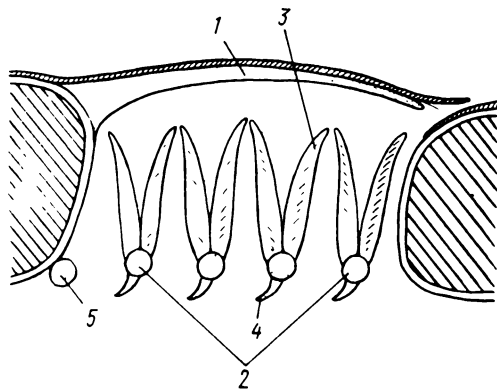


Рис. 26. Схема жаберного аппарата костистой рыбы:

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

и свободно свешиваются в жаберную полость, что в известной мере увеличивает экспонируемую дыхательную поверхность (рис. 27).

Все эти морфологические особенности дыхательного аппарата повышают эффективность активной вентиляции (по сравнению с хрящевыми рыбами). Поэтому у акул, отличающихся высокими скоростями плавания, при активном движении используется иной, «напорный» тип вентиляции: рыба плавает с открытым ртом, и вода проталкивается через жабры тем интенсивнее, чем выше скорость движения. Такой же тип вентиляции используется и костистыми

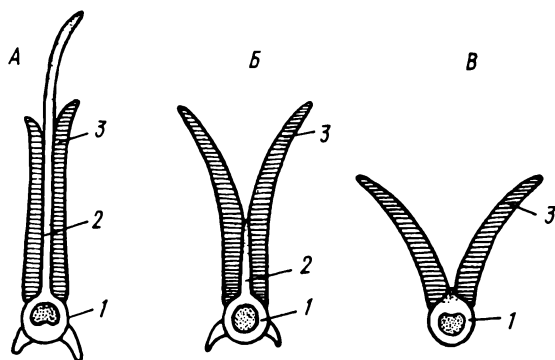


Рис. 27. Схема прикрепления жаберных лепестков у разных групп рыб. А — хрящевые рыбы; Б — низшие костные (осетровые), В — костистые:

1— жаберная дуга, 2— межжаберная перегородка, 3— жаберные лепестки

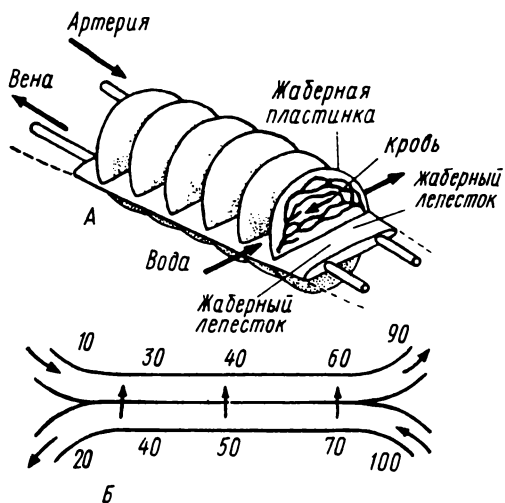


Рис. 28. Схема противотока воды и крови в жабрах костистых рыб (по Шмидт-Ниельсену, 1982, и Ноаг, 1966). А — фрагмент жабрного лепестка с жаберными пластинками; Б — принципиальная схема противоточного обменника

рыбами при превышении определенного порога скорости плавания: для многих видов отмечено, что при крейсерских скоростях они используют как активную, так и напорную вентиляцию, а при форсированном движении — только напорную. Это дает значительный (до 30%) энергетический выигрыш, связанный как с повышением эффективности плавания, так и со снижением затрат энергии на дыхание.

Эффективность газообмена рыб определяется не только особенностями общего строения дыхательного аппарата, но и более тонкими морфофизиологическими

приспособлениями. Микроструктура дыхательной поверхности жабрных лепестков представлена множеством вторичных жабрных пластинок, расположенных перпендикулярно плоскости лепестков. Именно в этих микроскопических пластинках, пронизанных кровеносными капиллярами, и происходит газообмен между водой и кровью. Благодаря этому общая площадь газообменного эпителия сильно увеличивается.

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

Извлечение  $O_2$  из воды усиливается противоположным направлением движения потока воды сквозь жабрные лепестки и тока крови в капиллярах, проходящих по вторичным жабрным пластинкам (рис. 28). Такая противоточная система способствует тому, что на протяжении всей длины жабрной пластинки сохраняется градиент концентрации  $O_2$  (и  $CO_2$ ) в крови и воде, благодаря чему процесс диффузии идет непрерывно, и отходящая от жабры кровь

имеет почти тот же уровень насыщения  $O_2$ , что и поступающая в жабры вода. Таким образом, противоточная система обеспечивает наибольшую эффективность утилизации кислорода: некоторые виды костистых рыб способны извлекать до 85% растворенного в воде кислорода. У хрящевых рыб максимальные показатели усвоения  $O_2$  несколько ниже — до 70—77%.

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

**Экология газообмена.** Среди экологических условий газообмена на первом месте стоит степень насыщения воды кислородом. Физиологический ответ на снижение содержания кислорода заключается в компенсаторном увеличении частоты дыхательных движений. В некоторых случаях это сопровождается замедлением сердечного ритма; при этом «борьба за кислород» включает как усиление его поступления в организм, так и снижение уровня обмена, а вместе с тем и потребности в кислороде. В условиях гипоксии не менее эффективна реакция, связанная с увеличением числа эритроцитов в крови. Показано, что эта реакция более выражена у видов, которые в естественных условиях регулярно сталкиваются с дефицитом кислорода в среде (табл. 1).

Таблица 1

Содержание эритроцитов в норме и при гипоксии  
у двух видов бычков (по Starmach, 1970)

Вид	Содержание $O_2$ в естественных условиях	Количество эритроцитов в $1\text{ мм}^3$	
		норма (8,35 мг $O_2$ /л)	гипоксия (2,68 мг $O_2$ /л)
<i>Cottus poecilopus</i>	Нормальное	1 930 000	2 250 000
<i>Cottus gobio</i>	Пониженное	1 540 000	3 110 000

У рыб, постоянно обитающих в водоемах с пониженным содержанием кислорода, развиваются стойкие приспособления к гипоксии, выражающиеся в повышении сродства гемоглобина к кислороду, т. е. в способности его связывать кислород при меньших, чем в норме, величинах парциального давления. Как показано в

табл. 2, у рыб, живущих в стоячих или слабопроточных водоемах с илистым грунтом, т. е. в условиях постоянного или регулярного кислородного дефицита, «зарядное напряжение» кислорода (парциальное давление, при котором 95% гемоглобина связывается с кислородом) существенно ниже, чем у обитателей морей или пресных водоемов, хорошо обеспеченных кислородом. То же относится и к величине «разрядного напряжения», при котором 50% гемоглобина кислород отдает тканям.

Таблица 2

Зарядное ( $P_{95}$ ) и разрядное ( $P_{50}$ ) напряжения кислорода (кПа)  
у экологически отличающихся видов рыб (по Строганову, 1962)

Вид	Температура, °С	$P_{95}$	$P_{50}$
Щука	15—17	1,3	0,3—0,4
Карп	15—17	1,3	0,3—0,4
Угорь	15—17	1,3	0,3—0,4
Лещ	16	3,0	0,6
Камбала	16	5,2	1,3
Форель	15—17	9,1	1,5—2,0
Треска	15	13,3	2,4
Скумбрия	20	11,0	3,5

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

Для воздушного дыхания могут служить как жабры (например, южноамериканский *Symbbranchus*), так и другие дыхательные поверхности: слизистая ротовой и околожабровой полостей (американские сомики — *Clarias*, рыба-ползун — *Anabas*), кишечник (некоторые вьюны), плавательный пузырь (панцирная щука — *Lepidosteus osseus*, ильная рыба — *Amia clava*), кожа (илистый прыгун — *Periophthalmus*). В наиболее выраженном виде органы воздушного дыхания представлены легкими, как это свойственно двоякодышащим рыбам и африканскому многоперу — *Polypterus senegalis*. Среди двоякодышащих рыб (Dipnoi) австралийский рогозуб — *Neoceratodus forsteri* — не сталкивается с дефицитом кислорода в воде и использует воздушное дыхание лишь при повышенной активности; соответственно эффективность чисто воздушного дыхания у этого вида относительно низка. Четыре вида африканских *Protopterus* и американский чешуйчатник — *Lepidosiren paradoxa* —

обитают в стоячих водоемах, подверженных регулярному пересыханию. Соответственно эти виды часто испытывают дефицит кислорода в воде, а при пересыхании водоема впадают в «спячку», полностью переходя при этом на воздушное дыхание (очень замедленное в связи с глубоким понижением уровня метаболизма). Эффективность воздушного дыхания у этих видов весьма высока: при дыхании только легкими насыщение крови кислородом достигает 90%.

## 5. Кровеносная система

Выше изложенный материал показывает, что роль кровеносной системы в транспорте кислорода и  $\text{CO}_2$  и в осуществлении дыхательной функции очень высока. Не менее важно значение этой системы в транспорте питательных веществ и продуктов метаболизма, выводимых через почки. Прогрессивная эволюция кровеносной системы — важное условие общего прогресса в филогении позвоночных. Поэтому общие принципы строения и функций кровеносной системы водных позвоночных сложились на самых ранних этапах их эволюционного развития и характеризуются большим единообразием в пределах всех трех классов этой группы.

**Строение сердца.** У всех позвоночных имеется центральный орган кровообращения — сердце. Сердце водных позвоночных двухкамерное (рис. 29) и состоит из тонкостенного предсердия и мускулистого желудочка. К предсердию примыкает венозный синус, представля-

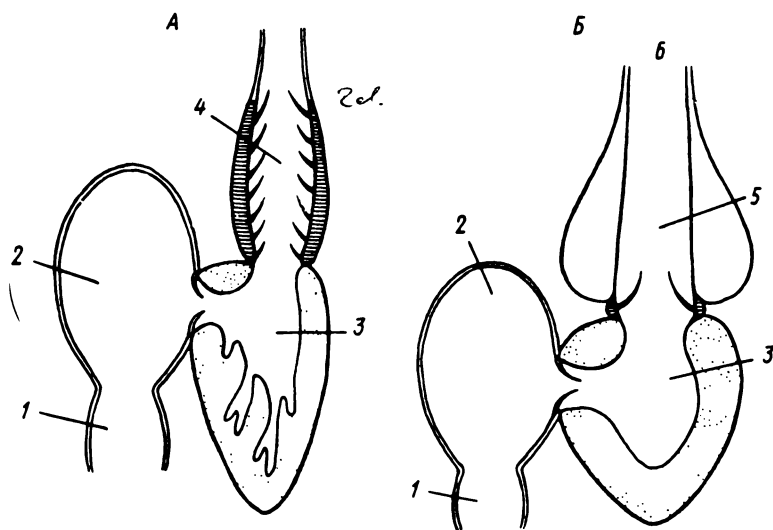


Рис. 29. Строение сердца рыб. А — хрящевые; Б — костистые:

1 — венозный синус, 2 — предсердие, 3 — желудочек, 4 — артериальный конус, 5 — луковица аорты, 6 — брюшная аорта

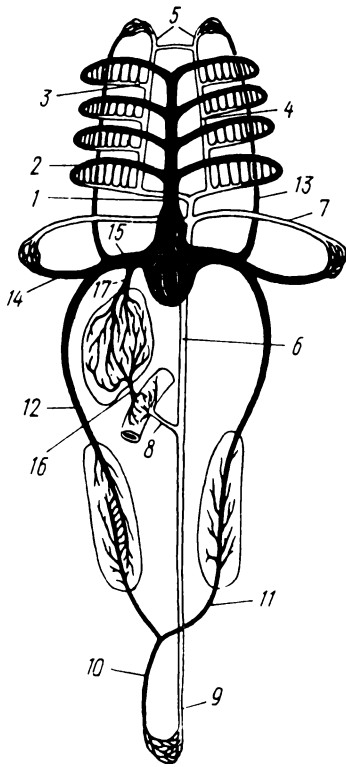


Рис. 30. Схема кровеносной системы костистых рыб. Заштрихованы сосуды с венозной кровью, белым показаны сосуды с артериальной кровью:

1— брюшная аорта, 2— приносящие жаберные артерии, 3— выносящие жаберные артерии, 4— корни спинной аорты, 5— сонные артерии, 6— спинная аорта, 7— подключичная артерия, 8— кишечная артерия, 9— хвостовая артерия, 10— хвостовая вена, 11— воротная вена почек, 12— задняя кардинальная вена, 13— передняя кардинальная вена, 14— подключичная вена, 15— кьюьеров проток, 16— воротная вена печени, 17— печеночная вена

ющий собой расширение впадающих в сердце венозных сосудов. Собирающаяся здесь венозная кровь попадает в предсердие, а затем в желудочек. Между предсердием и желудочком находятся клапаны, препятствующие обратному току крови. У хрящевых и низших костных рыб (кистеперые, двоякодышащие, осетровые и др.) от желудочка отходит артериальный конус, внутри которого также имеются клапаны. По строению мускулистых стенок артериальный конус сходен с желудочком, а по происхождению представляет специализированную часть его. У круглоротых артериального конуса нет; от желудочка непосредственно отходит *брюшная аорта*, начинающаяся утолщением — *луковицей аорты*. У высших костных рыб от желудочка отходит также *луковица аорты*; сравнение разных групп этого класса показывает, что артериальный конус у этих рыб постепенно редуцировался.

#### Артериальная система.

Общая схема циркуляции крови по организму в принципе одинакова у разных классов водных позвоночных и отличается лишь деталями строения. Для всех водных позвоночных характерен единственный круг кровообращения (рис. 30). В сердце находится венозная кровь. При сокращениях желудочка она поступает в *брюшную аорту*, от которой отходят *приносящие жаберные артерии*, число которых соответствует числу жабр. В жабрах происходит газообмен; обогащенная кислородом артериальная кровь по *выносящим жаберным артериям* собирается в парные *корни спинной аорты*. Эти сосуды ответвляют *сонные* и *подключичные артерии*, несущие кровь к голове и передней части



туловища, а сзади объединяются в непарную *спинную аорту*, направляющуюся к заднему концу тела. От нее по пути отходят сосуды к различным органам и тканям.

**Венозная система.** В тканях мелкие артерии разветвляются на системы капилляров, в которых происходит тканевый обмен газами и другими находящимися в крови веществами. Образовавшаяся венозная кровь по отдельным венам поступает в крупные парные сосуды — *кардинальные вены* (передние и задние), которые впадают в парные *кьювьеровы протоки*, объединяющиеся в венозный синус. У рыб при формировании задних кардинальных вен идущая из мускулатуры хвоста *хвостовая вена* делится на две *воротные вены почек*, кровь из которых поступает в систему сосудов, снабжающую почечные каналцы и участвующую в выделительной функции (см. ниже). После прохождения воротной системы почек мелкие сосуды объединяются в уже названные задние кардинальные вены. У многих костистых рыб воротная система формируется только в левой почке.

Кроме Кьювьеровых протоков в венозный синус впадает непарная *печеночная вена*. Она образуется путем слияния множества капилляров, на которые распадается собирающая кровь от пищеварительного тракта *воротная вена печени*. Воротная система печени, образованная этими капиллярами, имеет большое биологическое значение. В частности, через нее в печень поступают токсичные вещества, образующиеся в процессе пищеварения; в печени они подвергаются химической детоксикации. Здесь же откладывается избыток углеводов в виде гликогена, который представляет собой важный энергетический ресурс в организме животных. Оставшиеся в крови питательные вещества при следующем цикле доставляются к отдельным тканям, где включаются в процессы энергетического и пластического метаболизма.

Наиболее заметные отклонения от рассмотренной схемы кровообращения отмечаются у рыб, имеющих органы дополнительного воздушного дыхания. В принципе эти отклонения связаны с формированием «шунтов», по которым кровь из дыхательных органов возвращается в общее русло. В наиболее выраженном виде это наблюдается у двоякодышащих рыб, у которых сосуды, связанные с легкими, по существу, образуют второй круг кровообращения, как у наземных позвоночных (рис. 31).

**Кровь.** Кровь водных позвоночных содержит форменные элементы: эритроциты, лейкоциты, тромбоциты. У круглоротых они образуются в складках эпителия жаберных мешков, в почках, а также в лимфоидной ткани, развивающейся вокруг сосудов кишечника; эти участки лимфоидной ткани соответствуют примитивной селезенке, которая у круглоротых морфологически не выражена. У миксин, по-видимому, прямой гомологии кроветворных очагов лимфоидной ткани с селезенкой челюстноротых нет.

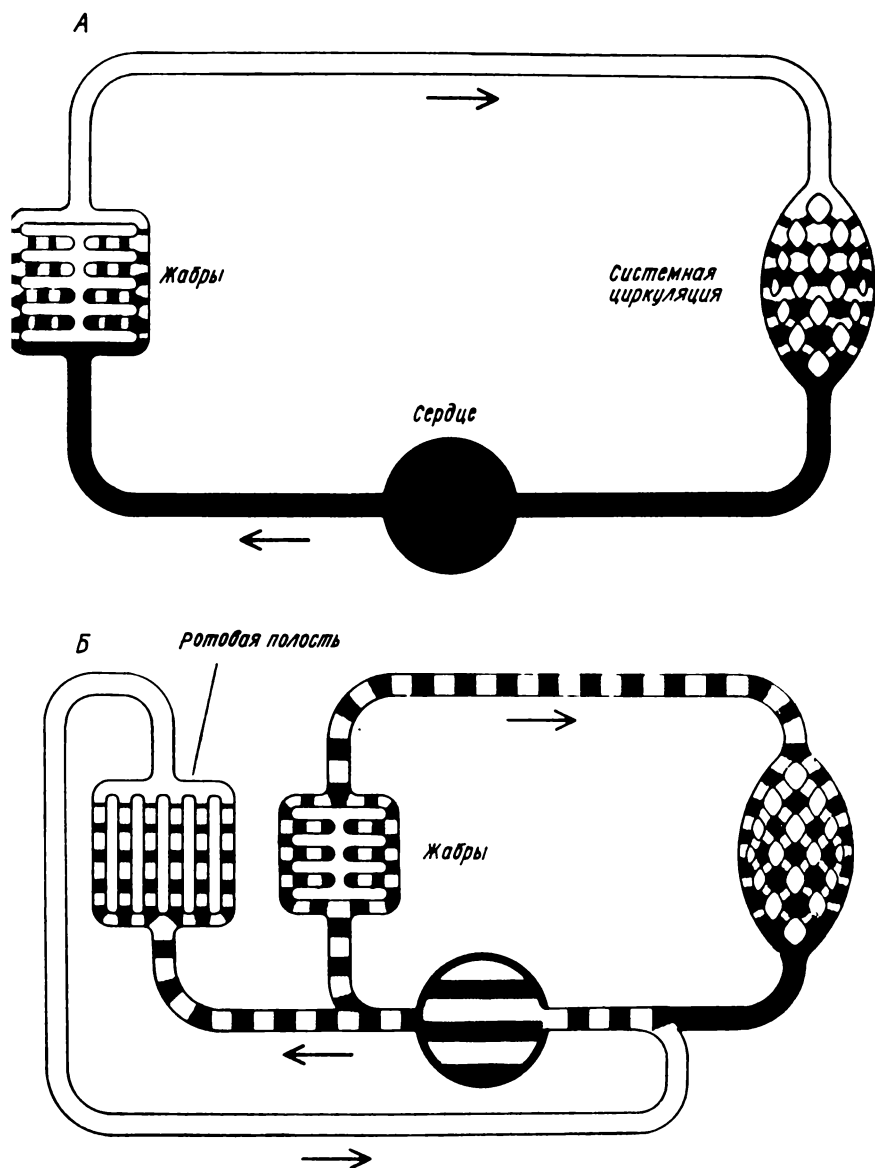
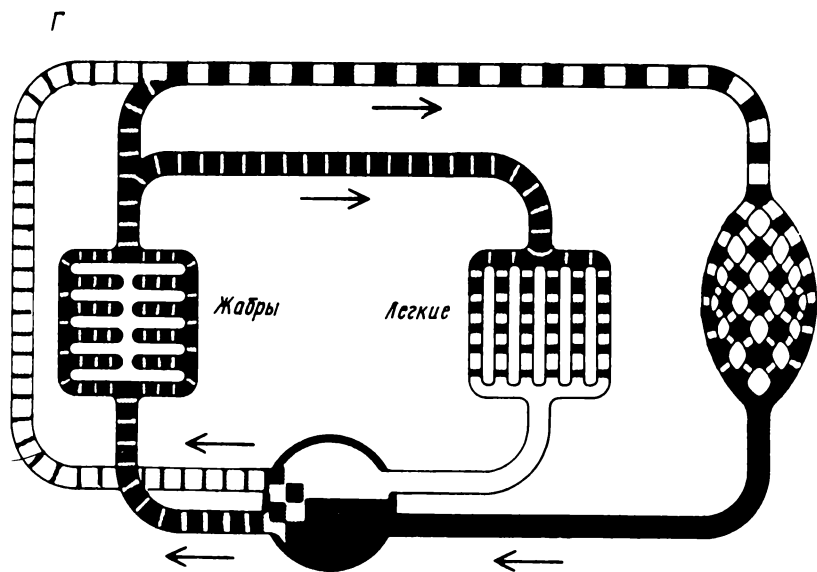
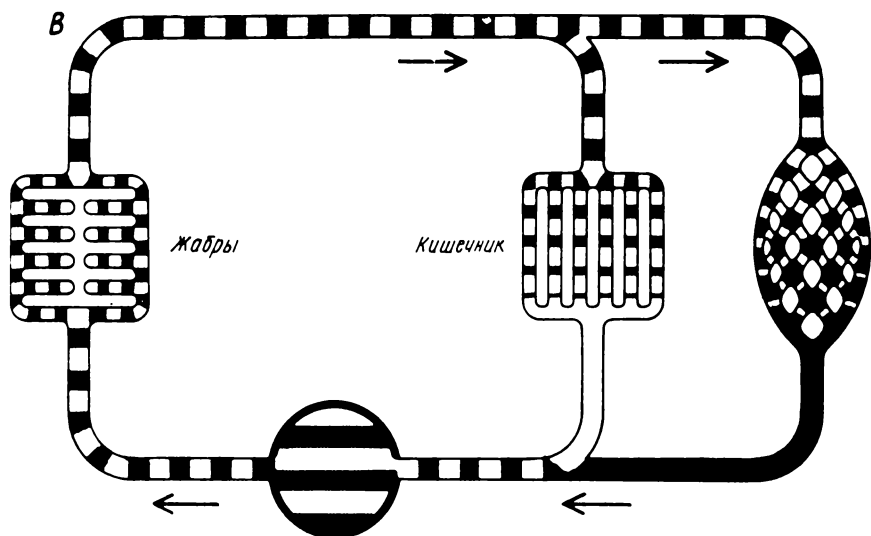


Рис. 31. Схема кровообращения у рыб с воздушным дыханием. А — исходная схема для жабернодышащих рыб; Б — органы воздушного дыхания — складки в околожаберной и



ротовой полости; **В** — для воздушного дыхания используется кишечник; **Г** — дыхание с помощью легких (двоякодышащие рыбы)

У обоих классов рыб основной орган кроветворения — селезенка, а также ткань почек (особенно в их переднем отделе); отчасти эритроциты формируются и в стенках кишечника. Количество форменных элементов, особенно эритроцитов, широко варьирует у разных видов, отличающихся по своей биологии. Среди костистых рыб имеются даже формы, вторично лишенные эритроцитов и гемоглобина. К таким «белокровным» рыбам относятся, в частности, представители семейства Chaenichthyidae (отряд окунеобразных), обитающие в хорошо аэрированных водах Антарктики. У этих рыб весь кислород транспортируется, растворяясь в плазме крови. В дыхании помимо жабр участвует кожа. Представители этого семейства (например, ледяная рыба) ведут пассивный образ жизни, отличаются низким уровнем обмена и малой устойчивостью к гипоксии. В целом же, опираясь на максимальные показатели, можно отметить возрастание параметров кислородсвязывающих свойств крови в направлении от круглоротых к высшим костным (костистым) рыбам. Так, максимальное число эритроцитов (млн/мм<sup>3</sup>) у круглоротых составляет 0,145, у хрящевых рыб — 0,234, а у костистых — до 4,000.

## 6. Пищеварительная система

Позвоночные, как и все животные, гетеротрофы и постоянно нуждаются в притоке органических веществ извне в виде пищи. Пища необходима для построения и возобновления клеток и тканей, поддержания постоянства их химического состава и для метаболических процессов. Кроме того, пища является источником энергии, затрачиваемой организмом на различные формы деятельности. Таким образом, питание — одна из важнейших составляющих общего обмена веществ и энергии организма с окружающей средой. Важная роль этой функции послужила причиной того, что общие принципы строения пищеварительной системы и физиологии питания сложились в эволюции животных очень рано. В частности, структура и функции ферментных систем, определяющих процессы пищеварения, практически однотипны у всех животных (подробнее этот вопрос будет рассмотрен в гл. 5).

Общими оказываются и морфологические принципы строения пищеварительного тракта, в разных отделах которого осуществляются определенные этапы переваривания пищи.

**Глотка.** Устройство ротового аппарата определяет захват пищи и ее продвижение в последующие отделы пищеварительной системы. Строение ротового аппарата водных позвоночных рассмотрено выше. За ротовой полостью у этих животных следует глотка, в которой совмещаются функции дыхания и проведения пищи: вода поступает сквозь жаберные щели наружу, а пища направляется в пищевод.

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

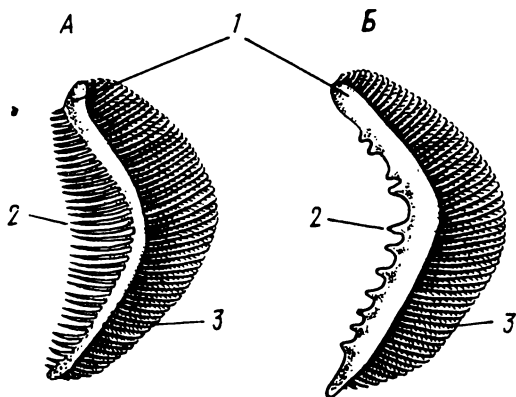


Рис. 32. Жаберные тычинки костистых рыб. А — планктоноядная рыба; Б — хищная:

1 — жаберные дуги, 2 — жаберные тычинки, 3 — жаберные лепестки

Этот гормон, регулирующий процессы энергетического обмена и некоторые другие, появился в эволюции только с возникновением хордовых животных. Он формируется из белка тиреоглобулина путем последовательного нодирования аминокислоты тирозина. Эта реакция известна уже для эндостиля оболочников (правда, первые ее стадии — образование моно- и диодтирозина — у них происходят в тунике). У бесчерепных ткань эндостиля также продуцирует тироксин (Т<sub>4</sub>) и его предшественник — триодтирозин (Т<sub>3</sub>). У круглоротых эндостиль в измененном виде (так называемый гипобранхиальный мешок) сохраняется только у личинок, и в процессе их метаморфоза клетки его полностью замещаются тиреоидными фолликулами, характерными для ткани щитовидной железы. У круглоротых и у некоторых рыб щитовидная железа имеет дисперсный характер, тогда как у ряда рыб она уже хорошо выражена морфологически.

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

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

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

Эволюция пищеварительной системы, связанная с повышением эффективности переваривания и усвоения пищи, морфологически выражается в степени дифференцирования пищеварительного тракта на морфофункциональные отделы и в возрастании общей длины кишечника, что косвенно соответствует увеличению поверхности железистого эпителия и всасывающей части кишечника. У круглоротых идущая от пищевода кишка не дифференцирована на отделы и не образует изгибов. Некоторое расширение ее внутренней поверхности достигается с помощью продольной складки кишечного эпителия, идущей вдоль спинной стороны кишки. Уже у круглоротых появляется довольно крупная печень, лежащая непосредственно позади сердца. В печени имеется желчный пузырь, проток которого открывается в передней части кишки. Кишка проходит по верхнему краю печени, а затем опускается на брюшную сторону и тянется назад, открываясь наружу анальным отверстием.

В обоих классах рыб кишечник дифференцируется на стделы (рис. 33). Переваривание пищи начинается в желудке: в его стенках расположены железы, продуцирующие пищеварительные ферменты и соляную кислоту (ферменты желудка активны в кислой среде). У хрящевых рыб желудок U-образно изогнут; начальная, более крупная, часть его называется кардиальной, а часть, следующая за изгибом, — пилорической. Позади этой части находится очень короткая тонкая кишка, в просвет которой открываются протоки *поджелудочной железы*, а также желчный проток, идущий из крупной трехлопастной печени. В тонком кишечнике продолжается переваривание пищи с участием ферментов, вырабатываемых в стенках кишки и в поджелудочной железе.

Морфологически выраженная поджелудочная железа появляется лишь у хрящевых рыб. Это сложная железа, работающая и как экзокринная (продукция пищеварительных ферментов), и как эндокринная (продукция инсулина, глюкагона и некоторых других гормонов). Инсулин и глюкагон — гормоны-антагонисты, регулирующие уровень сахара в крови: инсулин способствует резервированию углеводов в виде гликогена, а глюкагон — мобилизации глюкозы путем распада гликогена в печени. Эндокринная функция железы связана с особыми клетками «остров-

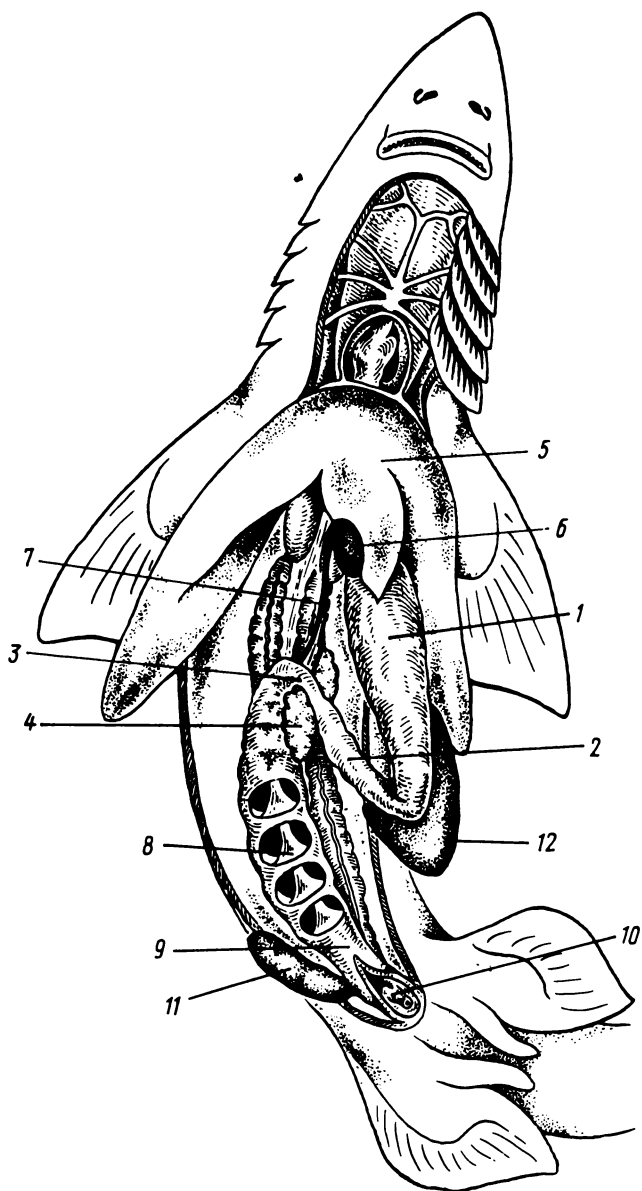


Рис. 33. Пищеварительная система акулы:

1—кардиальная часть желудка, 2—его пилорическая часть, 3—тонкая кишка, 4—поджелудочная железа, 5—печень, 6—желчный пузырь, 7—желчный проток, 8—толстая кишка, в вырезе виден спиральный клапан, 9—прямая кишка, 10—клоака, 11—ректальная железа (орган солевого обмена), 12—селезенка

ков Лангерганса». У круглоротых ткань поджелудочной железы разбросана островками вдоль кишечника и внешне не выражена, хотя функциональная ее роль проявляется как в пищеварении, так и в продукции гормонов (прежде всего инсулина).

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

Сходно подразделение пищеварительной системы на отделы у костных рыб. Желудок у некоторых «мирных» костистых рыб может и не выделяться морфологически, но выражен функционально. Позади желудка, на границе с тонкой кишкой, у многих видов имеется несколько замкнутых выростов — *пилорические придатки*. Здесь тоже происходит переваривание белков, а также, по-видимому, и всасывание. Тонкий кишечник длинный, образует петли, благодаря которым увеличивается его общая поверхность. Первая петля тонкой кишки формирует *двенадцатиперстную кишку*, в которую впадают протоки поджелудочной железы и желчные протоки, поэтому функционально этот отдел отличается от остальной части тонкой кишки. Толстый кишечник у костистых рыб морфологически почти не выделяется, но у низших костных рыб, как и у акул, имеется спиральный клапан. Клоаки у костных рыб (кроме двоякодышащих) нет, и кишечник открывается анальным отверстием прямо наружу.

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

## 7. Водно-солевой обмен и органы выделения

Обитание в водной среде определило важнейшие принципы водно-солевого обмена круглоротых и рыб. Разница в концентрации веществ, растворенных в окружающей воде и в жидкостях тела, создает осмотический поток воды через проницаемые покровы. Предки позвоночных эволюционировали в морской среде, что



наложило свой отпечаток на химический состав тканей (качественный состав ионов, их концентрация). Эти свойства унаследованы и позвоночными. Но эта группа исходно, по крайней мере с кембрия, развивалась как пресноводная. В их организме концентрация жидкостей внутренней среды, хотя обычно несколько ниже, чем у морских животных, все же выше, чем в окружающей среде. Благодаря этому вода осмотическим путем непрерывно проникает внутрь организма.

Как приспособление к ограничению осмотического обводнения у многих древних круглоротых и рыб формировались мощные костные панцири; у ряда современных рыб эта же цель достигается развитием различного рода чешуй. Но полная изоляция организма от осмотического проникновения воды невозможна, поскольку по меньшей мере эпителий органов дыхания и слизистой кишечника неизбежно контактирует с водой. Отсюда возникает важная функция постоянного выведения избытка воды. У всех животных эта функция связана с органами выделения; в этом отношении позвоночные не составляют исключения. Специфические для этих животных органы выделения — почки — эволюционно с самого начала формировались не только на основе выделительной функции, но и как орган осморегуляции, тем более что продукты белкового обмена — аммиак и мочевины — растворимы в воде и могут легко выделяться внепочечным путем, через жабры.

Принцип функционирования почек как органов водно-солевого обмена заключается в том, что поток выводимой из организма воды создается не мерцанием ресничек или жгутиков (как у низших хордовых и ряда беспозвоночных), а фильтрацией ее из кровяного русла силой кровяного давления.

В индивидуальном развитии первичноводных позвоночных сменяются два типа строения почек. Вначале закладывается так называемая головная почка (*pronephros*). Она состоит из большого числа канальцев, каждый из которых открывается в полость тела воронкой, снабженной ресничками. Внешне эти канальцы (*нефроны*) похожи на метанефридии кольчатых червей или бесчерепных, но лишены соленоцитов и расположены не метамерно, а собраны в единый компактный орган и открываются в общий выводной проток. В стенках брюшной полости вблизи воронок (*нефростомов*) образуются сплетения кровеносных капилляров, из которых вода и растворенные в плазме вещества фильтруются из крови в полость тела, а отсюда движениями ресничек выводятся через воронку и канальцы нефронов наружу. Внутренние стенки канальцев выстланы железистым эпителием и выполняют экскреторную функцию.

Головная почка (или предпочка) функционирует только как зародышевый орган<sup>1</sup>. У взрослых форм развивается новая серия

<sup>1</sup> Есть предположение, что предпочка сохраняется как дефинитивный орган у миксин.

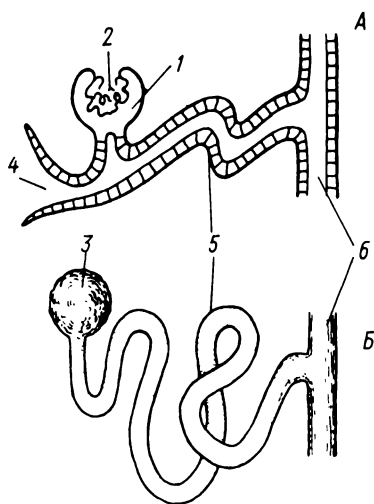


Рис. 34. Схема строения нефронов туловищной почки (по Строганову, 1962). А — с нефростомом; Б — без нефростома:

1— боуменова капсула, 2— клубочек, 3— мальпигиево тельце, 4— нефростом, 5— каналец нефрона, 6— собирающая трубка

образование называется *мальпигиевым тельцем* (рис. 34). Часть таких нефронов прямо заканчивается мальпигиевым тельцем, утратив связь с полостью тела через воронки. Канальцы нефронов туловищной почки более длинные, извилистые, оплетенные сетью кровеносных капилляров; некоторые их участки приобрели функцию всасывания.

В клубочке силой кровяного давления жидкая часть плазмы крови фильтруется из капилляров в просвет боуменовой капсулы, откуда попадает в каналец нефрона в виде первичной мочи. В ее состав входит не только вода, но и растворенные в ней вещества, частицы которых могут проникнуть сквозь стенки капилляра: ионы солей, молекулы сахаров, мочевины и др. Практически лишь белки и некоторые другие вещества с крупной молекулой не входят в состав первичной мочи. Процесс образования первичной мочи обозначается как *ультрафильтрация* и представляет собой важнейшую функцию почки. Клубочковая фильтрация обеспечивает интенсивное выведение воды из организма: пресноводные круглоротые и рыбы ежедневно выделяют более 300 мл/кг очень слабо концентрированной мочи. Таким путем поддерживается осмотическое постоянство внутренней среды организма.

Извитые канальцы нефрона оплетены сетью кровеносных капилляров, ответвляющихся от почечной артерии и воротной вены

нефронов, расположенных позади предпочки и составляющих туловищную почку (*mesonephros*). У круглоротых (миног) вдоль всей такой почки проходит *гломер* — плотное сплетение кровеносных капилляров, из которых фильтруется жидкая часть плазмы. Фильтрат попадает в канальцы туловищной почки, откуда поступает в общий мочеточник. У миксин почка представлена серией сегментальных округлых телец, каждое из которых снабжается отдельным сосудом, образующим сплетение капилляров. У рыб строение туловищной почки отличается тем, что в начальной части каждого нефрона, вблизи воронки, стенки канальца образуют выпячивание (*боуменова капсула*), внутри которого расположен клубочек кровеносных капилляров; это

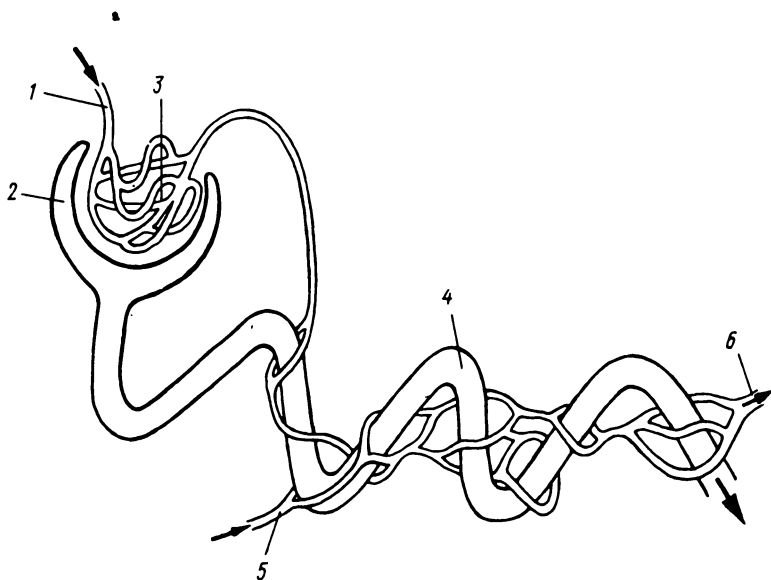


Рис. 35. Кровоснабжение нефрона туловищной почки:

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

почек (рис. 35). Через стенки канальцев осуществляется обратное всасывание солей, сахаров и ряда других веществ в кровяное русло. Обратное всасывание (*реабсорбция*) — вторая важная функция клубочковой почки. Третья ее функция — *секреторная* — заключается в том, что особые клетки в стенках нефрона извлекают из крови вещества, подлежащие выделению, и секретируют их в просвет канальца.

Функция почки в солевом обмене дополняется другими механизмами. Поскольку организм непрерывно теряет соли в состав мочи (главным образом двухвалентные ионы) и экскрементов, а также в результате диффузии через кожу и жабры, необходимо их постоянное возобновление. Соли поступают в организм с пищей. Кроме того, важную роль в солевом обмене играют специальные клетки жаберного эпителия — так называемые солевые или хлоридные. У пресноводных рыб эти клетки способны к активной абсорбции солей (главным образом одновалентных ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$ ) из окружающей воды.

В целом принцип осморегуляции пресноводных рыб сводится к следующему (рис. 36): вода поступает в организм осмотическим путем через жабры и слизистую кишечника; избыток ее выводится через почки. Активного питья воды не происходит. Соли поступают с пищей и через жабры. Потеря их идет с мочой, экскрементами

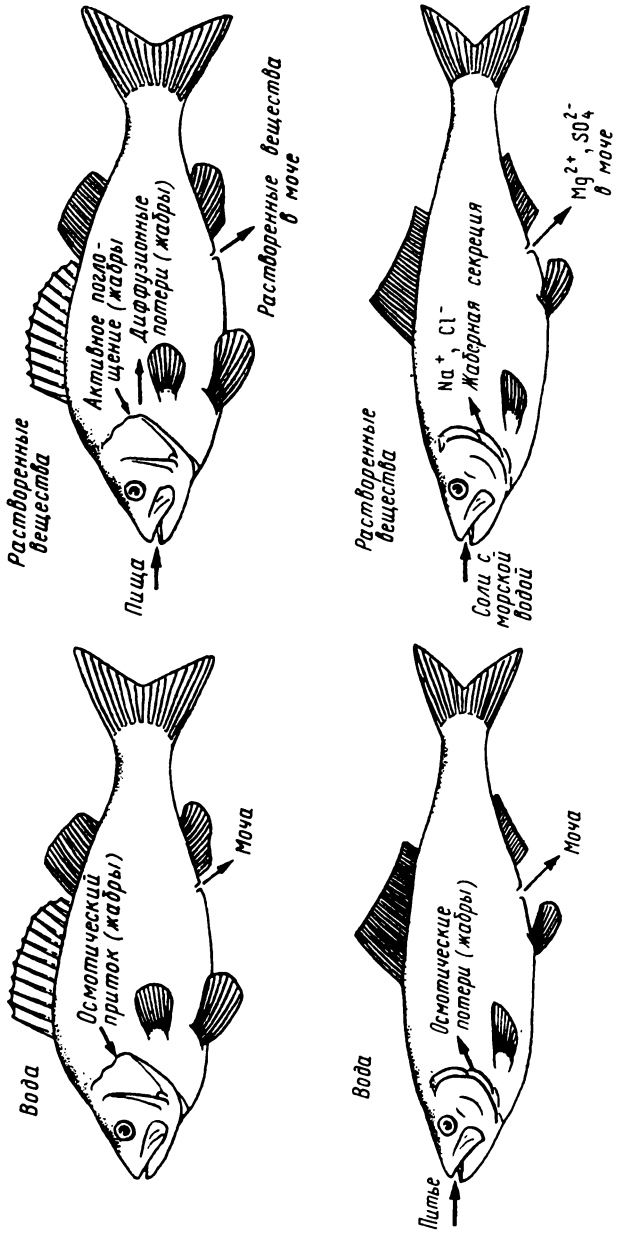


Рис. 36. Схема водно-солевого обмена костистых рыб (по Шмидт-Нильсену, 1982)

Вверху — пресноводные рыбы, внизу — морские

и частично путем диффузии через кожу. Фильтрационно-реабсорбционная функция почек, а также абсорбционная активность жаберного эпителия зависят от соотношения осмотических давлений воды и жидкостей тела. Это позволяет пресноводным рыбам осваивать водоемы с некоторой степенью осолонения, что расширяет экологические возможности отдельных видов.

**Осморегуляция в морской среде.** Обширная морская трансгрессия, имевшая место в конце силура (около 380 млн. лет назад), открыла возможность вторичного освоения рыбами морской среды. Морская миграция хрящевых рыб произошла еще в силуре, а у костных — несколько позднее: в начале — середине девона. Приспособление к обитанию в гипертонической морской среде у всех рыб шло на основе сложившейся у пресноводных предков клубочковой почки, но конкретные механизмы осморегуляции у хрящевых и высших костных (костистых) рыб существенно отличаются.

Осмотическое давление внутренней среды костистых рыб ниже, чем в морской воде. Поэтому в море организм этих животных постоянно теряет воду осмотическим путем (главным образом через жабры). В этих условиях активная фильтрация воды через почки теряет адаптивный смысл. Исследования показывают, что у морских костистых рыб значительная часть клубочков отключена и в фильтрации не участвует. У многих видов уменьшены размеры клубочков, а нередко и их число, вплоть до полной утраты. Впрочем, рыбы с бесклубочковой (агломерулярной) почкой составляют исключение; такая почка свойственна, в частности, рыбам семейства *Syngnathidae*, а также встречается у некоторых антарктических видов. Снижение числа функционирующих клубочков и их размеров зарегистрировано и в экспериментах с перенесением пресноводных рыб в морскую воду. При этом общий объем почечной фильтрации сильно снижается: например, у форели от 142,6 до 20,1 нл/мин.

Однако снижение уровня фильтрации лишь замедляет потери воды, но не снимает их. Водные потери компенсируются путем питья: морские костистые рыбы пьют много воды, получая при этом избыточное количество солей. Вода в значительной мере (до 80%) абсорбируется в кишечнике, а соли выходят из организма с фекалиями. Большое количество солей выводится и с мочой, что связано с существенными перестройками в функции почек. В частности, кардинально меняется реабсорбционная функция нефронов: ионы солей не абсорбируются, а вода из состава первичной мочи претерпевает обратное всасывание и возвращается в кровяное русло. Соответственно морские костистые рыбы теряют мало — порядка 2—5 мл/(кг·сут) — мочи, концентрация которой практически

равна таковой плазмы крови. Кроме того, интенсивное всасывание воды происходит в мочевом пузыре.

«Хлоридные» клетки у морских рыб также меняют направленность функционирования: они работают не на захват, а на экскрецию одновалентных ионов из организма. Эти бокаловидные клетки, отличающиеся большим числом митохондрий и развитым эндоплазматическим ретикуломом (что говорит о значительной энергетической загруженности), имеются не только у костных, но и у хрящевых рыб и у круглоротых<sup>1</sup>. Недавние исследования показывают их полное сходство с аналогичными клетками пресноводных рыб; направленность активного переноса ионов определяется соотношением осмотических давлений внешней и внутриорганизменной жидких сред.

В целом осморегуляция у морских костистых рыб выглядит следующим образом (см. рис. 36): постоянные осмотические потери воды компенсируются питьем. Избыток поступивших при этом солей выводится через почки, с экскрементами (главным образом двухвалентные ионы) и хлоридными клетками жаберного эпителия (одновалентные ионы). Вода из состава первичной мочи активно реабсорбируется. Комплекс этих механизмов определяет поддержание осмотического давления внутренней среды на относительно постоянном уровне. Сохранение клубочковой системы позволило многим видам переносить довольно широкие колебания солености среды, вплоть до регулярной смены морского и пресноводного образа жизни, свойственного проходным рыбам и некоторым круглоротым, совершающим регулярные нерестовые миграции, связанные со сменой среды обитания. Регуляция деятельности осморегуляторных механизмов определяется главным образом нейрогуморальной системой<sup>2</sup>, включающей гипоталамус, гипофиз и интерреналовую ткань<sup>2</sup>.

У хрящевых рыб осморегуляция в морской среде строится на иной основе. В отличие от костистых рыб основной конечный продукт азотистого обмена у них не аммиак, который легко выводится через жабры, а мочевина. Проницаемость жаберного эпителия для мочевины у хрящевых рыб понижена, и избыток ее выводится практически только через почки. Усложненная конфигурация нефронов, составляющих вместе с кровеносными капиллярами противоточ-

---

<sup>1</sup> В том числе и у миксин, которым активная осморегуляция не свойственна. Предполагается, что их функция в этом случае связана с поддержанием кислотно-щелочного равновесия.

<sup>2</sup> Интерреналовая ткань — гомолог коры надпочечников высших позвоночных животных — выделяет гормоны группы минералкортикоидов, регулирующие солевой обмен.

ную систему, позволяет эффективно реабсорбировать мочевины. Благодаря накоплению мочевины в плазме и в тканях общее осмотическое давление внутренней среды морских пластиножаберных рыб оказывается почти равным окружающей среде, тогда как концентрация солей сохраняется на уровне, существенно более низком, чем в морской воде (табл. 3). Помимо мочевины в крови хрящевых рыб накапливается значительное количество триметиламинооксида (ТМАО), также обладающего высокой осмотической активностью.

Благодаря создаваемой за счет мочевины и ТМАО изотоничности хрящевые рыбы не теряют воду осмотическим путем, а соответственно лишены необходимости пить морскую воду. Более того, фактически осмотическое давление жидкостей организма у хрящевых рыб несколько выше, чем в окружающей среде (табл. 3). Благодаря этому некоторое количество воды поступает в организм через жабры, компенсируя неизбежные водные потери, связанные с мочеобразованием. Все это снимает необходимость усиленного выведения солей из организма. Некоторый избыток солей, поступающих с пищей, выходит с фекалиями, а также в составе секрета ректальной железы, выделяющей концентрированный солевой раствор, состоящий преимущественно из ионов натрия и хлора.

Процесс реабсорбции мочевины в почках активно регулируется с участием системы гипоталамус — гипофиз. Это открывает возможность перенесения некоторыми видами акул широких колебаний солёности среды. Немногочисленные пресноводные пластиножаберные (например, скат — *Potamotrygon hystrix*) осуществляют осморегуляцию по типу костистых рыб, при повышении солёности среды увеличивают осмолярность плазмы, но эффективность такой адаптации ограничена. По-видимому, ими почти утрачена способность к накоплению мочевины.

Аналогичный хрящевым рыбам тип осморегуляции характерен и для некоторых низших костных рыб. Так, у единственной современной кистеперой рыбы латимерии накопление в крови осмотически активных веществ (355 ммоль/л мочевины и более 100 ммоль/л ТМАО) таково, что общая осмотическая концентрация плазмы близка к таковой вод Индийского океана (табл. 3). При этом содержание электролитов составляет всего 40% от их концентрации в морской воде. Для этого вида характерна и ректальная железа. Значительное количество мочевины накапливается и в крови двоякодышащих рыб. У осетровых при попадании в морскую воду также увеличивается содержание осмотически активных веществ в крови, но одновременно повышается и концентрация солей — тип осморегуляции, в какой-то степени промежуточный между хрящевыми и костистыми рыбами.

Концентрация некоторых веществ в плазме крови  
водных позвоночных (ммоль/л) (по Шмидт-Ниельсен, 1982)

Виды	Среда обитания	Na	K	Мочевина	Осмотическая концентрация, мосм/л
Морская вода		~450	10	0	~1000
Круглоротые:					
Миксины — <i>Myxine</i>	Море	549	11		1152
Миноги — <i>Petromyzon</i>					317
Миноги — <i>Lampetra</i>	Пресные воды	120	3	<1	270
Хрящевые рыбы:					
Скат — <i>Raja</i>	Море	289	4	444	1050
Скат — <i>Potamotrygon</i>	Пресные воды	150	6	<1	308
Акула — <i>Squalus</i>	Море	287	5	354	1000
Кистеперые рыбы:					
Латимерия — <i>Latimeria</i>		181	—	355	1181
Костистые рыбы:					
Золотая рыбка — <i>Carassius</i>	Пресные воды	115	4		259
Рыба-жаба — <i>Ospanus</i>	Море	160	5		392
Угорь — <i>Anguilla</i>		177	3		371
	Пресные воды	155	3		323
Лосось — <i>Salmo</i>	Море	212	3		400
	Пресные воды	181	2		340

Среди круглоротых миксины, обитающие только в море, изотоничны морской среде, причем это достигается высоким содержанием неорганических ионов (см. табл. 3). В принципе это можно рассматривать как отсутствие активной осморегуляции, однако, судя по некоторым данным, гипоталамо-гипофизарная система миксин способна реагировать на повышение солености среды, а почечные канальцы — реабсорбировать ионы натрия и молекулы мочевины. Миноги обладают активной осморегуляцией на базе клубочковой почки, сходной с костистыми рыбами.



## 8. Половая система и размножение

Все водные позвоночные (как и вообще все позвоночные) раздельнополы<sup>1</sup>. Половые железы образуются из мезодермальных закладок в брюшной части сомита. У круглоротых и рыб эти железы длинные, тянутся вдоль спинной части брюшной полости. Пути выведения половых продуктов в различной степени совмещаются с выводными протоками выделительной системы.

У круглоротых эта связь наиболее проста: собственно половых протоков не образуется вообще, половые клетки через разрыв стенки гонады попадают в полость тела, откуда через отверстие, называемое *половой порой*, проникают в мочеполовой синус — расширение, образующееся при слиянии мочеточников. Далее через общее мочеполовое отверстие половые продукты выводятся наружу.

У рыб образование половых протоков тесно связано с онтогенетическим развитием почек (рис. 37). При формировании ту-

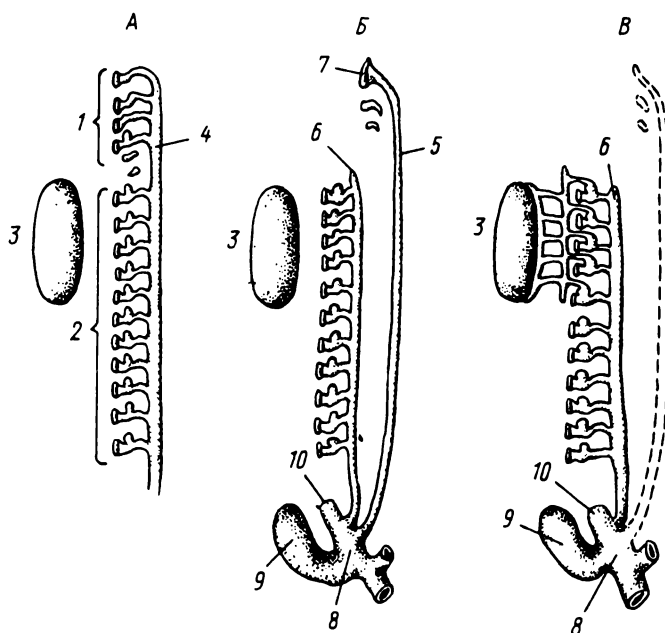


Рис. 37. Схема взаимосвязи выделительной и половой систем у водных позвоночных (по Шмальгаузену, 1947). А — зародышевое состояние; Б — взрослая самка; В — взрослый самец:

1 — предпочка, 2 — туловищная почка, 3 — гонада, 4 — канал предпочки, 5 — мюллеров канал, 6 — вольфов канал, 7 — воронка яйцевода, 8 — клоака, 9 — мочевой пузырь, 10 — прямая кишка

<sup>1</sup> Лишь у некоторых костистых рыб встречается гермафродитизм.

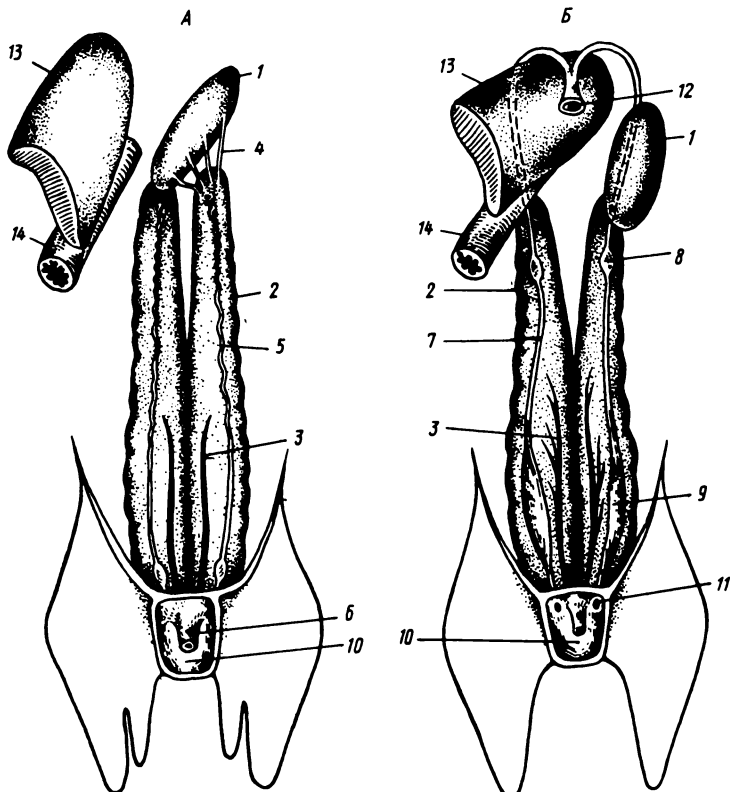


Рис. 38. Мочеполовая система хрящевых рыб. А — самец; Б — самка:

1 — гонада, 2 — почка, 3 — мочеточник, 4 — семявыносящие каналы, 5 — семяпровод, 6 — мочеполовой сосочек, 7 — яйцевод, 8 — скорлуповая железа, 9 — «матка», 10 — клоака, 11 — отверстия яйцеводов, 12 — общая воронка яйцеводов, 13 — печень, 14 — пищевод

ловищной почки пронефрический проток расщепляется на два канала. Один из них — *мюллеров канал* — открывается в полость тела воронкой (*воронка яйцевода*), соответствующей воронке нефростома головной почки<sup>1</sup> Второй проток — *вольфов канал* — принимает в себя каналы нефронов туловищной почки и функционирует как мочеточник. Но так обстоит дело только у самок; у самцов передние каналы нефронов связываются с семявыносящими каналами семенника и функционируют как его придатки. Отсюда сперматозоиды попадают в вольфов канал и по нему достигают клоаки (у хрящевых рыб) или прямо выводятся наружу (у костистых рыб).

<sup>1</sup> Такое типичное происхождение мюллеровых каналов свойственно хрящевым рыбам; у ряда других позвоночных они могут возникать как новообразования. Мюллеровы каналы служат яйцеводами.

Таким образом, у самцов вольфов канал функционирует и как мочеточник, и как семяпровод; мюллеров канал у самцов редуцируется.

Конкретное строение мочеполовой системы различных групп может существенно отличаться от этой схемы. Так, у самцов хрящевых рыб вольфов канал выполняет лишь функцию семяпровода, а мочеточники представляют собой морфологически самостоятельные протоки, обособляющиеся от его нижней части. Вольфовы каналы и мочеточники объединяются лишь в своей конечной части, образуя *мочеполовой сосочек*, непарным отверстием открывающийся в клоаку (рис. 38). Мюллеровы каналы у самцов хрящевых рыб редуцируются не полностью: их нижние отделы формируют *семенные мешки*, отверстия которых тоже открываются в мочеполовой сосочек. У самок вольфовы каналы функционируют как мочеточники; в конечной части они объединяются и открываются в клоаку непарным мочевым сосочком. Яйцеводы (мюллеровы каналы) в верхней части сливаются, образуя воронку<sup>1</sup>. В верхней половине яйцеводов образуется скорлуповая железа, а в нижней — большое расширение («матка»), которое особенно развито у живородящих видов.

У большинства костистых рыб самки имеют удлиненные мешкообразные яичники с полостью внутри. Созревшие яйца выпадают в эту полость и через проток, представляющий собой вытянутую часть оболочки яичника, выводятся через специальное отверстие, которое открывается либо в мочеполовой синус, либо прямо наружу. Мюллеровы каналы у них редуцированы. У самцов вольфовы каналы функционируют только как мочеточники, а семяпроводы представляют собой новообразования, не связанные с почечными протоками; они также открываются или в мочеполовой синус, или самостоятельно (рис. 39).

В ряде случаев наблюдаются отклонения и от этой схемы, особенно у низших костных рыб (рис. 40). Все они представляют собой вторичные отклонения от рассмотренного выше типичного соотношения выводных каналов половой системы и мезонефрических протоков, закладывающегося в ходе эмбрионального развития.

У всех водных позвоночных, кроме хрящевых и немногих костистых рыб, оплодотворение наружное и яйца (икра) развиваются в водной среде. Развитие, за редкими исключениями, включает стадию личинки. У многих видов хрящевых рыб яйца задерживаются в «матке». Питание эмбриона вначале идет за счет запасов желтка, а позднее остатки желточного мешка врастают в стенки «матки», где образуется особая сеть кровеносных сосудов, напоминающая

<sup>1</sup> Это свойственно не всем видам.

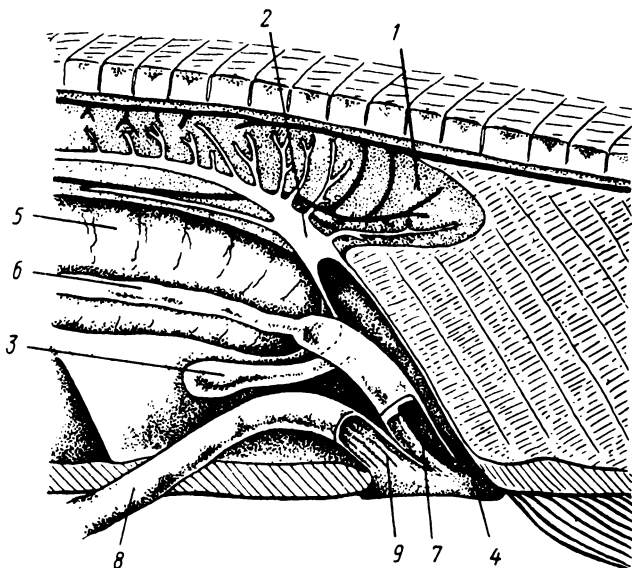


Рис. 39. Мочеполовая система самца щуки (по Гуртовому и др., 1976):

1— почка, 2— мочеточник, 3— мочевой пузырь, 4— наружное мочевое отверстие, 5— семяник, 6— семяпровод, 7— наружное половое отверстие, 8— кишечник, 9— анальное отверстие

плаценту млекопитающих, через которую осуществляется обмен веществ зародыша с организмом матери. «Живорождение», встречающееся у некоторых костистых рыб, не имеет столь тесной связи с организмом самки, и такие случаи правильнее называть яйцеживорождением. У яйцеживородящих видов икринки задерживаются в расширенных участках яйцеводов, которые используются лишь как «вместилища», и развиваются там самостоятельно. К яйцеживородящим формам относится и кистеперая рыба латимерия: в яйцеводах экземпляра из Американского музея естественной истории обнаружены развитые плоды, свободно лежащие в полости «матки». Ранее считали, что она откладывает крупные яйца во внешней среде.

Биологическое значение разных форм живорождения заключается в уменьшении масштабов гибели икры и молоди. Этот же эффект достигается и свойственным многим видам поведением, связанным с заботой о потомстве,— от откладки икры в укрытых местах до сложных форм активной защиты икры и молоди. Во всех случаях забота о потомстве открывает возможность воспроизведения вида с меньшими затратами пластических веществ и энергии, что биологически выгодно.

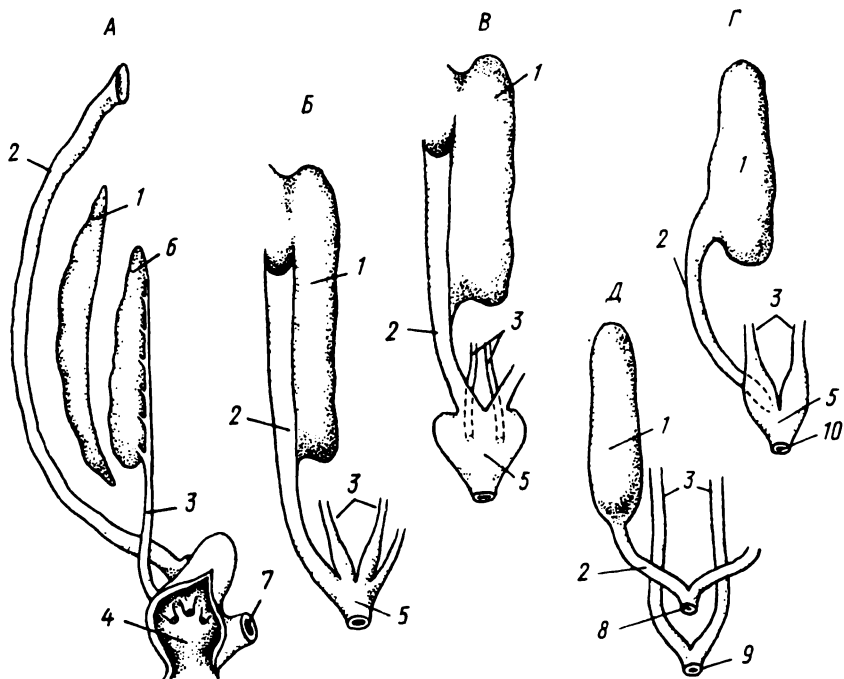


Рис. 40. Различные типы строения мочеполовой системы самок костных рыб (по Шмальгаузену, 1947). А — двоякодышащая рыба; Б — многопер; В — Г — костные ганоиды; Д — костистые рыбы:

1 — яичник, 2 — яйцевод, 3 — мочеточник, 4 — клоака, 5 — мочеполовой синус, 6 — почка, 7 — прямая кишка, 8 — половые отверстия, 9 — мочевое отверстие, 10 — мочеполовое отверстие

#### Г Л А В А IV

### ВЫХОД ПОЗВОНОЧНЫХ НА СУШУ. ЗЕМНОВОДНЫЕ

#### 1. Эволюционные предпосылки освоения суши

Развившаяся в конце силура — начале девона морская трансгрессия, связанная с опусканием части суши, определила собой не только возникновение связи внутренних водоемов с морскими и возможность выхода различных групп рыб в море. С этими же геологическими преобразованиями связано широкое распространение обширных по площади мелководных, хорошо прогреваемых в теплые сезоны водоемов. Характерное для девонского периода прогрессивное нарастание засушливости определило преимущественное распространение наземной растительности (псилофиты, в конце девона —

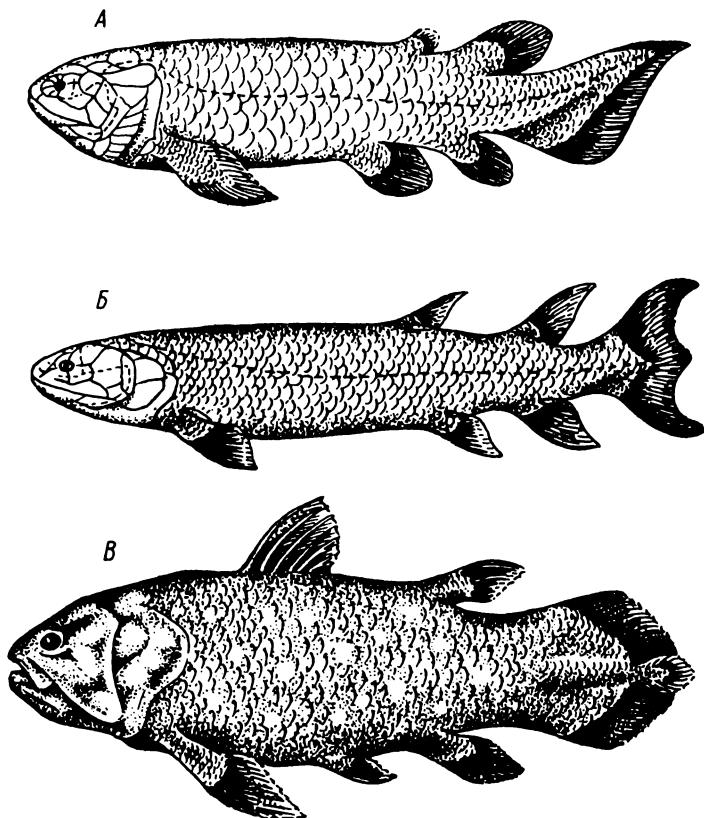


Рис. 42. Кистеперые рыбы. А и Б — рипидистии; В — латимерия

сохранили многие черты строения и функций первичноводных предков. Детальное знакомство с особенностями этого класса позволяет лучше понять основные пути эволюции, связанной со сменой среды обитания.

## 2. Земноводные (Amphibia)

Современные земноводные представлены тремя отрядами: Хвостатые — Urodella (тритоны, саламандры), Безногие — Apoda (червеобразные животные — червяги, обитающие во влажных тропиках), и Бесхвостые — Anura (лягушки, жабы). Из них лишь хвостатые сохранили принципиальные черты строения, сложившиеся у предков; в двух последних отрядах высокая степень специализации наложила существенный отпечаток на особенности внешней морфологии, анатомии скелета и другие черты строения.

Все три отряда берут начало от каменноугольных ихтиостегий, которых считают прямыми потомками кистеперых рыб. Филогенетически хвостатые и безногие ближе друг к другу, чем к бесхвостым: первые в своем происхождении связаны с ныне вымершей группой микрозавров (подкласс Тонкопозвонковые), а бесхвостые представляют самостоятельную ветвь, относящуюся к подклассу Дугопозвонковые. Все это необходимо учитывать при анализе современных амфибий.

**Опорно-двигательная система.** Воздушная среда отличается низкой плотностью, что существенно увеличивает влияние сил гравитации, «прижимающих» тело животного к субстрату. В таких условиях локомоторная функция оказывается тесно связанной с функцией поддержания тела в приподнятом состоянии, опоры на субстрат. Это не дает возможности передвигаться путем боковых изгибов тела или хвоста. У всех наземных позвоночных начиная с амфибий главным локомоторным органом становятся парные конечности. Их отличие от плавников рыб заключается в том, что у наземных позвоночных конечности устроены по рычажному типу, позволяющему совместить опорную функцию с функцией поступательного движения. Конечности состоят из трех главных отделов: плечо, предплечье и кисть в передней конечности; бедро, голень и стопа — в задней (рис. 43). На этой принципиальной основе строятся все варианты парных конечностей наземных позвоночных животных. Основные отделы конечностей соединены подвижными суставами; проксимальные их отделы (плечо, бедро) шаровидным суставом сочленяются соответственно с плечевым и тазовым поясом.

У хвостатых амфибий эта схема сохраняется в виде, наиболее близком к строению конечностей ископаемых стегоцефалов (рис. 44). Конечности короткие, уплощенные. В передних конечностях часто развиваются только четыре пальца; часть костей запястья (предплюсны) может сливаться. У специализированных к движению прыжками бесхвостых кости основных отделов конечностей (особенно задних) удлинены; кости предплечья и голени сливаются. Две проксимальные (находящиеся ближе к оси тела) косточки предплюсны удлинены и подвижно сочленены с голенью и дистальной частью стопы — образуется дополнительный рычаг, способствующий совершению прыжков (рис. 46).

Усиленная локомоторная функция конечностей сочетается с необходимостью опоры их основной (проксимальной) части. С этим связано прогрессивное развитие поясов конечностей. При передвижении по земле основная нагрузка ложится на задние конечности, создающие толчок. Соответственно тазовый пояс амфибий в отличие от рыб хорошо развит и прочно фиксируется в крестцовом отделе позвоночника (рис. 45, 46). Типичное для всех наземных позвоночных строение тазового пояса сформировалось уже

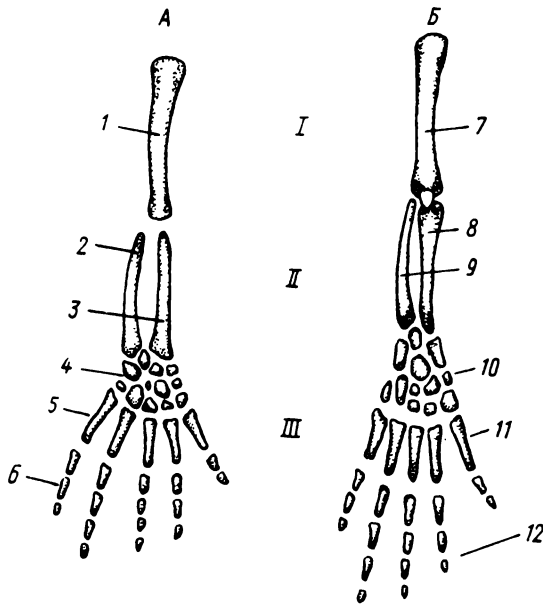


Рис. 43. Схема строения парных конечностей наземных позвоночных животных:

*A* — передняя конечность: 1 — плечо (1), II — предплечье (2 — локтевая кость, 3 — лучевая), III — кисть (4 — запястье, 5 — пясть, 6 — фаланги пальцев);  
*B* — задняя конечность: I — бедро (7), II — голень (8 — большая, 9 — малая берцовые кости), III — стопа (10 — предплюсна, 11 — плюсна, 12 — фаланги пальцев)

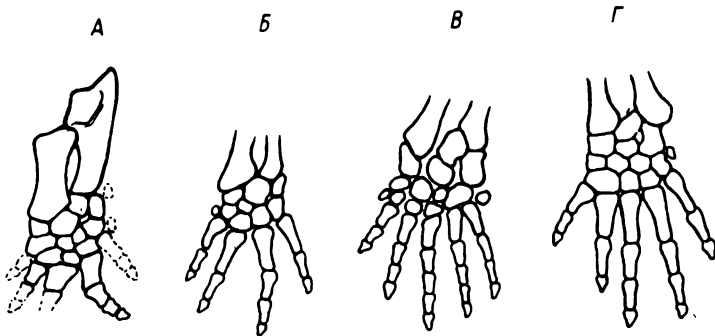


Рис. 44. Строение конечностей стегоцефалов и современных хвостатых амфибий (по Шмальгаузену, 1964). Передняя конечность стегоцефала *Eryops* (*A*) и амбистомы *Ambystoma* (*B*); задняя конечность стегоцефала *Trematops* (*B*) и лягушкозуба *Ranodon* (*Г*)



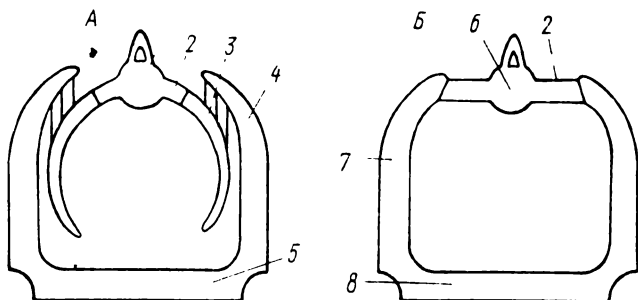


Рис. 45. Схема расположения плечевого (А) и тазового (Б) поясов конечностей у земноводных:

1— туловищный позвонок, 2— поперечный отросток, 3— ребро, 4— лопатка, 5— коракоид, 6— крестцовый позвонок, 7— подвздошная кость, 8— лобковая кость

на уровне земноводных. Таз состоит из трех ветвей: *подвздошной* и *седалищной* костей, составляющих спинную часть пояса, и *лобкового хряща*<sup>1</sup>, образующего его брюшную ветвь. В месте соединения этих костей формируется *вертлужная впадина*: здесь к тазовому поясу причленяется головка бедра. Срастание (симфиз) лобковых костей объединяет правую и левую половины таза в единое образование.

Плечевой пояс (см. рис. 45) также состоит из трех ветвей: на спинной стороне расположена *лопатка*; у амфибий к ней примыкает *надлопаточный хрящ*. Брюшная ветвь представлена вороньей костью, или *коракоидом*. В месте соединения этих костей образуется суставная впадина, формирующая вместе с головкой плеча плечевой сустав. Впереди коракоида располагается предкоракоидный хрящ (*прокоракоид*), на котором находится покровная кость — *ключица*; эти элементы также включаются в брюшную ветвь плечевого пояса. Слияние коракоидов и прокоракоидов объединяет правую и левую половины пояса, полукольцом лежащего в толще мышц туловища. Назад от места слияния отходит непарная *грудина*, которая у земноводных завершается хрящевым отделом. Впереди места слияния прокоракоидов у амфибий располагается непарный *предгрудинник*; его передняя часть представлена хрящом.

Плечевой пояс амфибий не фиксирован в осевом скелете и удерживается в мускулатуре спины с помощью широкого надлопаточного хряща. При выходе на сушу свойственное костным рыбам прикрепление грудного пояса к осевому черепу теряет биологическое значение в связи с подвижностью головы и редуцируется. Свойственный высшим позвоночным тип фиксации плечевого пояса на позвоночнике через грудину и систему ребер у амфибий еще не

<sup>1</sup> У других Tetrapoda — лобковая кость.

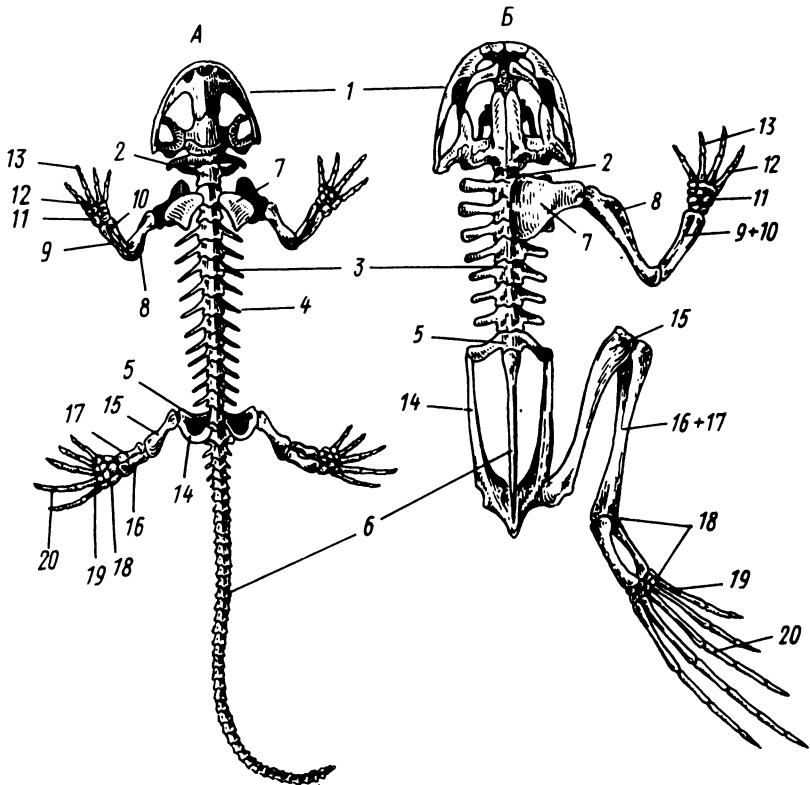


Рис. 46. Скелет саламандры (А) и лягушки (Б):

1— череп, 2— шейный позвонок, 3— туловищные позвонки, 4— ребра, 5— крестцовый позвонок, 6— хвостовые позвонки (у лягушки — уrostиль), 7— плечевой пояс, 8— плечо, 9— локтевая кость, 10— лучевая кость, 11— запястье, 12— пясть, 13— фаланги пальцев, 14— подвздошные кости таза, 15— бедро, 16, 17— большая и малая берцовые кости, 18— предплюсна, 19— плюсна, 20— фаланги пальцев

установился: короткие ребра у них не образуют грудной клетки (см. рис. 46).

Осевой скелет земноводных претерпевает некоторые осложнения по сравнению с рыбами. Увеличивается число отделов позвоночника: в связи с возникновением подвижности головы формируется *шейный* отдел, состоящий из одного позвонка, подвижно причленяющегося к осевому черепу. Обособляется *крестцовый* отдел (у амфибий также из одного позвонка), к которому прикрепляются подвздошные кости таза. Между этими отделами находятся *туловищные* позвонки, к которым прикрепляются короткие ребра (у бесхвостых они сливаются с поперечными отростками и внешне неразличимы). Позади крестцового отдела расположен *хвостовой*. У хвостатых амфибий он состоит из большого числа позвонков, имеющих как верхние, так и нижние (подобно рыбам) дуги. У бесхвостых на основе слияния хвостовых позвонков образуется косточка (*уростиль*), являющаяся опорой задней части туловища при прыжках.

Строение позвонков в разных группах амфибий несколько отличается. У некоторых из них, подобно рыбам, позвонки *амфицельные*, т. е. вогнутые спереди и сзади, с остатками хорды между позвонками и внутри тела позвонка. Особенно это свойственно формам, сохранившим при движении боковые изгибы тела и хвоста (безногие, водные хвостатые). У других хвостатых (саламандры и др.) позвонки *опистоцельные*: тела их вогнуты сзади и выпуклы спереди. У основания верхних дуг образуются сочленовные отростки, обеспечивающие прочность соединения позвонков при сохранении подвижности позвоночника. Это важно при движении: при обитании в воде хвостатые амфибии передвигаются, используя «рыбий» тип локомоции; парные конечности при этом не применяются. Да и при передвижении по суше эти животные, опираясь на парные конечности, используют для локомоции боковые изгибы тела, что увеличивает длину шага (рис. 47).

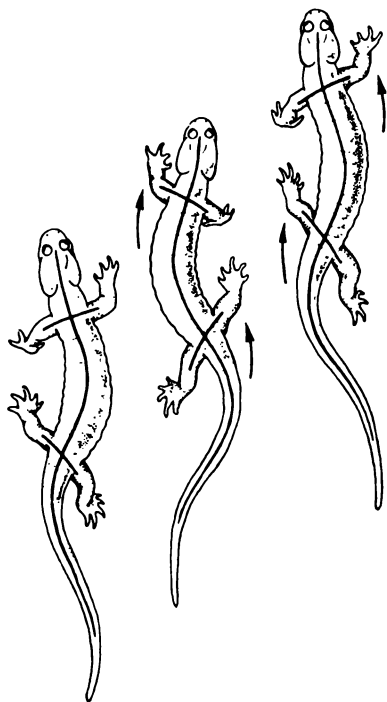


Рис. 47. Схема передвижения по суше примитивного хвостатого земноводного

Опистоцельные позвонки свойственны и некоторым бесхвостым амфибиям, но у большинства из них позвонки *процельные* — вогнутые спереди и выпуклые сзади. Соединение между туловищными позвонками у бесхвостых более прочное; боковые изгибы тела исключаются. Это связано со специализацией представителей отряда к передвижению прыжками.

**Мускулатура.** В связи с развитием парных конечностей и изменением типа локомоции в строении мышечной системы земноводных роль метамерной мускулатуры постепенно уменьшается и наиболее важное место занимает порционная мускулатура. Отдельные мышцы приобретают узкоспециализированные функции, и сложные движения определяются работой комплекса мышц-антагонистов. Такое же усложнение свойственно и комплексу мышц ротового аппарата, обеспечивающих движения, связанные с питанием и дыханием. Метамерные мышечные сегменты сохраняются лишь в туловищной мускулатуре, расположенной вдоль позвоночника. Это

особенно свойственно земноводным, использующим при движении боковые изгибы тела и хвоста; у бесхвостых и в этой части идет образование порционных мышц за счет слияния отдельных мускульных сегментов в плоские мышечные ленты.

**Череп.** Череп современных амфибий характеризуется относительно небольшим числом покровных костей и сильным развитием хряща в мозговой коробке. Этим он существенно отличается от древних земноводных, получивших общее название стегоцефалов («покрыто-головых»), осевой череп которых был покрыт сплошным панцирем из покровных костей, по составу и взаимному расположению весьма сходных с таковыми древних кистеперых рыб. Можно полагать, что редукция покровного черепа связана с задачей облегчения головы при переходе к жизни в воздушной среде. На это указывает обстоятельство, что и у стегоцефалов в линии, ведущей к бесхвостым амфибиям, у ряда тонкопозвонковых и отчасти микроравновозрастных отмечается тенденция сокращения числа костей черепа (Шмальгаузен, 1964).

Наиболее существенные преобразования в строении черепа определялись ведущими свойствами воздушной среды, в частности ее малой плотностью. Это относится прежде всего к возникновению подвижности головы. Прижатое силой тяжести к субстрату тело наземного позвоночного не дает возможности ориентироваться в среде поворотами всего туловища, что свойственно, например, рыбам. Появление подвижного сочленения головы с обособившимся шейным позвонком в области затылочного отдела, несущего два мышечка, обеспечило ориентирование с помощью движений головы. У амфибий эта способность еще ограничена, но в дальнейшей эволюции наземных позвоночных принцип подвижности головы усиливался.

Второе важное преобразование черепа — прочное объединение осевого черепа с висцеральным путем прирастания небно-квадратного хряща к дну мозговой коробки (*аутостилия*). Замена гиостилии предков на аутостилию также адаптивна в среде малой плотности, поскольку создает жесткую конструкцию скелета головы.

В связи с возникновением аутостилии подъязычная дуга утратила свою функцию приращения висцерального аппарата к осевому черепу. Часть элементов этой дуги редуцировалась, а часть сохранилась, приобретя новые функции. В частности, отдельные элементы этой дуги преобразовались в элементы подъязычного аппарата, принимающего участие в активном питании земноводных (передние рожки подъязычного аппарата соответствуют гионду). Основная же часть подъязычной дуги — подвесок (гиомандибуляре) — вошла в состав нового отдела органа слуха, возникшего у наземных позвоночных, — среднего уха.

Среднее ухо (рис. 48) — полость, открывающаяся с одной стороны в окружающую среду, а с другой (евстахиевой трубой) — в глотку. Эта полость гомологична жаберной щели, располагавшейся между

челюстной и подъязычной висцеральными дугами<sup>1</sup>. Ограничивавшая эту щель кость — подвесок — у амфибий входит в полость среднего уха и приобретает функцию слуховой косточки («столбик», или стремечко). С ее помощью колебания барабанной перепонки, закрывающей наружное отверстие среднего уха, передаются жидкости, заполняющей полость внутреннего уха, через овальное окно, также затянутое перепонкой. Возникновение и эволюция среднего уха биологически связаны с малой плотностью воздушной среды, в которой звуковые колебания относительно мало интенсивны и быстро затухают.

У современных хвостатых амфибий такой аппарат звукопередачи вторично редуцирован. Они в основном используют звукопередачу непосредственно на овальное окно через систему сосудов, связанных с кожными венами. Особенно эффективна такая система в водной среде. У безногих амфибий звукопередача с земли реализуется с участием нижней челюсти, с которой непосредственно соединяется массивная слуховая косточка.

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

Морфологические принципы организации дыхательной системы наземных позвоночных строятся на том, что поверхность газообмена располагается внутри тела и не контактирует непосредственно с атмосферным воздухом, а соединяется с ним системой относительно

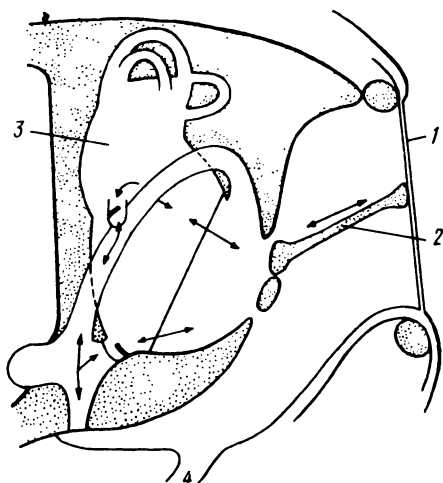


Рис. 48. Схема строения среднего уха земноводных:

1 — барабанная перепонка, 2 — слуховая косточка, 3 — внутреннее ухо, 4 — евстахиева труба

<sup>1</sup> У хрящевых и некоторых низших костных рыб эта жаберная щель функционирует как «брызгальце».

узких подводящих путей. При этом как в дыхательном эпителии, так и в выстилке воздухоносных путей расположено большое количество секреторных клеток, выделяющих слизь, что способствует увлажнению вдыхаемого воздуха. Этот принцип имеет всеобщее значение и реализован не только позвоночными, но и многими группами беспозвоночных (моллюски, членистоногие) при освоении наземной среды обитания (Гиляров, 1970, 1975). У позвоночных наиболее соответствующим новым условиям газообмена оказалось воздушное дыхание с помощью легких. Как уже отмечено, предки земноводных — кистеперые рыбы — обладали именно такими органами дыхания.

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

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

У земноводных в связи с формированием легочного дыхания редуцируются жаберные щели и жаберные дуги; они сохраняются лишь на личиночных стадиях развития. В связи с этим редуцируется и глотка; ей соответствует появляющаяся у наземных позвоночных гортань. Составляющие ее хрящи гомологичны жаберным дугам. Легочное дыхание у амфибий относительно просто. Легкие этих животных (рис. 49) представляют собой полые мешки, внутренняя поверхность которых гладкая или имеет слегка ячеистое строение. Подводящих воздухоносных путей (трахея, бронхи) нет: у бесхвостых легкие прямо открываются в гортань, соединенную узкой щелью с ротовой полостью. У хвостатых и безногих амфибий гортанная камера удлинена и иногда рассматривается как первая ступень к формированию трахеи.

Относительная площадь дыхательного эпителия у амфибий невелика, она меньше поверхности кожи. Так, у лягушек дыхательная поверхность составляет около  $0,25 \text{ м}^2/\text{кг}$ . Для сравнения отметим, что, например, у мыши внутренняя поверхность легких  $5 \text{ м}^2/\text{кг}$ , т. е. в 20 раз больше, а по сравнению с поверхностью тела площадь

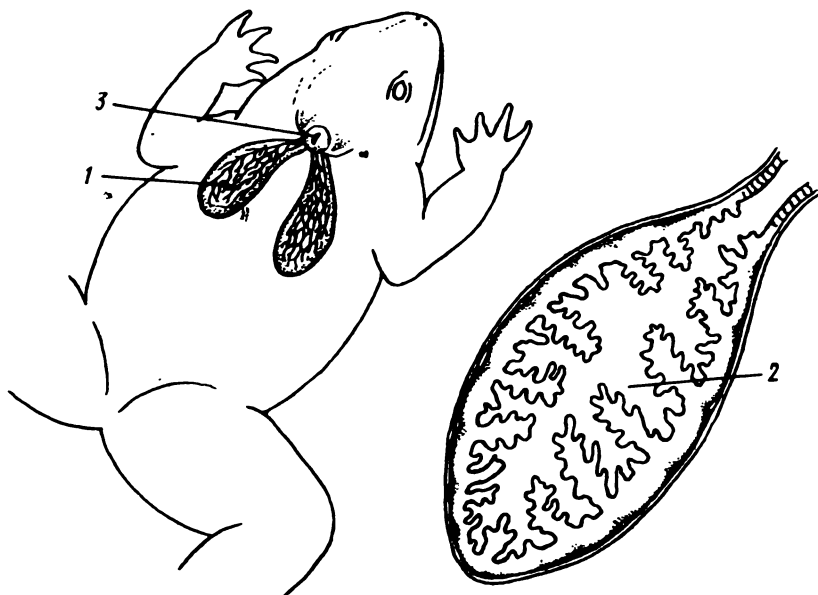


Рис. 49. Легкие амфибий:  
1—легкие, 2—их внутренняя структура, 3—гортань

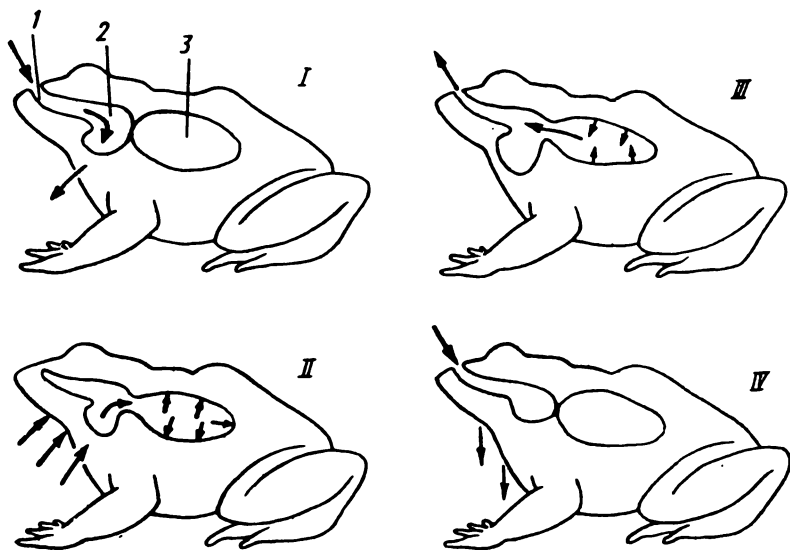


Рис. 50. Схема дыхательных движений лягушки:  
I—IV— фазы дыхательного цикла; 1— ноздри и хоаны, 2— ротовая полость, 3— легкие

дыхательного эпителия млекопитающих в 50—100 раз больше, чем у амфибий.

Вентиляция легких у бесхвостых амфибий осуществляется сложной системой скоординированных движений ротовой полости, ноздрей и мускулатуры гортани (рис. 50). В этом процессе важное значение имеет формирование у земноводных (и всех других наземных позвоночных) внутренних ноздрей, или *хоан*, — отверстий, соединяющих ротовую полость с внешней средой. При вдохе воздух сначала засасывается в ротовую полость: при открытых ноздрях дно ротовой полости опускается. Далее отверстия ноздрей закрываются клапанами, расслабляется сфинктер гортанной щели и воздух из легких поступает в ротовую полость. Этому способствует сжатие эластичных легких, а также давление со стороны стенок тела. В ротовой полости атмосферный воздух перемешивается с обедненным кислородом воздухом, вышедшим из легких. После этого поднятием дна ротовой полости часть находящегося в ней воздуха нагнетается в легкие. Затем гортанная щель замыкается, открываются клапаны ноздрей и остатки воздуха из ротовой полости выталкиваются наружу. Аналогично происходит дыхание и у хвостатых: воздух нагнетается в легкие согласованными движениями дна и стенок щечной полости, а выдох происходит путем сокращения мускулатуры туловища и мышечных клеток в стенках легких.

Наряду с этим при закрытой гортанной щели могут осуществляться частые колебания дна ротовой полости, способствующие ее вентиляции. При этом газообмен идет на поверхности слизистой ротовой полости.

Относительно небольшая поверхность легких и несовершенство дыхательных движений приводят к тому, что одно только легочное дыхание, как правило, не может обеспечить потребности организма земноводных в кислороде. Практически у всех амфибий имеются дополнительные органы газообмена. Уже упоминалось участие в этом процессе капиллярных сетей ротовой полости. Таким путем организм получает до 10—15% потребляемого кислорода. Но наибольшую роль в газообмене этих животных играет кожа. Кожа амфибий лишена чешуй или каких-либо иных покровных образований, снабжена обильной системой кровеносных сосудов и содержит большое количество слизистых желез, поддерживающих поверхность кожи во влажном состоянии.

Соотношение кожного и легочного дыхания у разных видов земноводных не одинаково и в значительной степени определяется их экологией. Как правило, значение кожного дыхания выше у водных или обитающих во влажных биотопах форм. Так, в частности, обстоит дело у хвостатых земноводных. У этих животных через кожу поступает основная часть кислорода и выделяется практически весь объем  $\text{CO}_2$ . С помощью легких и ротовой полости лишь ком-



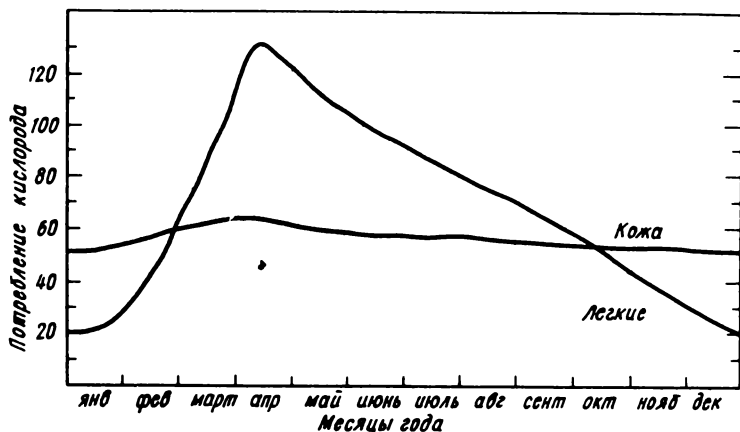


Рис. 51. Сезонные изменения относительной роли легких и кожи в дыхании лягушки

пенсирруется недостаточное снабжение организма кислородом в условиях, затрудняющих кожное дыхание. У видов, заселяющих относительно сухие биотопы, преобладает легочное дыхание. Это в первую очередь относится к бесхвостым амфибиям. Например, у прудовой лягушки поступление кислорода через кожу и легкие примерно одинаково (соответственно 51,2 и 48,8%), тогда как  $\text{CO}_2$  выводится главным образом через кожу (86,2%). У ведущей более наземный образ жизни *Rana fusca* с помощью легких потребляется около 67% кислорода, а выделение  $\text{CO}_2$  идет преимущественно (74,1%) через кожу. Вообще выведение  $\text{CO}_2$  у большинства амфибий происходит главным образом через кожу, что, вероятно, связано с отсутствием угольной ангидразы в легких амфибий.

Легочное дыхание по сравнению с кожным более лабильно и открывает возможность экологически обусловленных изменений общего уровня газообмена. В частности, у бесхвостых амфибий сезонные изменения газообмена определяются именно динамикой легочного дыхания (рис. 51). Газообмен в легких в большей степени зависит от температуры, соответственно в теплое время относительная роль легочного дыхания увеличивается, а в холодное — уменьшается. Так, при изучении дыхания водной хвостатой амфибии большого сирена — *Siren lacertina* — было выявлено, что при температуре  $5^\circ\text{C}$  газообмен осуществляется преимущественно через кожу и отчасти жабры, а при  $25^\circ\text{C}$  — в основном через легкие. В опытах со шпорцевой лягушкой было показано, что кровоснабжение легких зависит от их функциональной нагрузки: при погружении в воду воздушное дыхание прекращается, легочные сосуды сжимаются и уровень кровотока в легких резко падает. Такое перераспределение

кровотока выглядит как механизм, регулирующий относительную роль легких и кожи в газообмене.

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

**Кровеносная система.** Наиболее существенное отличие кровеносной системы земноводных (и всех других наземных позвоночных) от рыб заключается в появлении у них второго («малого») круга кровообращения, по которому кровь из желудочка сердца направляется в легкие, откуда артериальная кровь возвращается в сердце (левое предсердие). Формирование этого круга кровообращения функционально связано с появлением легочного дыхания и исходно основывается на свойственных рыбам особенностях распределения потоков крови, поступающих из жаберных артерий в корни аорты. Установлено, что кровь из двух передних пар жаберных, артерий направляется преимущественно в голову и переднюю часть туловища, а из двух задних — в спинную аорту, т. е. в заднюю часть тела. Поскольку у жабернодышащих рыб по всем этим сосудам течет чисто артериальная кровь, все ткани организма эффективно снабжаются кислородом.

У рыб, обладающих дополнительными органами воздушного дыхания, перестройки в системе артериальных сосудов зависят от того, какими жаберными артериями эти органы снабжаются (Татаринов, 1960).

Если органы воздушного дыхания располагаются в околожаберной полости и связаны со всеми жаберными артериями (например, у американского сомика — *Clarias*), никаких изменений в структуре кровеносной системы не происходит: газообмен идет или в жабрах, или в складках эпителия; в обоих случаях в корни спинной аорты попадает чисто артериальная кровь. Если органы воздушного дыхания расположены в передней части головы и получают кровь от передних артериальных сосудов, то при отключении жабр идущая от этих органов кровь направляется в голову, а назад поступает чисто венозная кровь. У таких рыб (например, лабиринтовые) формируются сосуды, по которым часть поступающей из органов воздушного дыхания артериальной крови попадает в передние кардинальные вены, а затем в сердце. Благодаря такому «шунту» кровь в сердце оказывается не венозной, а смешанной, и этой кровью снабжаются органы задней половины тела, относительно более устойчивые к некоторому дефициту кислорода, чем головной мозг.

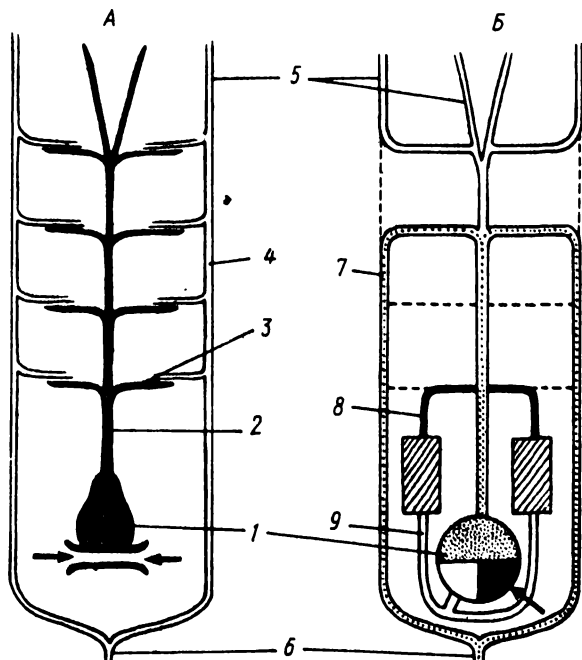


Рис. 52. Схема преобразования артериальных дуг в эволюции позвоночных. А — рыбы; Б — земноводные:

1 — сердце, 2 — брюшная аорта, 3 — жаберные артерии, 4 — корни спинной аорты, 5 — сонные артерии, 6 — спинная артерия, 7 — дуги аорты, 8 — легочные артерии, 9 — легочные вены

Легкие, образующиеся как выросты передней части кишечной трубки, снабжаются кровью от задней, ближайшей к сердцу пары жаберных сосудов. У рыб с таким дыханием при отключении жабр артериальной кровью снабжалась бы только задняя половина тела. Поэтому при становлении легочного дыхания возникла прямая связь легких с сердцем в виде легочной вены. Это и означало формирование второго (легочного) круга кровообращения.

В целом же система основных артериальных стволов наземных позвоночных легко выводится из схемы артериальных дуг рыб (рис. 52): первая пара жаберных артерий вместе с корнями спинной аорты преобразовалась в *сонные артерии*, снабжающие кровью голову; вторая пара жаберных артерий сформировала *дуги аорты*; соответствующие участки корней аорты утратили функцию и редуцировались<sup>1</sup>. Третья пара жаберных артерий также редуцировалась. Дуги аорты поворачивают назад и, слившись в непарную

<sup>1</sup> Рудименты этих участков корней аорты существуют у некоторых пресмыкающихся (ящерицы) в виде сонных протоков, соединяющих сонные артерии с дугами аорты.

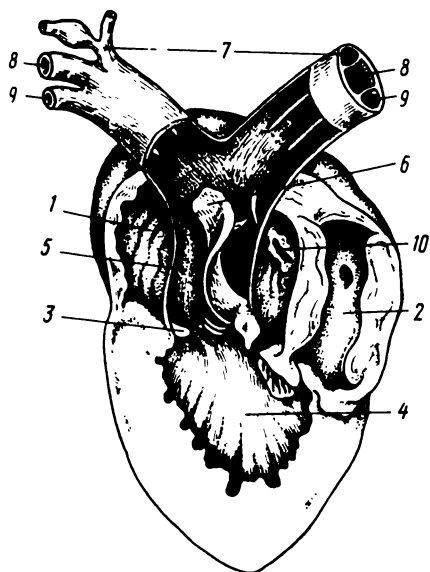


Рис. 53. Строение сердца лягушки:

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

спинную артерию, снабжают через многочисленные сосуды заднюю часть туловища и внутренние органы. Все эти сосуды относятся к большому кругу кровообращения. Венозная кровь из разных органов объединяется в *полые вены* (парные передние и непарная задняя), впадающие в правое предсердие. Слияние этих вен образует перед предсердием тонкостенный венозный синус.

*Легочные артерии* (малый круг) гомологичны приносящим жаберным артериям четвертой, ближайшей к сердцу пары. Выносящие артерии этой пары редуцируются<sup>1</sup>. Формирующаяся в легких артериальная кровь по *легочным венам* впадает в левое предсердие.

Сердце у амфибий трехкамерное: имеются два разделенных между собой предсердия и один общий желу-

дочек (рис. 53). Между предсердиями и желудочком расположены клапаны, препятствующие обратному току крови при систоле желудочка. На внутренней стороне стенки желудочка находятся карманообразные складки, в известной степени препятствующие полному смешиванию артериальной и венозной крови. Однако в основной полости желудочка такое смешивание происходит. Циркуляция по телу смешанной крови означает недоиспользование потенциальных возможностей ее транспортной функции, что сказывается на уровне энергетического обмена организма. Уже у амфибий появляются первые приспособления к некоторому разделению потоков крови по основным артериальным стволам.

Существенную роль в этом процессе играет *артериальный конус*, от которого берут начало все три пары главных артериальных сосудов. Артериальный конус открывается в правой части желудочка, его входное отверстие снабжено полулунными клапанами. Внутри вдоль полости артериального конуса располагается *спиральный клапан*,

<sup>1</sup> Они сохраняются у крокодилов в виде боталловых протоков, соединяющих легочную артерию с дугами аорты.

разделяющий эту полость на две половины и по длине конуса поворачивающийся на  $360^{\circ}$ . При сокращении мускулатуры артериального конуса его полость полностью разделяется на «артериальную» и «венозную» (см. ниже). От полости артериального конуса самостоятельно отходят *кожно-легочные артерии*, сонные артерии и дуги аорты. Вначале все эти сосуды правой и левой сторон покрыты общей оболочкой и разделяются лишь на некотором удалении от сердца.

При сокращении желудочка наиболее венозная кровь, сосредоточенная в его правой части, попадает в брюшную часть полости артериального конуса и с помощью спирального клапана направляется в отверстия кожно-легочных артерий, открывающиеся на брюшной стороне конуса. Более артериальная кровь идет по спинной части полости конуса, откуда поступает в отверстия дуг аорты и сонных артерий. Возможно, что первые порции ее попадают в дуги аорты, отверстия которых имеют больший диаметр, а самые последние (из нижней левой части желудочка), несущие наиболее артериальную кровь, — в сонные артерии. Этому способствует формирование в начале сонных артерий суженных сосудов, образующих клубочек («сонные железки») и повышающих таким образом сопротивление току крови.

Разделение крови, выходящей из желудочка, схематично можно представить следующим образом: наиболее венозная кровь попадает в кожно-легочные артерии и направляется к органам газообмена, смешанная кровь поступает к большинству органов тела по дугам аорты, а наиболее артериальная — в сонные артерии, снабжающие головной мозг и некоторые другие органы передней части туловища.

Это подтверждается и экспериментально. Рентгенография сосудов лягушек, в кровь которых вводили контрастное вещество, показала, что артериальная кровь из легочных вен попадает преимущественно в артерии головы и в аорту, а венозная кровь из брюшной вены обнаруживается почти исключительно в сосудах легких. Этот процесс подвержен некоторой регуляции благодаря самостоятельной пульсации артериального конуса. Показано, что ритм сокращения стенок конуса может находиться в разных соотношениях с систолой желудочка. При более раннем сокращении артериального конуса в кожно-легочные артерии попадает относительно меньшее количество крови, а при более позднем — большее. Учащение сердцебиений и понижение рН крови (что бывает при увеличении в ней  $\text{CO}_2$ ) вызывает запаздывание пульсации артериального конуса по отношению к желудочку и соответственно увеличение кровотока в кожно-легочных венах.

Некоторое увеличение содержания кислорода в смешанной крови достигается еще и тем, что венозная кровь направляется по сосудам малого круга не только в легкие, но и в кожу. Возвращается же

артериальная кровь в сердце разными путями: из легких по легочной вене она поступает в левое предсердие, а из кожи по кожным венам вливается в передние полые вены. Таким образом, в правое предсердие попадает не чисто венозная кровь, а смешанная, содержащая определенное количество кислорода. Ее последующее перемешивание в желудочке с чисто артериальной кровью несколько повышает насыщенность кислородом крови, циркулирующей по большому кругу кровообращения.

Однако все эти приспособления относительны. Исследования, проведенные с гигантской жабой, показали, что по кожным венам течет кровь, насыщенная кислородом в среднем на 65% (до 80%) и  $\text{CO}_2$  — на 26%. В венозном синусе насыщение крови  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$  составляет соответственно 14 и 31%, в правой части желудочка — 8,9 и 27,5%. Насыщение крови, идущей из легких по легочным венам, составляет около 14% для  $\text{O}_2$  и 24% для  $\text{CO}_2$ ; примерно таков же состав крови в левой части желудочка. Насыщение крови  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$  в сонных артериях составляет соответственно 14 и 22,4%, а в кожно-легочных венах — 11,3 и 26,9%. Таким образом, даже при некоторой дифференциации состава крови в разных сосудах она везде содержит достаточно много  $\text{CO}_2$ , что не обеспечивает полной реализации дыхательного потенциала крови. В силу этого уровень метаболизма у земноводных довольно низок: примерно на порядок ниже, чем у рептилий.

В венозной системе наиболее специфической чертой амфибий и других наземных позвоночных является смена кардинальных вен, свойственных водным группам, полыми венами. Из передней части тела кровь в сердце доставляется по паре *передних полых* вен. Эти сосуды фактически соответствуют кювьеровым протокам водных позвоночных; каждый из них слагается из наружной и внутренней *яремных* вен (несут кровь от головы) и *подключичной* вены (кровь из передних конечностей). Подключичная вена принимает в себя *большую кожную* вену, несущую артериальную кровь из системы кожных капилляров. Непарная *задняя полая* вена формируется за счет задних кардинальных вен (у хвостатых сохраняются и кардинальные вены). Она формируется из многочисленных вен, выносящих кровь из почек; к воротной системе почек кровь подводится из задних конечностей (слияние *бедренных* и *седалищных* вен). В печени задняя полая вена не распадается на капилляры; воротная система печени образуется *брюшной* веной, несущей кровь из задних конечностей, и *воротной веной печени*, по которой кровь поступает от кишечника. Пройдя воротную систему печени кровь по коротким *печеночным* венам впадает в заднюю полую вену (рис. 54).

Появление у земноводных свойственных всем наземным позвоночным трубчатых костей связано не только с их локомоторной

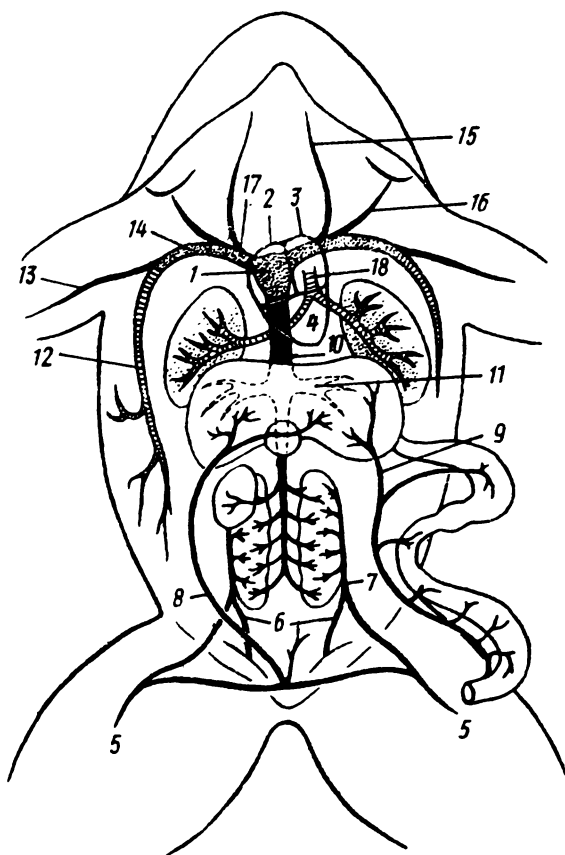


Рис. 54. Схема венозной системы лягушки. Артериальная кровь показана редкой штриховкой, венозная — черным цветом, смешанная — точками:

1— венозный синус, 2— правое предсердие, 3— левое предсердие, 4— желудочек, 5— бедренная вена, 6— седалищная вена, 7— воротная вена почек, 8— брюшная вена, 9— воротная вена печени, 10— задняя полая вена, 11— печеночная вена, 12— большая кожная вена, 13— плечевая вена, 14— подлопаточная вена, 15— наружная, 16— внутренняя яремные вены, 17— передняя полая вена, 18— легочная вена

функцией, но и с системой кровотока. Главным местом образования форменных элементов крови у этих животных становится красный костный мозг, расположенный внутри трубчатых костей, в их эпифизарной части.

**Водно-солевой обмен.** Если в опорно-двигательной и дыхательной системах на уровне земноводных произошли принципиальные перестройки, открывшие путь к освоению новой, наземной среды, то по условиям водно-солевого обмена эти животные сохранили практически все особенности своих водных предков. Амфибии во взрослом состоянии обладают типичной туловищной (мезонефрической) поч-

кой, строение которой весьма близко к исходной для водных позвоночных схеме. Отличие заключается лишь во внешней морфологии почек: они не лентовидные, как у рыб, а имеют компактную овальную форму и расположены в брюшной полости в области крестцового отдела позвоночника. В канальцевой системе осуществляется функция реабсорбции солей, сахаров и других необходимых организму веществ. Моча по вольфовым каналам (которые у самцов одновременно служат семяпроводами) стекает в клоаку, вырост стенки которой образует мочевой пузырь. Мюллеровы каналы имеются только у самок и функционируют как яйцеводы.

Почки работают по пресноводному типу: хорошо развитая система клубочков способствует интенсивной фильтрации воды из плазмы крови. Часть жидкости фильтруется и непосредственно из брюшной полости через нефростомы; таким путем, например у тритонов, выводится до 22% всего объема мочи.

В обычных для амфибий условиях, когда организм их не испытывает недостатка влаги, основной путь поступления воды в организм — осмотическое поглощение ее через кожу. В этих условиях земноводные почти не пьют, а почки их продуцируют большое количество — порядка 10—25 мл/(кг·ч) — слабokonцентрированной мочи. Путем канальцевой реабсорбции в организм возвращается почти все (до 99%) количество ионов солей, попавших в состав первичной мочи. Кроме того, кожа амфибий, подобно жабрам пресноводных рыб, способна к активному транспорту ионов из окружающей водной среды против градиента концентрации.

Подавляющее большинство видов земноводных пресноводных (или контактируют с пресной водой в виде осадков, росы и т. п. на суше). Однако, как и у рыб, регуляция уровня клубочковой фильтрации, а также толерантность к некоторому увеличению концентрации солей в крови позволяет им переносить и некоторое повышение солености воды. При этом темпы клубочковой фильтрации уменьшаются, а в процессе канальцевой реабсорбции увеличивается обратное всасывание воды и уменьшается реабсорбция солей. В условиях дефицита влаги в окружающей среде также возрастает реабсорбция воды, достигая (в экспериментальных условиях) порядка 95% от содержания ее в первичной моче.

У наиболее эвригалинных (способных переносить заметные изменения солености воды) видов амфибий наблюдается процесс осморегуляции, сходный с таковым хрящевых и низших костных рыб: повышается концентрация мочевины в крови. Такой тип осморегуляции характерен, например, для некоторых жаб. Но особенно замечательна в этом отношении лягушка-крабед, обитающая в соленых водах мангровых зарослей Юго-Восточной Азии: содержание мочевины в крови этого вида достигает 350—480 ммоль/л. Это создает осмотическое давление, несколько превышающее дав-



ление морской воды, что обуславливает осмотическое обводнение организма, достаточное для того, чтобы не пить морскую воду.

Все же такой тип осморегуляции вряд ли можно рассматривать как прямо унаследованный от предков. Механизм реабсорбции мочевины у амфибий иной, нежели у рыб: она поступает в кровь путем диффузии из мочевого пузыря, а также путем увеличения синтеза ее в организме. Головастики лягушки-крабоеда, развивающиеся в опресненной воде в период дождей, осуществляют осморегуляцию по принципу, свойственному костистым рыбам и большинству других земноводных.

Чисто водных амфибий относительно немного. Большинство видов подавляющую часть времени проводят на суше, предпочитая биотопы с повышенной влажностью. Однако в этих биотопах организм животных теряет значительное количество воды испарением через кожу. Показано, например, что лягушка таким путем теряет около 300 мкг воды на 1 см<sup>2</sup> поверхности на 1 мм дефицита насыщения (показатель влажности воздуха) за 1 ч; у саламандры эта величина достигает 600 мкг/(см<sup>2</sup> мм<sup>2</sup>ч). Необходимость поддержания кожи во влажном состоянии «налагает запрет» на возникновение приспособлений, препятствующих кожным влаготерям. Но некоторое ограничение их все же возможно: виды, освоившие более сухие биотопы, отличаются повышенной устойчивостью к обезвоживанию организма и некоторым уменьшением потерь влаги. Например, у южноафриканских древесных лягушек — *Chiromantis* — и южноамериканских квакш — *Phyllomedusa* — уровень кожных влаготерей составляет лишь 5—10% от величины, свойственной большинству других амфибий. Это связано с особенностями строения кожных покровов.

При освоении земноводными относительно сухих регионов и биотопов большую роль играют особенности поведения и образа жизни. Многие амфибии приурочивают суточную активность к периодам оптимального сочетания температуры и влажности. Так, в умеренной зоне они более активны ночью и после дождя. Виды, обитающие в аридных районах (степи, пустыни), как правило, активны только ночью, когда выпадает роса, а днем укрываются в глубоких норах грызунов, в которых поддерживается довольно высокая и постоянная влажность. Некоторые виды выкапывают норы самостоятельно. В жарких районах некоторые амфибии впадают в летнюю спячку, закапываясь глубоко в землю. Вода, необходимая для замедленного при спячке метаболизма, запасается в мочевом пузыре. Выход из спячки происходит с началом периода дождей.

Размножение и развитие. Земноводные сходны с первичноводными животными не только по строению почки, но и по организации половой системы. В частности, соотношение выводящих протоков выделительной и половой систем у них соответствует типичной схеме

животных с мезонефрической почкой (см. рис. 37): у самцов передние нефроны связаны с семявыносящими канальцами семенника и выступают как его придаток. Таким образом, вольфовы каналы выполняют функции мочеточника и семяпровода (рис. 55). У самок вольфов канал функционирует только как мочеточник, а мюллеров канал, открывающийся воронкой в полость тела, — как яйцевод. Соответственно в клоаке имеются отдельные мочевое и половое отверстия.

У бесхвостых амфибий оплодотворение осуществляется в воде и у большинства форм сопровождается специфическими формами брачного поведения, стимулирующего синхронное выделение половых продуктов. У многих хвостатых и безногих амфибий развито внутреннее оплодотворение, но специальных сокоупительных органов нет.

Развитие у подавляющего большинства видов происходит в воде; лишь у некоторых форм яйца откладываются в сырых местах. Но личинки и в этом случае развиваются в водоемах; исключения (в том числе яйцеживорождение) крайне редки. Развитие характеризуется наличием личиночной фазы. Личинка представляет собой типично водное животное, по многим чертам строения и функций организма сходное с рыбами.

У бесхвостых амфибий вылупившиеся из икринок личинки — головастики — снабжены наружными жабрами, представляющими собой кожные выросты, в основании прикрепленные к таким же, как у рыб, жаберным дугам. Позднее прорываются жаберные щели и начинают функционировать внутренние жабры, а наружные постепенно редуцируются. Кроме того, в дыхании участвуют капиллярные сплетения в коже и в плавниковой складке хвоста. Одновременно с формированием парных конечностей (передние из них вначале прикрыты кожной складкой) идет постепенное развитие легких, гортани, внутренних ноздрей. Во время метаморфоза (превращения головастика в лягушку) перестраивается и пищеварительная система; головастики в это время не питаются, что компенсируется использованием тканей резорбирующегося в этот период хвоста. По окончании метаморфоза маленькие лягушки полностью переходят на легочное дыхание; жаберные дуги, щели и внутренние жабры к этому моменту полностью редуцируются. Соответствующим образом перестраивается и кровеносная система: артериальные дуги, связанные с жабрами, превращаются в основные артериальные стволы, свойственные взрослым земноводным.

В ходе личиночного развития и метаморфоза перестраивается и система выделения. Для водных личинок характерно выделение продуктов азотистого обмена преимущественно в виде аммиака, который хорошо растворим в воде и легко выводится через жабры и кожу. В процессе развития такой тип азотистого обмена

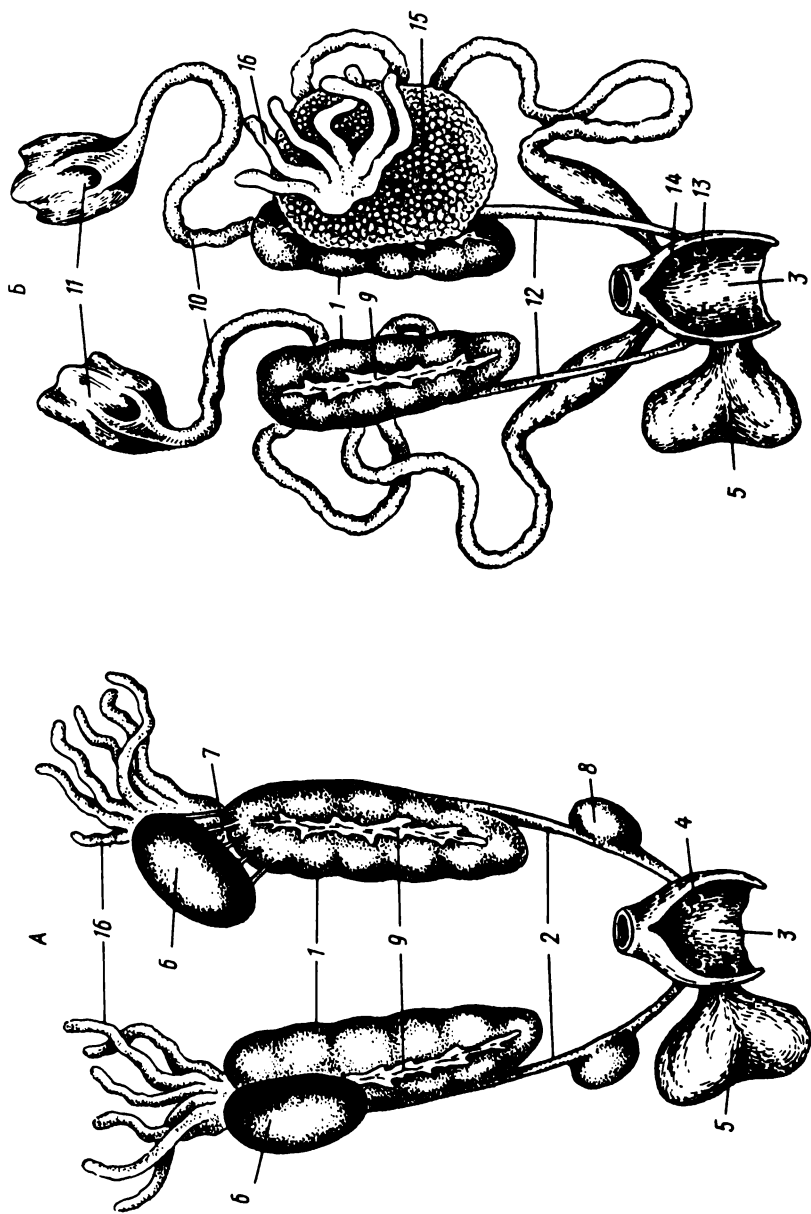


Рис. 55. Строение мочеполовой системы лягушки. А — самец; Б — самка:

1 — почка, 2 — волфов канал (мочеточник и семипровод), 3 — клава, 4 — мочеполовое отверстие, 5 — мочевой пузырь, 6 — семенник, 7 — семяносящие канальцы, 8 — семенной пузырь, 9 — надпочечник, 10 — мочеточник, 11 — морена яйцевода, 12 — мочеточник, 13 — мочевое отверстие, 14 — половое отверстие, 15 — яйчник, 16 — жировое тело

(аммониотелический) постепенно переходит в уреотелический, при котором конечным продуктом является мочеви́на. Смена типов азотистого обмена тем интенсивнее, чем более сухопутный образ жизни ведут взрослые особи данного вида (табл. 4). Мочевина выводится из организма в составе мочи.

Таблица 4

Выведение аммиака (% от общего азота) в процессе развития наземной жабы и водной шпорцевой лягушки (по Мулго, 1953)

Стадия развития	Жаба	Лягушка
Задние конечности не видны	—	85
Задние конечности развиты на 3/4	80	—
Задние конечности функционируют	85	83
Передние конечности свободны		
Хвостатая личинка	50	81
Хвост редуцируется	36	—
Хвост редуцирован	20	77
Взрослое животное	15	81

У хвостатых амфибий развитие идет несколько проще. Внутренние жабры у них не образуются; функционируют только наружные, основания которых позднее вместе с жаберными щелями прикрываются кожной складкой. Позднее закладываются легкие и идет постепенная смена органов дыхания.

Экологическая специфика класса земноводных. Амфибии означает «живущие двойной жизнью». Такое название очень точно характеризует положение этого класса. С одной стороны, земноводные — наземные животные, приобретшие наиболее принципиальные приспособления к освоению воздушной среды. С другой стороны, ряд особенностей строения и физиологии делают для этих животных невозможным полный отрыв от исходной водной среды. Главные из них: голая, проницаемая для воды кожа (что связано с ее обязательным участием в дыхании), водный обмен, основанный на функционировании туловищной почки пресноводного типа (что ведет к неизбежным потерям воды с жидкой мочой), и, наконец, развитие в водной среде со стадией личинки, обладающей всеми признаками первичноводного животного. Для преодоления сохранившейся жесткой связи с водой необходимо было перестроить систему дыхания, строение кожи, тип водного обмена и характер онтогенеза. Все это было достигнуто в эволюции лишь на уровне ближайших потомков класса земноводных — рептилий. Пресмыкающиеся и филогенетически связанные с ними птицы и млекопитающие образуют группу высших позвоночных — Amniota.

## Г Л А В А V

### НАЗЕМНЫЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ

Как видно из материалов предыдущей главы, земноводные, будучи уже наземными позвоночными, экологически сохранили тесную связь с водной средой. В основе этого лежат особенности водного обмена этих животных, который по сравнению с их предками — рыбами — не претерпел существенных изменений. Это относится как к строению и биологии взрослых форм, так и особенно к характеру размножения и развития. Именно по этим особенностям земноводные объединяются вместе с рыбами в группу анамний (*Anamnia*) в отличие от пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, составляющих вместе группу амниот (*Amniota*)<sup>1</sup>.

Для правильного понимания особенностей общих черт строения и биологии трех классов амниот и их специфических признаков необходимо иметь представление о путях филогенетического становления этих классов и степени их родственных связей между собой и с общими предками.

Обособление пресмыкающихся (рептилий<sup>2</sup>) от земноводных произошло, очевидно, в среднем карбоне (порядка 320 млн. лет назад), когда от примитивных стегоцефалов отделилась группа сеймуриоморф. Сеймурии занимают как бы переходное положение между земноводными и рептилиями: наряду с начавшейся специализацией двух первых шейных позвонков, совершенствованием строения конечностей, приподнимающих тело над землей, и некоторыми другими рептильными признаками у них еще не сформировалась грудная клетка, сохранились (по крайней мере у некоторых форм) жаберные дуги.

Достоверные остатки рептилий известны из верхнего карбона. Наиболее древняя группа этого класса — *котилозавры* — считается общим предком всех подклассов пресмыкающихся, в том числе и явившихся предковыми формами для птиц и млекопитающих (рис. 56). В конце карбона и в перми от этой группы отделилось несколько ветвей, в том числе приведших к формированию нынеживущих амниот. В частности, в пермском периоде непосредственно от котилозавров происходят черепахи; вместе с сеймуриоморфами и котилозаврами они образуют подкласс Анапсида (*Anapsida* — «бездужные», см. ниже).

В пермском же периоде от котилозавров отделилась ветвь диапсидных («двудужных») рептилий, к которым относятся ны-

---

<sup>1</sup> Название группы происходит от слова «амнион», обозначающего одну из зародышевых оболочек, формирующихся в эмбриональном развитии всех амниот (см. ниже).

<sup>2</sup> От *geratae* — ползающие на брюхе.

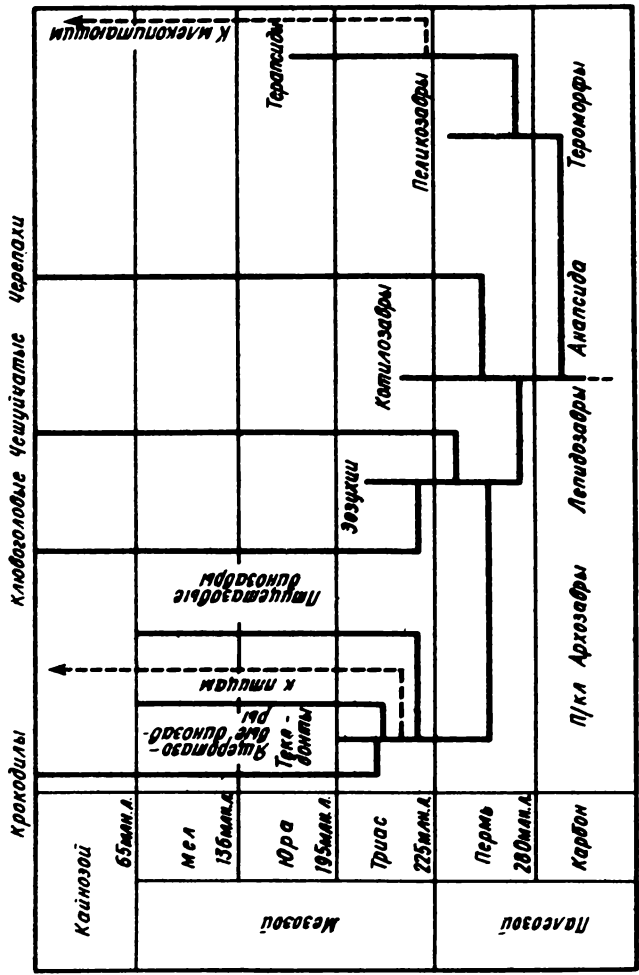


Рис. 56. Схема филогенетических связей трех классов амниот

неживущие представители двух классов. Первый из них — подкласс *Лепидозавры* — включает отряды Чешуйчатые (ящерицы, змеи, хамелеоны) и Клювоголовые (*Rhynocerphalia*) — древнюю группу, к которой из нынеживущих представителей относится единственный вид — *гантерия*, обитающая в Новой Зеландии. Этот подкласс берет начало от группы эозухий — примитивных диапсид, произошедших непосредственно от котилозавров.

Второй подкласс двудужных пресмыкающихся — *Архозавры* — в современной фауне представлен отрядом Крокодилы. Происхождение его связано с ответвлением от эозухий отряда Текодонты (псевдозухии), от которых помимо крокодилов произошли широко распространенные в мезозое динозавры, образовавшие два отряда: ящеротазовые и птицетазовые. Возникновение этих трех отрядов относится к триасу. Примерно в это же время от текодонтов отходит ветвь к птицам.

В юрских литографских известняках обнаружены остатки первотницы — *Archaeopteryx*, объединяющей в своем строении признаки рептилий (наличие зубов, состоящий из многих позвонков хвост, непневматические кости и др.) и современных птиц (превращение передних конечностей в крылья, сращение ключиц в вилочку, поворот 1-го пальца назад, перья). Археоптерикса долго рассматривали как прямого предка высших птиц. В последнее время высказано предположение, что настоящие птицы, возможно, существовали одновременно с археоптериксом. Независимо от справедливости такой точки зрения сейчас полагают, что археоптерикс и высшие птицы эволюционировали параллельно. Не исключено, что их общим предком были мелкие среднетриасовые рептилии *Coesosaurus*, у которых найдено образование, напоминающее киль. Подробности происхождения птиц требуют дальнейшего исследования. Пока ясно, что их эволюция связана с диапсидными рептилиями подкласса архозавров, в пределах которого самостоятельное отхождение птиц от динозавров приходится на конец триасового — начало юрского периодов.

Раньше всех — еще в каменноугольном периоде — от древних котилозавров отделилась ветвь звероподобных (*Theromorphs*), или синапсидных, рептилий. Относящиеся к этому подклассу пеликозавры обладали многими примитивными, унаследованными непосредственно от амфибий признаками. В перми от них отделилась группа терапсид, или зверозубых, морфология которых была во многом сходна с млекопитающими. Непосредственными предками млекопитающих считают звероподобных рептилий *цинодонтов*. Уже в верхнем триасе параллельно существовали два известных и в наше время подкласса млекопитающих: Однопроходные, или Первозвери (*Prototheria*), и Звери (*Theria*), включающие сумчатых и плацентарных (Татаринов, 1975).

Различия в происхождении объясняют многие особенности строения современных классов амниот. В частности, млекопитающие, ведущие свое начало от наиболее древних и примитивных котилозавров, сохранили ряд черт, свойственных даже амфибиям: два затылочных мышелка, снабженную многочисленными железами кожу, уреотелический тип азотистого обмена и др. Птицы же отделившиеся уже от специализированных рептилий, имеют с ними большое морфологическое сходство; некоторые ученые считают даже что птиц следовало бы рассматривать как подкласс класса рептилий.

## 1. Специфические черты строения и развития амниот

Группы анамний и амниот не имеют таксономического ранга, но отличаются многими принципиальными особенностями строения и развития. Все эти особенности связаны с характером водного обмена и отражают приспособление к жизни и развитию в условиях дефицита влажности — характерного лимитирующего фактора в воздушной среде.

Строение и функции кожных покровов. Как и у анамний, кожа наземных позвоночных состоит из многослойного эктодермального эпидермиса и подстилающего его мезодермального кориума, или дермы (рис. 57). Специфической чертой амниот является то обстоятельство, что живые размножающиеся эпидермальные клетки

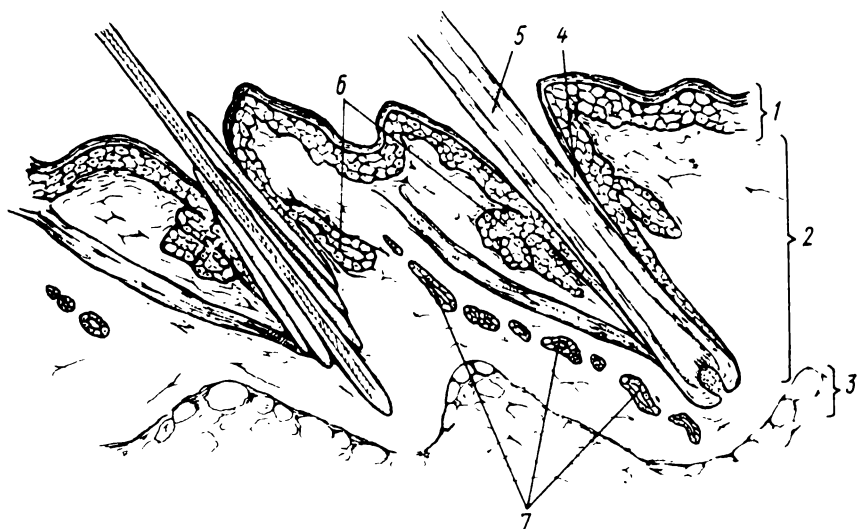


Рис. 57. Строение кожи млекопитающих:

1 — эпидермис, 2 — кориум, 3 — подкожная жировая клетчатка, 4 — волосяная сумка, 5 — волос, 6 — сальная железа, 7 — потовая железа



сосредоточены лишь в особом мальпигиевом слое, прилегающем к кориуму. По мере деления клеток этого слоя ранее сформировавшиеся клетки продвигаются ближе к поверхности кожи. При этом в их цитоплазме постепенно накапливается роговое вещество — кератин, образованный из белков, содержащих сульфгидрильные группы (аминокислоты цистин и цистеин). В результате наружные слои кожи сформированы полностью ороговевшими клетками, которые постепенно шелушатся, но постоянно возобновляются из нижних слоев эпидермиса. Ороговение наружных покровов, помимо защиты от механических повреждений, существенно препятствует испарению влаги из организма. Показано, например, что у пресмыкающихся, которые во время линьки сбрасывают ороговевший слой кожи, потери воды испарением в этот период заметно возрастают.

Ороговевший слой кожи служит источником характерных для амниот покровных образований: чешуй, роговых щитков, перьев, волос. Если чешуи анамний (рыбы) формируются за счет мезодермального кориума (рис. 58) и составлены костной тканью (или ее вариантами), то аналогичные образования в коже амниот имеют эпидермальное происхождение и построены из рогового вещества. Лишь у некоторых рептилий под роговыми щитками располагаются костные пластинки, развившиеся в кориуме. У черепах такие пластинки срастаются в костный панцирь, спинная сторона которого прирастает к ребрам и позвоночнику.

Первичная функция роговых кожных образований — защита от механических повреждений, и именно в такой роли они выступают у пресмыкающихся. У птиц и млекопитающих роговые структуры усложняются и получают важные дополнительные функции. Перьевой покров птиц важен при полете: контурное перо создает необходимую обтекаемую форму тела, а специализированные маховые (расположены на крыльях) и рулевые (хвост) перья представляют собой важные составляющие летательного аппарата. Кроме того, перьевой и волосистой покровы выполняют функции теплоизоляции, что очень важно для экономного поддержания постоянно высокой температуры тела, свойственной птицам и млекопитающим как гомойотермным животным. Эта функция связана с формированием особых категорий перьев (пух) и волос (подпушь), структура которых позволяет удерживать вокруг тела толстый слой воздуха, задерживающий отток тепла из организма, что оппделается его низкой теплопроводностью. В функции экономного расходования воды эти специализированные структуры имеют подчиненное значение. Так, оказалось, что у лишенных спинных и боковых чешуй мутантных особей водяного ужа — *Natrix sipedon* — уровень кожных потерь воды практически не отличался от такового нормальных особей. У млекопитающих шерстный покров в некоторой мере ограничивает кожное испарение; у видов, обитающих в жарком климате, волосистой покров, как

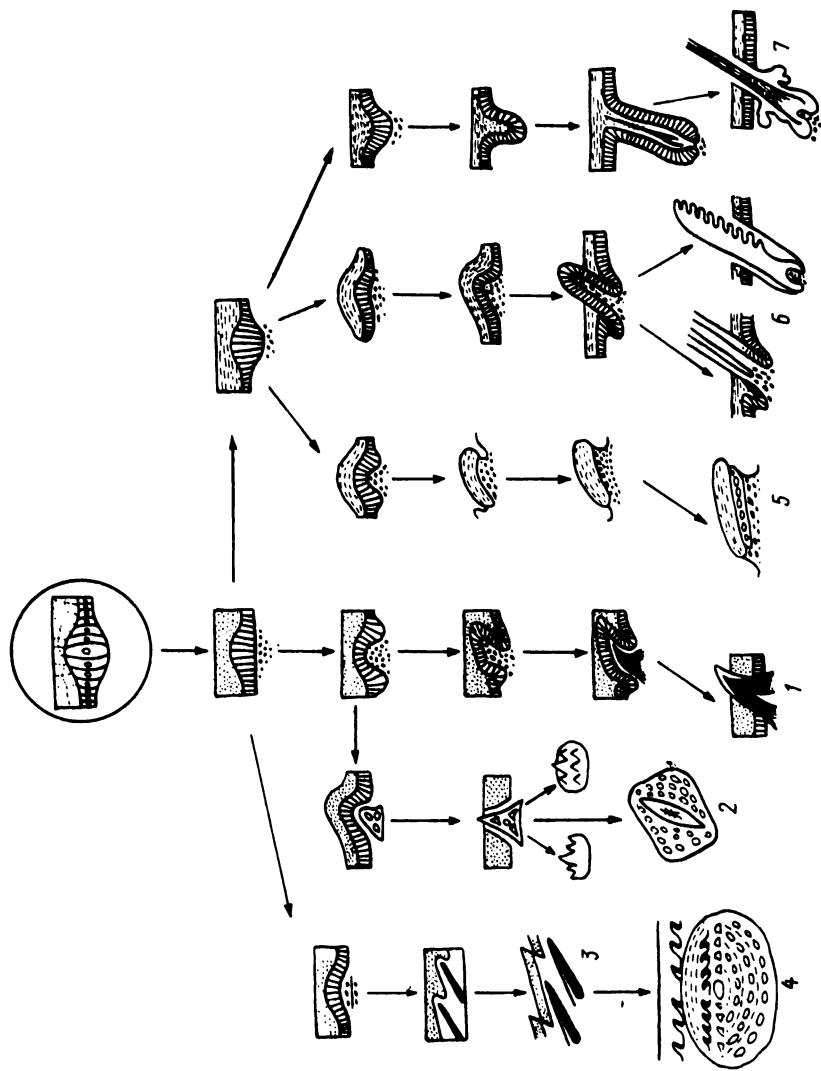


Рис. 58. Развитие чешуи, перьев и волос:

1 — плакоидная чешуя хрящевых рыб, 2 — костные бляшки осетровых, 3 — циклоидная чешуя костистых, 4 — ганноидная чешуя костных ганоидов, 5 — роговые чешуи раггатов и луги, 6 — перья луги, 7 — волосы млекопитающих

правило, короткий и лишен густой подпуши, что облегчает усиление влагоотдачи для терморегуляции.

Особенности строения кожи амниот не приводят к полной водонепроницаемости покровов, но существенно снижают общий уровень потерь воды этим путем.

Большое значение для экономии расхода воды имеет то обстоятельство, что в отличие от рыб и амфибий в коже амниот (за исключением млекопитающих) отсутствуют железы, выделяющие жидкий секрет. Имеющиеся у рептилий и птиц кожные железы очень немногочисленны и сгруппированы в локальных участках кожи (например, бедренные поры у ящериц, копчиковая железа птиц и др.). Большая же часть кожи сухая, полностью лишенная желез. Секрет имеющихся желез жироподобный и практически не содержит воды. Функция их специфична и не связана с водным обменом: бедренные поры ящериц и аналогичные железы возле клоаки, так же как железы на голове у крокодилов, змей и черепах, выделяют пахучие секреты, привлекающие особей противоположного пола или оставляющие след, маркирующий занятую территорию. Жировой секрет копчиковой железы птиц используется ими для несмачиваемости оперения; эти железы особенно хорошо развиты у водных видов.

У млекопитающих наряду с сальными железами, которые в какой-то степени могут сравниться с железами рептилий и птиц, имеется большое количество трубчатых потовых желез, выделяющих жидкий секрет. Функция их двоякая: с одной стороны, в составе пота экскретируются такие продукты обмена, как мочевины, летучие жирные кислоты, соли. Таким образом, потовые железы участвуют в выделительной функции. С другой стороны, испарение пота с поверхности кожи способствует потере тепла. Потоотделение как механизм охлаждения широко используется млекопитающими в условиях перегрева. Экономное поддержание водного обмена в этом случае определяется тем, что потоотделение — регулируемый процесс, и в условиях начинающейся дегидратации организма этот путь расхода воды может быть отключен. Известно, что кожные потери воды у пустынных животных существенно ниже, чем у сходных по размерам видов, обитающих в условиях достаточного обеспечения водой. Даже при опасности перегрева, когда потоотделение способно поддержать нормальную температуру тела, этот механизм терморегуляции отключается, если не обеспечена компенсация расходуемой при этом воды. Это, в частности, свойственно верблюдам: при доступе к питьевой воде они эффективно поддерживают температуру тела с помощью испарения пота, а при безводном питании прекращают потоотделение даже в условиях высоких внешних температур. Температура тела животного при этом может повышаться до 6°C

над нормальной, что возможно благодаря повышенной теплоустойчивости тканей этих животных.

Перечисленные особенности структуры кожного покрова амниот определяют малую водопроницаемость их покровов. Потери воды через кожу у этих животных на один-два порядка ниже, чем у амфибий и сопоставимы с потерями воды через хитиновые покровы наземных насекомых, покрытые тонким слоем воскового вещества. Ограничение кожных влагопотерь особенно ярко выражено у обитателей пустынь, испытывающих дефицит влаги (табл. 5).

Таблица 5

Потери воды с поверхности тела  
при температуре 23—25°C (по Шмидт-Нильсен, 1982)

Вид	Испарение (мкг на 1 см <sup>2</sup> на 1 мм дефицита насыщения)
Саламандра	600
Лягушка	300
Крокодил	65
Болотная черепаха	24
Игуана	10
Пустынная ящерица	3
Пустынная черепаха	3
Пустынная саранча	22
Мучной хрущ	6
Иксодовый клещ	0,8

**Водно-солевой обмен и выделительная система.** Специфика водного обмена амниот определяется двумя основными факторами: у всех трех классов во взрослом состоянии функционирует не туловищная, а тазовая почка (*metanephros*) и у двух из них (пресмыкающиеся и птицы) в качестве конечного продукта азотистого обмена выступает не мочевина, а мочевая кислота.

В индивидуальном развитии амниот последовательно функционируют три поколения почек. Вначале закладывается головная почка, которая затем сменяется туловищной. Последняя в отличие от анамний тоже функционирует лишь на определенных стадиях эмбриогенеза. Позднее позади канальцев туловищной почки закладывается серия нефронов, образующих компактную тазовую почку, которая и представляет собой функционирующий орган выделения взрослых животных.

В структуре метанефрической (тазовой) почки полностью отсутствуют воронки, открывающиеся в полость тела; все нефроны начинаются боуменовой капсулой. Это обеспечивает фильтрацию жидкости только из кровяного русла через клубочковую систему; нерегулируемое выведение воды из полости тела отсутствует, что

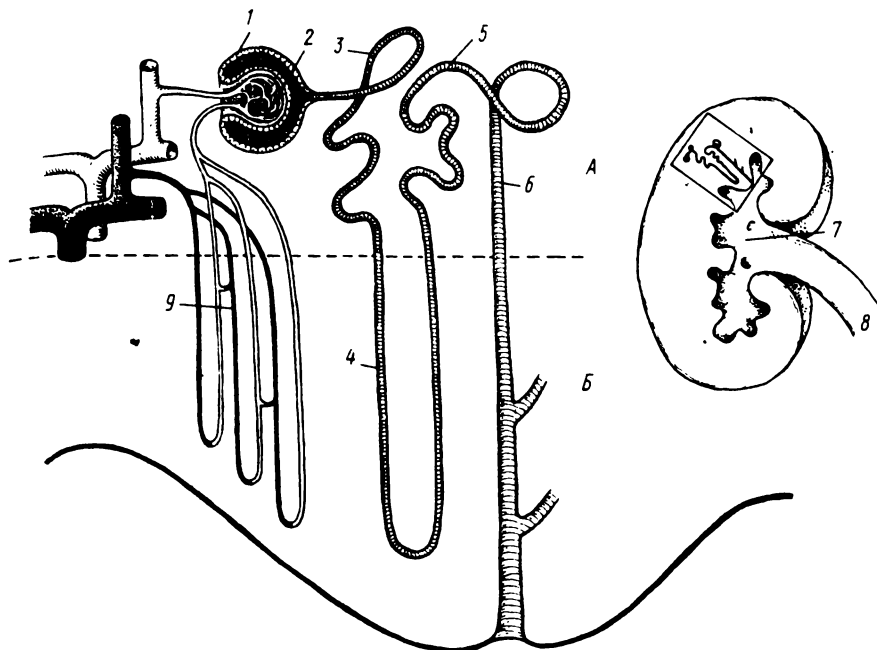


Рис. 59. Схема строения нефрона млекопитающих. А — корковый слой; Б — мозговой слой почки:

1—боуменова капсула, 2— клубочек, 3— проксимальный извитой каналец, 4— петля Генле, 5— дистальный извитой каналец, 6— собирательная трубка, 7— почечная лоханка, 8— мочеточник, 9— кровеносные сосуды

существенно снижает общие влагопотери. Канальцы нефронов впадают в собирательные трубки, которые, объединяясь, формируют мочеточники (рептилии, птицы). У млекопитающих собирательные трубки впадают в почечную лоханку, от которой начинается мочеточник (рис. 59). В обоих случаях мочеточники представляют собой новое образование, не связанное с выводными каналами головной и туловищной почек. Эти каналы — мюллеров у самок и вольфов у самцов — выполняют только функции выведения половых продуктов.

Обитание на суше и отсутствие жабр приводят к тому, что продукты азотистого метаболизма выделяются у амниот исключительно через почки. В связи с этим важно, что конечные продукты азотистого обмена у пресмыкающихся и птиц выводятся главным образом в виде мочевой кислоты (*урикотелический* тип обмена). Мочевая кислота нерастворима в воде, поэтому для образования мочи не требуется сколько-нибудь больших количеств воды. Большая часть уратов (солей мочевой кислоты) либо секретируется в просвет почечных канальцев в коллоидном состоянии, либо осаждается в виде мельчайших шариков с гладкой поверхностью. Моча имеет вид

густой суспензии. Клетки собирательных трубок и мочеточников выделяют большое количество слизи, содержащей муцин, что предотвращает осаждение кристаллов мочевой кислоты и травмирование ими стенок мочевыводящих путей.

Представление о том или ином типе азотистого обмена не следует понимать абсолютно. В принципе все позвоночные обладают полным набором ферментов, необходимых для образования аммиака, мочевины и мочевой кислоты. Преобладание того или иного продукта во многом зависит от экологических требований. Вспомним, что у костистых рыб выведение аммиака (*аммонителлический тип обмена*) определяется его высокой растворимостью в воде, что позволяет легко и без затрат энергии выделять его через жабры. У хрящевых рыб мочевина важна для поддержания активной осморегуляции, соответственно для них характерен *уреотеллический тип обмена*. Такой же тип метаболизма свойствен взрослым амфибиям, тогда как их водные личинки выводят через кожу преимущественно аммиак.

Подобная же зависимость свойственна и рептилиям. Одна из наиболее древних групп — клювоголовые (новозеландская гаттерия) — в качестве продуктов азота выделяет как мочевину, так и мочевую кислоту. Водные черепахи выводят аммиак и мочевину, наземные же урикотеличны. Птицы также урикотеличны, и лишь млекопитающие, ведущие начало от наиболее древних форм рептилий, унаследовали свойственный еще амфибиям уреотеллический тип азотистого обмена.

Эволюция азотистого обмена определялась не только регуляцией баланса воды, но и условиями развития зародышей. В водной среде удаление легкорастворимого аммиака не вызывает затруднений, но при развитии в замкнутом пространстве яйца амниот накопление аммиака и мочевины в крови приводило бы к интоксикации организма. Синтез нерастворимой мочевой кислоты решает эту проблему, так как кристаллы мочевой кислоты могут депонироваться в зародышевом мочевом пузыре (см. ниже) и таким образом выключаться из метаболизма. Млекопитающие, у которых зародыш осуществляет выделение через организм матери, не были жестко связаны типом азотистого обмена.

Почечные каналцы обладают интенсивной реабсорбционной функцией. Концентрация первичной мочи в проксимальной (ближайшей к боуменову капсуле) части извитого канальца практически одинакова с плазмой крови. Это определяется тем, что, как и в туловищной почке, в процессе клубочковой ультрафильтрации в просвет канальца поступает не только вода, но и другие вещества, кроме имеющих крупные молекулы (в первую очередь белков). В проксимальном канальце происходит активная (с затратой энергии) реабсорбция хлористого натрия, глюкозы и ряда других веществ из состава первичной мочи. Эти вещества попадают в оплетающие

каналец кровеносные капилляры (эфферентная ветвь клубочковой артерии). В результате повышается концентрация этих веществ в окружающих тканях и вода, следуя градиенту осмотического давления, пассивно проникает сквозь стенки нефрона. Таким путем поддерживается изосмотичность канальцевой жидкости и плазмы крови, уменьшаются потери воды с мочой.

У рептилий проксимальные канальцы непосредственно переходят в дистальные. Здесь также осуществляются реабсорбция (главным образом солей) и осмотический переход воды через стенку канальца. Процесс этот подвержен активной регуляции в зависимости от осевой нагрузки и обеспеченности организма водой. В результате поступающая в собирательные трубки жидкость может быть изотонична плазме крови или гипотонична ей. Формирование мочи более концентрированной, чем плазма крови, при таком строении нефронов невозможно. В условиях урикетелии и ограниченных кожных водопотерь большая «мощность» обратного всасывания практически и не требуется.

Сложнее устроены почки млекопитающих. Для растворения мочевины необходима вода, поэтому канальцевая моча относительно мало концентрирована. Чтобы совместить это с экономией водных потерь, требуются специальные приспособления. У млекопитающих этой цели служит концентрационный аппарат, составленный так называемыми петлями Генле и идущими параллельно им собирательными трубками и кровеносными сосудами. Петля Генле — длинный петлеобразный тонкий каналец, расположенный между проксимальным и дистальным отделами нефрона. Почечная ткань подразделяется на поверхностный корковый слой, в котором расположены Боуменовы капсулы и извитые канальцы (проксимальный и дистальный), и мозговой слой, пронизанный петлями Генле, собирательными трубками и сопутствующими им сосудами (рис. 59).

Функция концентрационного аппарата в почках млекопитающих основана на принципе противоточного умножителя (рис. 60). В восходящей ветви петли Генле, стенки которой непроницаемы для воды, происходит активный перенос ионов натрия из просвета канальца в окружающие ткани. Это создает повышенную концентрацию натрия в тканях, благодаря чему часть этих ионов постоянно диффундирует внутрь нисходящей ветви петли Генле. В результате концентрация натрия (а также мочевины, которая идет себя сходным образом) в петле Генле и в окружающих тканях мозгового слоя закономерно увеличивается от границы с корковым слоем к месту перегиба петли (вершина почечного сосочка). Концентрация подлинмающейся по восходящей ветви мочи постепенно уменьшается, и в дистальный каналец поступает жидкость, гипотоничная по отношению к плазме крови. Попадая в собирательные трубки, моча вновь движется к вершине почечного сосочка (параллельно петле Генле), т. е. по направлению увеличения осмотической концентрации в

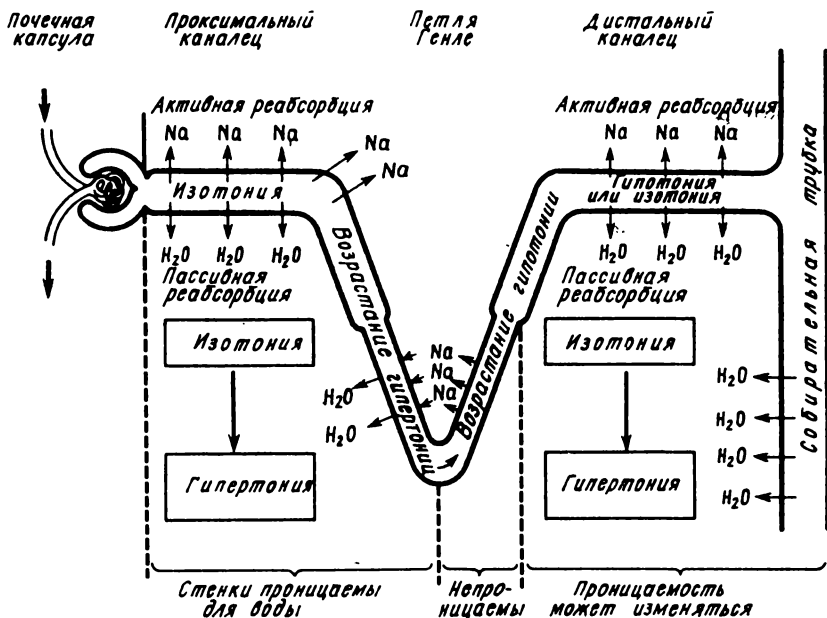


Рис. 60. Схема функционирования концентрационного аппарата в почке млекопитающих (по Ноар, 1966)

окружающих тканей мозгового слоя. Поскольку стенки собирательных трубок проницаемы для воды, происходит непрерывное осмотическое извлечение ее из состава первичной мочи по всей длине собирательных трубок, что обеспечивает высокий уровень консервации воды в организме. В почечные лоханки попадает моча, концентрация которой выше концентрации плазмы крови. Например, у пустынных млекопитающих в условиях резкого дефицита поступления влаги в организм концентрация мочи может превосходить таковую плазмы крови в 25 раз и даже более.

У птиц в почках имеются нефроны двух типов. Одни из них (нефроны рептильного типа) не имеют петель Генле; другие (нефроны млекопитающего типа) содержат их, причем они сходны с петлями Генле млекопитающих. При этом у части таких нефронов петля короткая, не выходящая за пределы коркового слоя (такие есть и у млекопитающих), а некоторые обладают настоящей длинной петлей, проникающей в мозговой слой. Поэтому птицы также способны концентрировать мочу, но соответственно относительно меньшему числу длиннопетельных нефронов эта способность меньше, чем у млекопитающих. Если у млекопитающих концентрационная способность почек определяется длиной петель Генле, то у птиц она, кроме того, зависит и от соотношения числа нефронов рептильного и млекопитающего типов.



Таким образом, принцип строения и функционирования метанефрических почек определяет высокий уровень консервации влаги в организме, что позволило представителям трех классов амниот широко распространиться по суше и заселить самые различные ландшафты, в том числе и сильно засушливые. Однако в пределах наземной среды условия водного обмена не постоянны; они существенно меняются в различных ландшафтах и на протяжении разных сезонов года. Поэтому на базе метанефрической почки эволюционно сложились специальные физиологические механизмы, позволяющие активно регулировать уровень реабсорбции воды в почках в зависимости от обеспеченности организма влагой. Эти механизмы работают на основе антидиуретического гормона (АДГ), вырабатываемого в системе гипоталамус — гипофиз.

У пресмыкающихся и птиц в качестве АДГ выступает аргинин-вазотоцин. У рептилий этот гормон тормозит скорость клубочковой фильтрации и, возможно, увеличивает канальцевую реабсорбцию воды. У млекопитающих АДГ — вазопрессин — увеличивает проницаемость для воды стенок собирательных трубок, а соответственно и интенсивность реабсорбции воды в системе концентрационного аппарата почки. У птиц аргинин-вазотоцин прежде всего изменяет соотношение функционирующих нефронов рептильного и млекопитающего типов в пользу последних. Кроме того, этот же гормон увеличивает проницаемость стенок собирательных трубок в нефронах, обладающих петлей Генле. Во всех случаях под действием АДГ усиливается консервация воды в организме, если поступление ее с питьем и пищей не компенсирует кожно-легочных влагопотерь. Сигналом к продукции этого гормона служит связанное с дефицитом воды повышение осмотичности плазмы крови.

С левой обмен амниот также имеет свою специфику. В силу малой проницаемости кожи соли поступают в организм только в составе пищи. У птиц и рептилий избыток солей выводится через почки; у млекопитающих, кроме того, некоторое их количество выделяется с потом. Степень реабсорбции ионов солей в почках подвержена активной регуляции: она усиливается при солевом голодании; при избытке солей в пище и питьевой воде реабсорбция уменьшается.

У пресмыкающихся и птиц помимо этого большое количество солей может выводиться специальными солевыми железами; эта функция особенно развита у видов, регулярно испытывающих солевую нагрузку (морские виды, обитатели соленых болот и др.), а также у пустынных форм, у которых дегидратация организма приводит к повышению концентрации солей в жидкостях тела. Солевые железы имеют трубчатую структуру, расположение их отличается у разных видов. У птиц они находятся в углублениях костей черепа над глазницей; их проток открывается в носовую

полость. У водных черепах для выведения солей используются слезные железы. У морских змей и некоторых крокодилов специфические солевые железы имеются в основании языка, у ящериц — возле носовых проходов (весьма сходно с птицами). Большое разнообразие в расположении солевых желез при сходстве их функции — хороший пример параллельной выработки приспособлений в разных группах животных, обитающих в сходных экологических условиях.

**Тип развития. Зародышевые оболочки.** Одно из важнейших приспособлений к полному освоению сухопутной среды, сформировавшихся на уровне амниот, — принципиальная перестройка типа размножения и эмбрионального развития. Все амниоты размножаются только на суше<sup>1</sup>. В связи с этим у них утрачена стадия водной личинки, столь характерная для их предков. Характерно развитие без метаморфоза; новорожденные (или вылупившиеся из яйца) детеныши по строению качественно не отличаются от взрослых животных.

Оплодотворение у всех амниот внутреннее. В простейшем виде оно осуществляется путем прижатия отверстия клоаки самца к клоаке самки. Такой способ спаривания свойствен низшим рептилиям (гаттерия), многим птицам. В других группах этих двух классов у самцов формируются специальные совокупительные органы в виде выростов стенок клоаки; при копуляции такие выросты выворачиваются наружу. Из рептилий у чешуйчатых совокупительные органы парные, а у крокодилов и черепах — непарные. Среди птиц совокупительные органы свойственны относительно немногим группам: страусам, гусеобразным и некоторым другим. У самцов млекопитающих развивается довольно сложно устроенный половой член (penis), который при совокуплении вводится во влагалище (vagina) самки.

Пресмыкающиеся, птицы и низшие млекопитающие (подкласс Prototheria) яйцекладущие. Строение яйца существенно отличается от анамний серией приспособлений к откладке и развитию на суше. В частности, усложняются вторичные (образующиеся при прохождении яйцеклетки по яйцеводу) оболочки яйца. Наружная оболочка — скорлуповая — плотная, способствующая поддержанию формы яйца. У рептилий она имеет пергаментобразный вид и сложена волоконным рогоподобным веществом. У многих видов скорлупа импрегнирована известковыми кристаллами, придающими ей дополнительную прочность. У птиц известковые кристаллы создают сложную структуру, обеспечивающую высокую прочность и жесткость скорлупы. Основные

---

<sup>1</sup> Кроме китообразных, которые рожают детенышей в воде. Нельзя, однако, забывать, что развитие у них идет таким же путем, как и у всех других плацентарных млекопитающих. Вторичноводные пресмыкающиеся для откладки яиц выходят на сушу; у некоторых из них (морские змеи) развито яйцеживорождение.

функции скорлуповой оболочки связаны с особенностями развития в воздушной среде. Прочность, сохранение формы — важные приспособления в условиях низкой плотности воздуха. Без такой скорлупы отложенные на суше яйца просто растекались бы по поверхности субстрата. Одновременно скорлуповая и расположенная под ней пленчатая *подскорлуповая* оболочки обуславливают минимальные потери влаги жидким содержимым яйца, что важно для нормального развития в окружении сухого воздуха. Наконец, скорлупа механически защищает яйцеклетку и зародыш, а имеющиеся в ней тонкие извилистые поры препятствуют проникновению микроорганизмов *внутри* яйца, одновременно обеспечивая доступ содержащего кислород воздуха.

Белковая оболочка, свойственная также анамниям, у амниот находится внутри яйца и содержит большое количество воды, связанной с белками в коллоидную систему. Белок яйца представляет собой запас воды для развивающегося зародыша, не имеющего прямых контактов с окружающей средой.

В связи с развитием в замкнутом пространстве скорлупы яйцеклетка яйцекладущих амниот отличается большим запасом желтка, обеспечивающим пластические и энергетические потребности развивающегося зародыша. Поэтому дробление оплодотворенной яйцеклетки происходит неравномерно: лишь на одном из полюсов яйца (он называется анимальным) идут процессы деления, в результате которых на инертной массе желтка, занимающей остальную часть яйца (вегетативный полюс), появляется однослойный зародышевый диск, соответствующий эктодерме. Энтодерма и мезодерма формируются путем миграции части клеток зародышевого диска (в области так называемой первичной бороздки) под эктодерму. Так образуется трехслойный зародыш, в котором образуются сомиты и начинается органогенез.

Одновременно по краю зародышевого диска обособляется складка, составленная эктодермой и мезодермой с разделяющей их полостью внутри (рис. 61). Эта складка разрастается вверх, охватывая зародыш, и вниз, обрастая желточный мешок, покрытый до этого энтодермальной оболочкой, образующейся как вырост первичной кишки. Постепенно края этой складки срастаются, их внутренняя и наружная стенки отделяются друг от друга и формируют самостоятельные зародышевые оболочки. Зародыш оказывается полностью охваченным оболочкой, внутренняя часть которой представлена эктодермой, а наружная — энтодермой. Эта зародышевая оболочка носит название *амнион*. Полость ее заполнена *амниотической жидкостью*, продуцируемой клетками амниона. Зародыш, таким образом, проходит свое развитие, будучи полностью погружен в изотоничную жидкую среду.

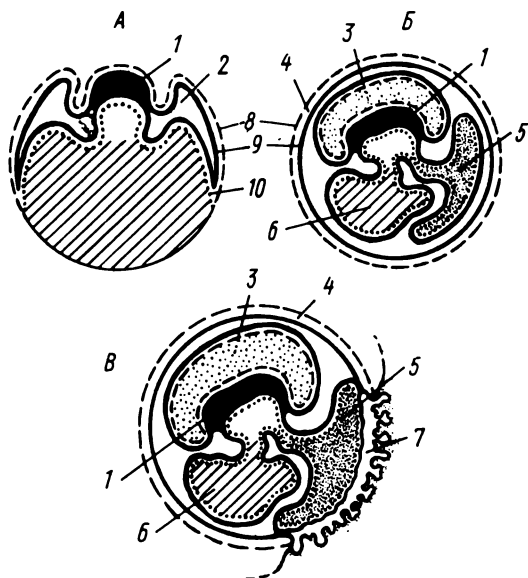


Рис. 61. Образование зародышевых оболочек у амниот. А — начало формирования зародышевых оболочек; Б — зародышевые оболочки у рептилий и птиц; В — то же у млекопитающих:

1 — зародыш, 2 — внутризародышевая полость, 3 — амнион, 4 — сероза, 5 — аллантоис, 6 — желточный мешок, 7 — плацента, 8 — эктодерма, 9 — мезодерма, 10 — энтодерма

Наружная зародышевая оболочка — *сероза* — возникает из внешней части кольцевой складки и составлена эктодермой снаружи и мезодермой внутри. Эта оболочка охватывает весь зародыш вместе с амнионом и желточным мешком и прилегает к внутренней поверхности скорлупы яйца. Пространство между серозной оболочкой и зародышем заполнено жидкостью (*серозная жидкость*), в которой плавает зародыш, в свою очередь окруженный амнионом.

Зародышевые оболочки — сероза и амнион — создают условия, необходимые для развития эмбриона: фактически развитие идет в водной изотонической среде; жидкость, окружающая зародыш, обеспечивает его правильную ориентацию при любых поворотах яйца и как бы «нейтрализует» силы гравитации, определяя сохранение формы зародыша и поддержание взаимной пространственной ориентации отдельных органов и тканей.

Несколько позднее вырост заднего отдела кишечника образует зародышевый мочевой пузырь — *аллантоис*. Этот обширный зародышевый орган составлен эндотермой (внутри) и мезодермой (снаружи) с полостью, которая соответствует полости кишечника. Аллантоис внедряется между амнионом и серозой; его наружная стенка приходит в контакт с серозной оболочкой. Аллантоис выполняет две функции. Во-первых, он представляет собой своеобразный орган выделения: в

нем скапливаются кристаллы мочевой кислоты<sup>1</sup> и некоторые другие продукты обмена. Во-вторых, аллантоис служит зародышевым органом дыхания: в его наружной стенке развивается сеть кровеносных капилляров, с помощью которых осуществляется газообмен с воздухом, поступающим через поры скорлупы к поверхности серозной оболочки.

У живородящих млекопитающих яйцо развивается в особом отделе

половых путей самки — матке. Соответственно яйцеклетка содержит мало желтка (у сумчатых больше, чем у плацентарных) и не покрывается скорлуповыми оболочками. Так же как у остальных амниот, формируются серозная и амниотическая оболочки и зародышевый мочевой пузырь — аллантоис. Однако у плацентарных млекопитающих функция аллантоиса несколько изменяется: часть его наружных стенок срастается с серозой и образует зародышевую часть плаценты — хорион. Материнская часть плаценты представлена участком стенки матки — рыхлой тканью, обильно снабженной кровеносными сосудами. Объединение материнской и зародышевой частей в единую плаценту (рис. 62) происходит путем врастания ворсинок хориона в рыхлую стенку матки.

В разных группах млекопитающих плацента довольно широко варьирует по форме, но во всех случаях выполняет функцию связи обменных процессов организмов зародыша и матери. Эта связь осуществляется через кровеносную систему: в хорионе сконцентрированы сосуды аллантоиса, а в окружающих его тканях матки — сосудистая сеть материнского организма. Прямого объединения кровеносных русел плода и матери нет: происходит лишь контакт капилляров, через стенки которых осуществляется газообмен, передача питательных веществ и продуктов диссимиляции между зародышем и материнским организмом. Расположение сосудов в плаценте таково, что обеспечивает противоположное направление движения крови в

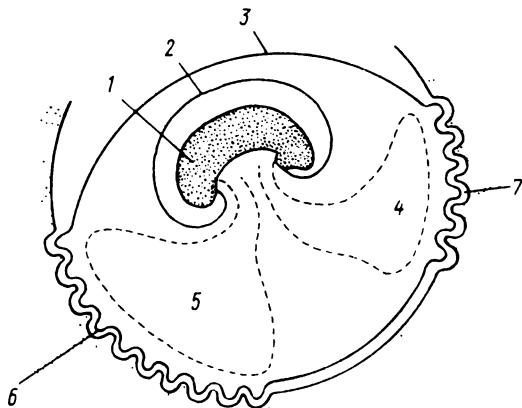


Рис. 62. Схема плаценты млекопитающих:

- 1— зародыш, 2— амнион, 3— сероза (хорион), 4— аллантоис, 5— желточный мешок, 6— желточная плацента, 7— хориоаллантоисная плацента

<sup>1</sup> Урикотелия — необходимое условие развития в замкнутом пространстве яйца, когда нет возможности выведения продуктов метаболизма во внешнюю среду.

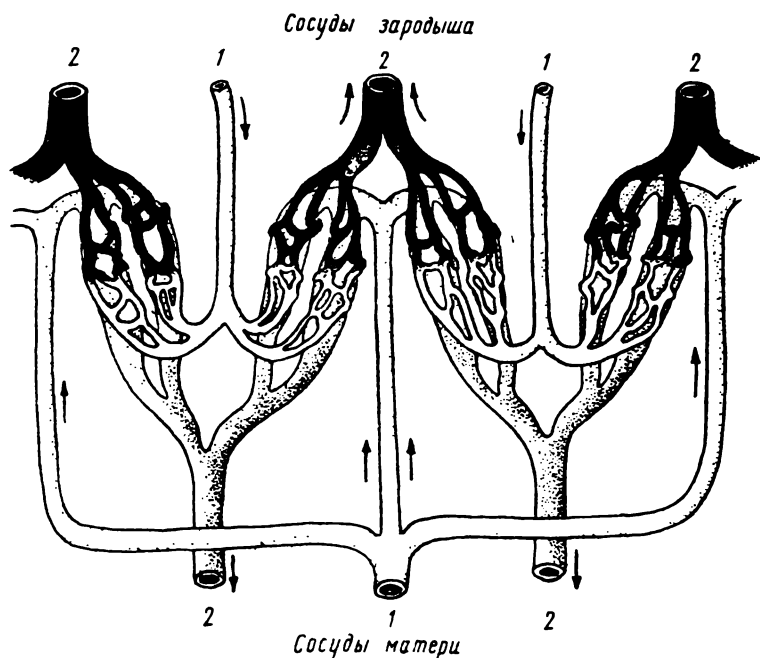


Рис. 63. Взаимное расположение кровеносных сосудов плода и матери в плаценте млекопитающих:

1— артерии, 2— вены; черным цветом показана артериальная кровь плода, белым — венозная

капиллярах зародыша и матери (рис. 63). Как и в других случаях, противоточная система определяет высокую эффективность переноса веществ. То обстоятельство, что продукты распада выводятся из организма зародыша во внешнюю среду через кровеносную систему матери, предотвращает возможность интоксикации. Это послужило одной из причин сохранения млекопитающими уреотелического типа азотистого метаболизма.

У сумчатых млекопитающих плацента не образуется. У большинства видов стенка желточного мешка контактирует с гипертрофированной стенкой матки; в этом месте жидкость, содержащая питательные вещества («маточное молочко»), может переходить в сосуды желточного мешка. Настоящая аллантоисная плацента появляется только у бандикута (*Perameles*). Новорожденные детеныши находятся на стадии предплода. Они активно переползают по брюху матери до соска, находящегося в сумке, и присасываются к нему. Питание осуществляется путем активного введения молока с помощью специальной мускулатуры вокруг соска.

Кроме млекопитающих живорождение свойственно довольно большому числу видов чешуйчатых рептилий (ящериц и змей). В

большинстве случаев речь идет о яйцеживорождении, при котором сам процесс эмбрионального развития не изменяется, но яйца задерживаются в половых путях самки практически до полного созревания эмбриона. Однако в некоторых случаях описано образование сосудистых сплетений в стенках яйцеводов, которые приходят в контакт с хориоаллантоисом. В этом случае можно говорить о формировании подобия плаценты, через которую осуществляется газообмен эмбриона и материнского организма (а в некоторых случаях — и трофический обмен).

Экологически яйцеживорождение у рептилий связано в первую очередь с освоением умеренных и холодных климатических зон. Показано, что число живородящих видов увеличивается по направлению на север (в южном полушарии — на юг). В этом случае живорождение представляет собой адаптацию, сокращающую сроки развития (температура тела самок на несколько градусов выше, чем на почве) и уменьшающую размер эмбриональной гибели.

Анализ рассмотренных специфических особенностей пресмыкающихся, птиц и млекопитающих как первичноназемных позвоночных позволяет сделать вывод, что наиболее принципиальные черты амниот связаны с перестройкой водного обмена, направленной на экономию водных потерь. В этом отражаются наиболее генеральные приспособления к лимитирующему влиянию низкой и изменчивой влажности воздушной среды. Преодоление «барьера сухости» открыло перед тремя классами амниот широкие возможности освоения разнообразных экологических ниш в наземной среде, а также дальнейшего прогрессивного развития в направлении повышения энергетики организма, биологической активности и уменьшения степени прямой зависимости от внешних влияний путем усиления регуляторных и координационных механизмов на уровне организма как целого.

## 2. Прогрессивное развитие черт наземности

Важным направлением в эволюции высших наземных позвоночных было совершенствование конкретных форм структурных и функциональных адаптаций к воздушной среде, общие принципы которых сложились уже на уровне земноводных. В общем виде этот процесс можно охарактеризовать как формирование комплекса структур, повышающих эффект функции и уменьшающих затраты энергии на ее осуществление на базе уже сложившихся у земноводных принципов организации органов и их систем. Наиболее ярко это направление выражено в эволюции опорно-двигательной и дыхательной систем.

Опорно-двигательный аппарат. Принцип рычажных конечностей полностью решает биологические задачи, связанные с локомоцией в

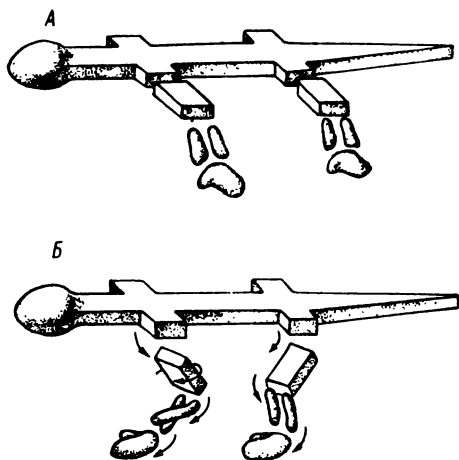


Рис. 64. Схема расположения конечностей по отношению к туловищу у земноводных (А) и млекопитающих (Б)

разреженной воздушной среде. Однако у типичных амфибий, которые в современной фауне представлены отрядом Хвостатые, взаимное расположение отдельных частей такой конечности еще не открывало возможностей активного, энергетически выгодного перемещения. Это определяется тем, что, подобно предковым формам, проксимальный отдел конечности (плечо, бедро) располагается у них практически под прямым углом к туловищу, а сочленение двух последующих отделов (предплечье — кисть, голень — стопа) находится соответственно под

локтевым и коленным суставами, оси которых параллельны плоскости продольной оси тела (рис. 64, А). При таком расположении конечностей точка опоры отнесена от продольной оси туловища и от центра тяжести, приподнятое положение тела достигается за счет активного воздействия мускулатуры на образуемые конечностями рычаги, что механически невыгодно. В результате возможность быстрого и длительного бега затруднена; в покое тело опускается на субстрат.

В эволюции амниот происходил разворот парных конечностей вдоль оси тела: проксимальные отделы конечностей приближались к туловищу, что сопровождалось разворотом плечевой кости назад, а бедренной — вперед. При этом в обоих случаях точка опоры приближалась к центру тяжести, оси локтевого и коленного суставов размещались перпендикулярно продольной оси тела, а все три отдела конечности располагались практически в одной плоскости (рис. 64, Б). В результате создавались механические и энергетические условия эффективного поддержания тела над субстратом и перемещения в таком состоянии. Это наиболее выражено, когда конечности располагаются непосредственно под туловищем (рис. 65), что особенно характерно для птиц, у которых все тело опирается на одну пару конечностей (передние превращены в крылья), и для млекопитающих, отличающихся способностью к быстрому бегу (рис. 66).

Разворот конечностей сопровождался изменением местоположения сустава их дистальной части. У пресмыкающихся и птиц вместо предплечно-кистевое и голеностопное соответственно формируются



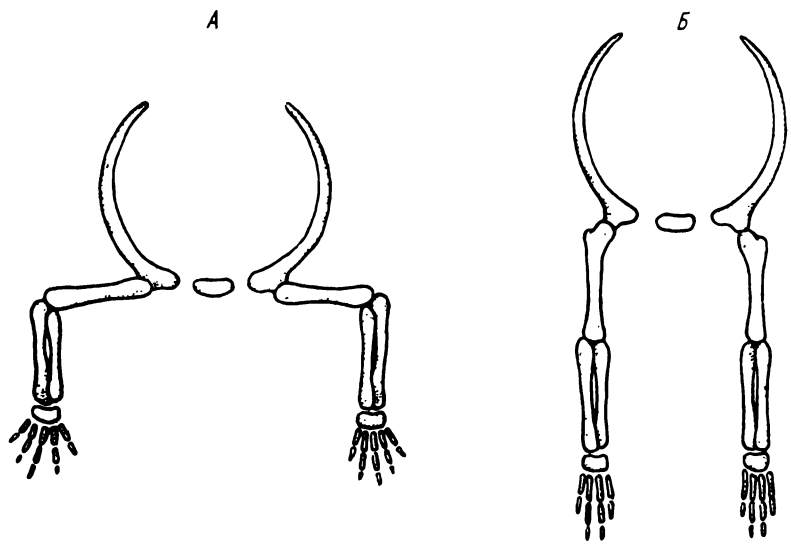


Рис. 65. Положение конечностей у хвостатых земноводных (А) и копытных млекопитающих (Б)

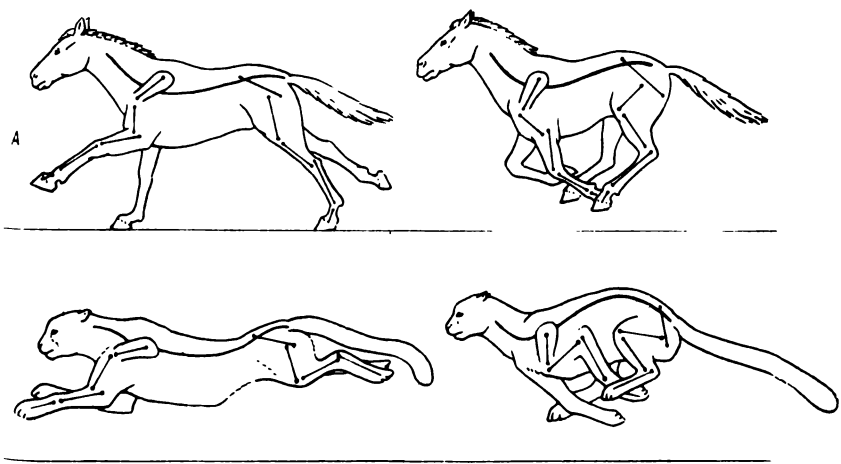


Рис. 66. Активный бег с помощью парных конечностей у млекопитающих. А — лошадь; Б — гепард

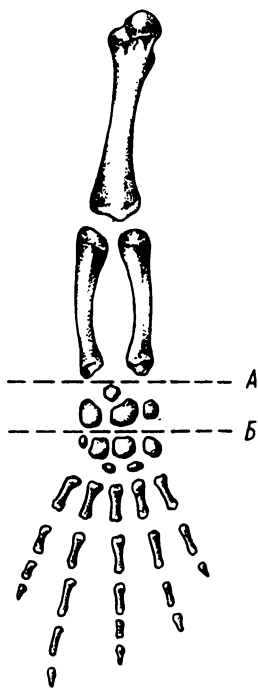


Рис. 67. Схема сдвига суставов конечностей у пресмыкающихся и птиц. А — предплечно-кистевой (или голеностопный) сустав; Б — интеркарпальный (или интертарзальный) сустав

интеркарпальный и интертарзальный суставы (рис. 67). У млекопитающих сдвиг суставов шел несколько по-иному и в значительной степени был связан с характером передвижения (рис. 68). У видов, не отличающихся быстрым движением (например, медведи), сохранился типичный голеностопный сустав; таких млекопитающих относят к *стопоходящим*. У животных, способных к быстрому бегу (собаки, кошки), сустав смещается в дистальном направлении и располагается между костями кисти (плюсны) и пальцами; это группа *пальцеходящих* млекопитающих. Наконец, у копытных, способных к высокоскоростным аллюрам на плотном грунте, опора осуществляется лишь на конечные фаланги пальцев — *фалангоходящие*. Во всех рассмотренных случаях достигается единый биологический результат: перестройка конечностей открывает возможность быстрой и маневренной локомоции, при которой тело приподнято над субстратом. При этом на передвижение расходуется относительно мало энергии.

Процесс перестройки конечностей по рассмотренному типу начался уже в триасе в примитивных группах рептилий: ранние псевдозухии еще передвигались на горизонтально поставленных конечностях, тогда как позднетриасовые формы псевдозухий и динозавры характеризовались движением на выпрямленных конечностях, что прямо связывают с энергетическим выигрышем такого типа передвижения, особенно для крупных животных.

Среди современных рептилий более распространено движение на полувыпрямленных конечностях; большинство видов (кроме черепах) активно перемещается относительно короткими бросками, при которых тело приподнимается над землей. Свойственное змеям ползание на брюхе — явление вторичное.

В связи с этим полезно вспомнить, что у бесхвостых амфибий, специализировавшихся в передвижении прыжками, произошли аналогичные изменения в строении конечностей (особенно задних). У них задние конечности развернуты вдоль туловища, коленный сустав приближен к оси тела (центру тяжести) и между рядами костей предплюсны сформирован сустав; при этом проксимальные косточки

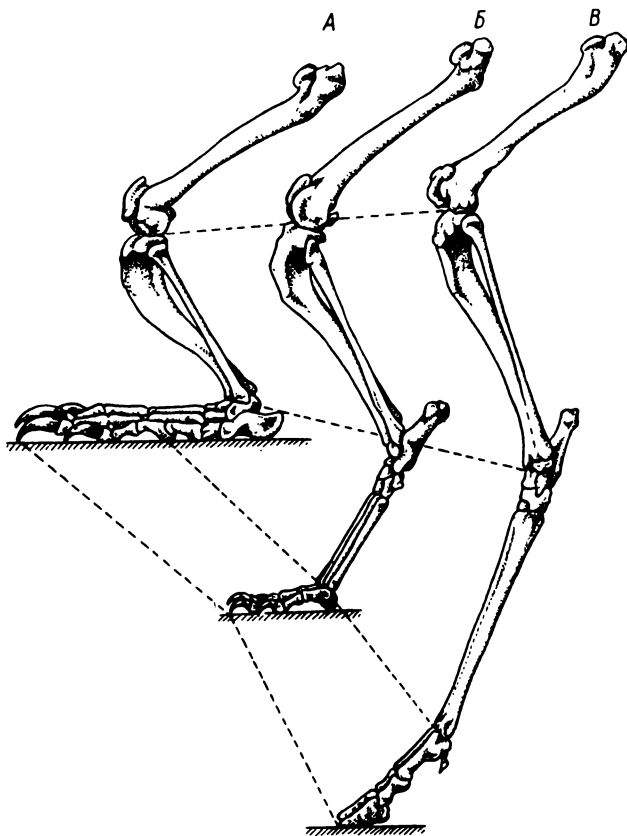


Рис. 68. Различное положение дистальных суставов конечностей у млекопитающих. А — стопоходящие (барсук); В — пальцеходящие (собака); В — фалангоходящие (олень)

этого отдела сращены и вытянуты, образуя дополнительный рычаг, выгодный при прыжках (см. рис. 46).

У птиц и млекопитающих конечности расположены более или менее вертикально, тело постоянно приподнято над землей. Подобная конструкция определяет энергетический выигрыш и открывает возможность большого разнообразия способов передвижения. Это приводит к соответствующим изменениям конкретной формы конечностей, не нарушающим, однако, исходного принципа их строения (рис. 69).

Заметные изменения по сравнению с анамниями произошли в строении осевого скелета (позвоночника) амниот. Усилилась опора поясов конечностей в осевом скелете. У всех амниот развиты длинные *ребра*, часть которых прирастает к груди, образуя *грудную*

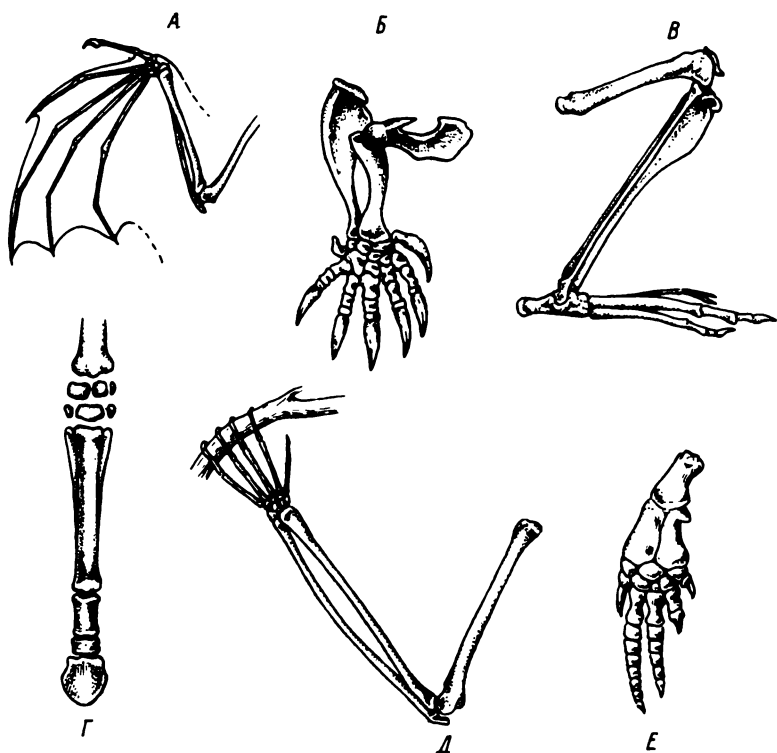


Рис. 69. Разнообразие строения конечностей млекопитающих. А — летучая мышь; Б — крот; В — кенгуру; Г — лошадь; Д — орангутан; Е — дельфин

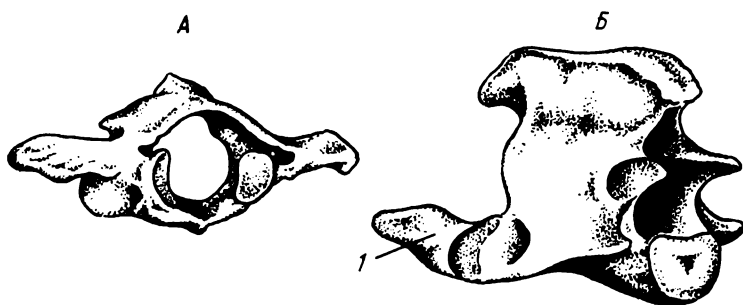


Рис. 70. Передние шейные позвонки млекопитающих. А — атлас; Б — эпистрофей (1 — зубовидный отросток)

клетку. Таким образом, плечевой пояс через грудину и ребра получает опору на позвоночнике. Опора тазового пояса усиливается путем увеличения числа крестцовых позвонков до двух. У птиц эти два позвонка срастаются между собой, а также с поясничными и несколькими хвостовыми позвонками, образуя единую неподвижную кость (сложный крестец — *synsacrum*), к которой прирастают кости таза. Крестец млекопитающих состоит из 4—10 позвонков, неподвижно сросшихся между собой; помимо двух собственно крестцовых позвонков в состав крестца входит также несколько позвонков хвостового отдела.

Возникшая уже у амфибий подвижность головы стимулировала удлинение шейного отдела позвоночника. У пресмыкающихся число шейных позвонков варьирует от 7 до 10, у птиц — от 11 до 25, у всех млекопитающих всего 7 шейных позвонков (исключения единичны). Для всех амниот характерна специализация двух передних шейных позвонков (рис. 70). Первый из них — *атлас*, или атлант (*atlas*), — в процессе эмбрионального развития теряет связь дуг с телом позвонка и у взрослых животных имеет вид костного кольца, отверстие которого поделено на две половинки: через верхнее отверстие проходит спинной мозг, а в нижнее проникает зубовидный отросток второго шейного позвонка — *эпистрофея*. Зубовидный отросток представляет собой остаток тела предыдущего позвонка — атласа. На передней поверхности атласа у пресмыкающихся и птиц имеется ямка, сочленяющаяся с затылочным мыщелком черепа; у млекопитающих с двумя мыщелками соответственно развиты две сочленовные ямки.

Такое строение первых шейных позвонков существенно увеличивает степень подвижности головы, поскольку имеются два подвижных сочленения: черепа с атласом и атласа с эпистрофеем. Это дает существенный эффект при ориентировке, добывании пищи, уходе за перьевым (шерстным) покровом и других формах деятельности.

Типы сочленения шейных позвонков отличаются у разных представителей амниот. У гаттерии и некоторых низших чешуйчатых позвонки *амфицельные*, у большинства чешуйчатых — *процельные* (вогнутые спереди). У черепаха сочленение позвонков шеи более сложное: передние позвонки *опистоцельные* (вогнуты сзади), средние — амфицельные, а задние — процельные. У птиц, шея которых особенно высоко подвижна, сочленовные поверхности позвонков имеют сложную седлообразную форму, обеспечивающую движения головы в разных плоскостях. У млекопитающих позвонки *платицельного* типа: они имеют плоские сочленовные поверхности; между позвонками располагаются хрящевые диски.

Степень подвижности туловищных отделов позвоночника различна и во многом определяется экологией групп. Подвижные сочленения характерны, например, для змей, многих мелких

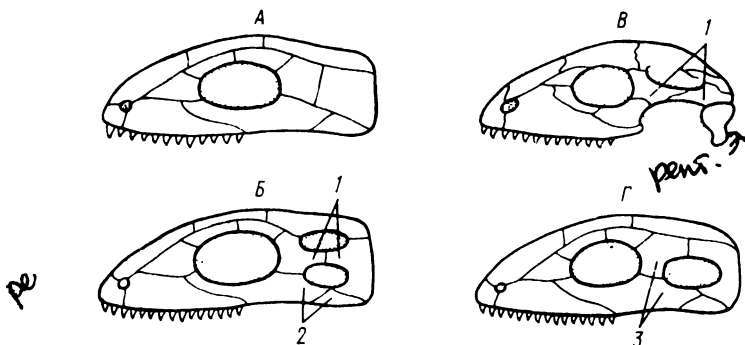


Рис. 71. Принципиальные пути эволюции покровного осевого черепа амниот. А — анапсидный череп; Б — диапсидный; В — диапсидный с редукцией нижней височной дуги; Г — синапсидный;

1 — верхняя височная дуга, 2 — нижняя височная дуга, 3 — смешанная (скуловая) дуга

млекопитающих (например, хищники из семейства куньих). У птиц, напротив, туловищные отделы представлены в основном сросшимися позвонками, что придает позвоночнику жесткость, необходимую как в полете, так и при передвижении на двух ногах. Малоподвижны позвонки грудного и крестцового отделов у крупных млекопитающих, отличающихся быстрым передвижением.

Окончательное формирование шейного отдела, образование грудной клетки завершают дифференциацию позвоночника на отделы, начавшуюся уже у амфибий. У всех амниот позвоночник состоит из пяти отделов: шейного, грудного (отличается от соседних тем, что отходящие от позвонков ребра замыкаются на грудине), поясничного, крестцового и хвостового.

Череп. Первые амфибии — стегоцефалы — имели тяжелый череп, покрытый сплошным панцирем, составленным из покровных костей. При выходе животных на сушу такой череп затруднял свободу движений головы и требовал развития мощной мускулатуры для ее поддержания. Поэтому основное направление в эволюции осевого черепа у наземных позвоночных заключалось в облегчении головы путем редукции вторичных костей. Это направление эволюции поддерживалось еще и тем, что прогрессивное развитие челюстной мускулатуры было связано с размещением крупных мышечных масс на черепе и формированием костных гребней, служащих местом прикрепления концевых частей мышц.

У амниот связанная с этими задачами эволюция осевого черепа шла несколькими путями (рис. 71). Эффективное облегчение черепа было достигнуто путем формирования в его стенках позади орбиты двух височных ям, ограниченных относительно узкими костными мостиками — височными дугами. Верхняя височная дуга, разделяю-

щая верхнюю и нижнюю височные ямы, составлена заднелобной (postfrontale) и чешуйчатой (squamosum) костями. В состав нижней височной дуги, ограничивающей нижнюю височную яму, входят скуловая (jugale) и квадратно-скуловая (quadratojugale) кости. Такой тип черепа носит название *диапсидного*. В эволюции рептилий диапсидный тип черепа свойствен подклассам архозавров и лепидозавров; среди современных пресмыкающихся череп с двумя височными дугами характерен для крокодилов и клювоголовых (гаттерия). У чешуйчатых пресмыкающихся редукция костей диапсидного черепа пошла дальше: у ящериц в составе нижней височной дуги сохранилась лишь скуловая кость, а у змей редуцированы обе дуги, что определяет большую свободу движения челюстей. Известно, что, широко раздвигая челюсти, змея может заглатывать добычу, превышающую по диаметру ее собственное тело. Потомки архозавров — птицы — также исходно относятся к диапсидным формам, но у них редуцирована верхняя дуга (сохранилась лишь чешуйчатая кость). Благодаря этому обе височные ямы слились с орбитой, что увеличило ее размеры.

Древняя линия эволюции рептилий, давшая начало млекопитающим, характеризовалась образованием единственной боковой височной ямы, ограниченной снизу скуловой и чешуйчатой костями; такая дуга называется смешанной, а тип черепа обозначается как *синапсидный*; он свойствен подклассу тероморфных рептилий, а из нынеживущих форм — млекопитающим.

Наконец, в подклассе Anapsida (Бездужные) вообще не формировались височные ямы и дуги. Древние представители этого подкласса характеризовались стегальным черепом, сходным с таковым у древних амфибий, а у современных черепях облегчение головы шло путем образования вырезки, идущей от заднего края черепа и соответственно не образующей замкнутого височного окна (см. рис. 71).

Во всех случаях в пустотах, возникших на месте исчезнувших костей, располагается челюстная мускулатура, а костные мостики, ограничивающие эти впадины, служат местами ее прикрепления.

В связи с развитием челюстной мускулатуры и активной механической обработки пищи во рту произошла еще одна важная перестройка черепа, свойственная среди нынеживущих амниот млекопитающим. У этого класса челюстной сустав сдвинут вперед и образован зубной и чешуйчатой костями; на зубной кости, кроме того, появился широкий венечный отросток, на котором прикрепляется часть жевательной мускулатуры. Причина такой перестройки заключается в механических процессах, связанных с пережевыванием пищи. При сочленении нижней челюсти с черепом через сочленовную и квадратную кости (что свойственно всем позвоночным начиная с рыб) мышцы, приводящие челюсть, прикрепляются к осевому черепу

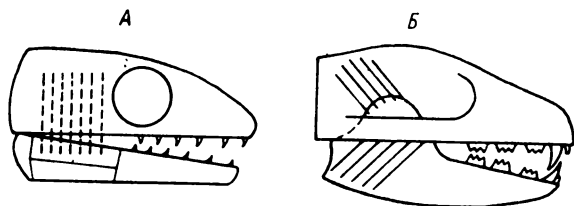


Рис. 72. Схема расположения жевательной мускулатуры при разных типах челюстного сустава. А — «рептильный» тип сустава; Б — сустав млекопитающих

и дорзальной части нижней челюсти. Их волокна идут в основном перпендикулярно оси челюсти (рис. 72, А). У современных млекопитающих нижняя челюсть состоит только из зубной кости, имеющей сложную конфигурацию (рис. 72, Б). Несколько групп мышц действуют на челюсть в разных направлениях: височная мышца нижним концом прикрепляется к венечному отростку и тянет челюсть вверх и назад. Жевательные мышцы, закрепленные на углу челюсти, тянут ее вверх и вперед, так же как и крыловидные мышцы (на рисунке не показаны), фиксированные нижними концами на медиальной поверхности зубной кости. При таком строении механическая нагрузка переносится с квадратной кости на коренные зубы. Это приводит к тому, что давление на челюстной сустав, свойственное сочленению типа «квадратная — сочленовная кости», практически снимается.

Эволюция типа челюстного сустава началась еще у звероподобных рептилий. У некоторых триасовых цинодонтов имело место двойное причленение нижней челюсти: общая головка сочленовной и зубной костей причленялась одновременно к квадратной и чешуйчатой костям. Такое двойное сочленение возникло в различных ветвях цинодонтов параллельно и, по всей вероятности, было прямо связано с развитием жевательной функции. Постепенно складывался тип сустава, свойственный млекопитающим. Механический эффект перестройки характера причленения нижней челюсти в эволюции зверозубых рептилий показан на рис. 73. Рисунок демонстрирует соотношение сил, действующих на нижнюю челюсть и челюстной сустав у ископаемых рептилий с разным типом этого сустава. В наиболее примитивном виде (I) сила челюстных мышц тянет челюсть вверх (*СМ*), а пища давит на нее вниз (*В*). Результирующая сила действует на челюсть вверх, а сопротивление черепа в месте сустава давит на челюсть вниз (*Р*). Таким образом, челюстной сустав испытывает давление — тем большее, чем энергичнее механическая обработка пищи.

Сдвиг челюстного сустава и разнонаправленное воздействие на челюсть различных групп мышц (*Т*, *СМ*) через ряд промежуточных



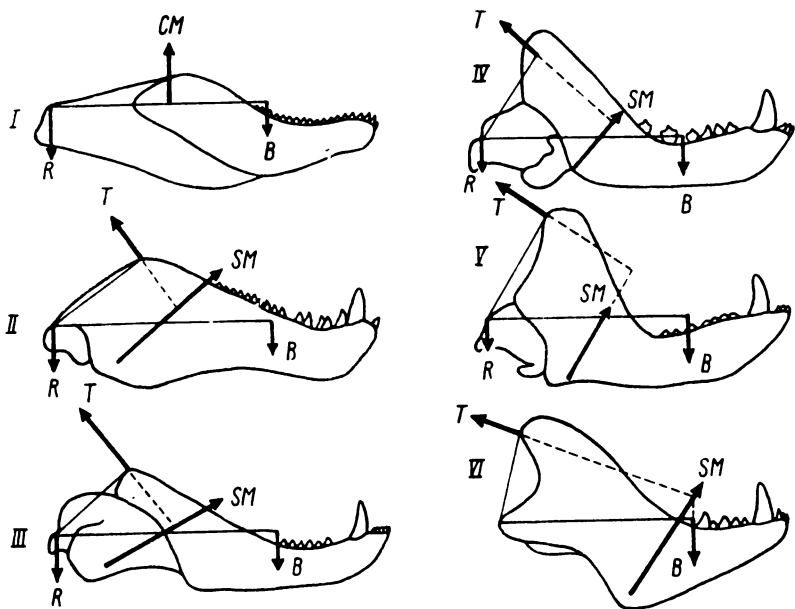


Рис. 73. Эволюция строения челюстного сустава у звероподобных рептилий (объяснения в тексте)

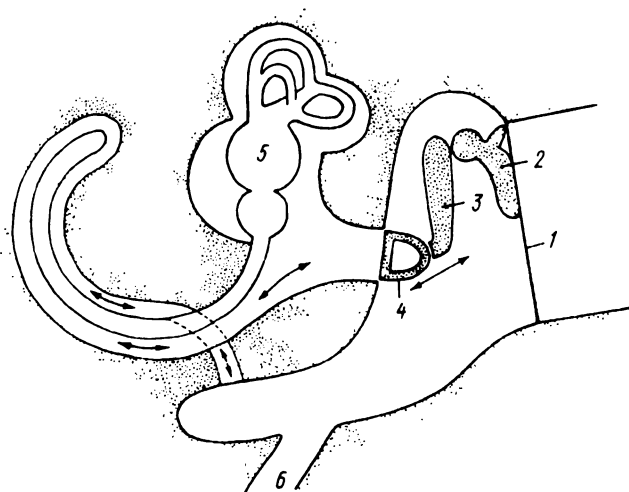


Рис. 74. Строение среднего уха млекопитающих:

— барабанная перепонка, 2— молоточек, 3— наковальня, 4— стремечко, 5— внутреннее ухо, 6— евстахиева труба

этапов приводят к такой ситуации, при которой векторы воздействующих на челюсть сил (включая давление пищи) пересекаются в одной точке (VI): челюсть находится в равновесии, давление на челюстной сустав практически отсутствует. Это открывает возможность эволюции, направленной на интенсификацию работы пережевывающего аппарата. Именно так и устроена нижняя челюсть млекопитающих.

В результате возникновения нового челюстного сустава квадратная и сочленовная кости утрачивают свою прежнюю функцию. У млекопитающих эти элементы челюстной висцеральной дуги входят в состав среднего уха (бывшая жаберная щель между челюстной и подъязычной дугами) и приобретают функции дополнительных слуховых косточек. В отличие от всех остальных наземных позвоночных у них имеются три слуховые косточки (рис. 74): *стремечко* (гомолог единственной слуховой косточки остальных наземных позвоночных; происходит от элемента подъязычной дуги — подвеска), *наковальня* (соответствует квадратной кости) и *молоточек* (соответствует сочленовной кости нижней челюсти). Рычажная звукопередающая система среднего уха млекопитающих увеличивает чувствительность и акустические возможности слуховой системы этих животных<sup>1</sup>. Формирование подобного звукопередающего аппарата отмечено и у некоторых терапсидных рептилий.

**Дыхательная система.** Повышение эффективности легочного дыхания шло в эволюции амниот двумя параллельными путями: усиление активности дыхательных движений и увеличение относительной площади дыхательной поверхности.

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

Увеличение дыхательной поверхности связано с усложнением внутренней структуры легких. В отличие от земноводных у всех классов амниот легкие не отходят непосредственно от гортани, а отодвинуты назад и соединяются с гортанью более или менее длинной трубкой — трахеей, стенки которой укреплены неполными хрящевыми кольцами, предохраняющими трахею от спадания и пере-

---

<sup>1</sup> Чувствительность слуха млекопитающих усиливается формированием у них наружного уха. Ушная раковина и наружный слуховой проход способствуют направленному фокусированию звуковых колебаний на барабанную перепонку, а также играют роль «фильтра», ослабляющего посторонние шумы.

жимания. В грудной полости трахея делится на два *бронха*, по которым воздух поступает в легкие. У млекопитающих и птиц эти первичные бронхи внутри легких многократно ветвятся, формируя их внутреннюю структуру.

У пресмыкающихся бронхи только подводят воздух к легким, внутренняя структура которых может быть очень разной, как бы демонстрируя постепенное усложнение форм дыхательной поверхности (рис. 75). Так, у примитивных амфиб, ведущих роющий образ жизни, внутренняя поверхность легких, как и у земноводных, гладкая или лишь слегка ячеистая. Гаттерия, многие ящерицы и змеи имеют однокамерные легкие с довольно хорошо выраженной ячеистостью внутренней поверхности. У некоторых чешуйчатых в задней части легких развиты тонкостенные выросты, не принимающие участия в газообмене и напоминающие воздушные мешки птиц. Вараны, черепахи, крокодилы отличаются сложным строением многокамерных легких, внутренняя поверхность которых имеет губчатую структуру, а отдельные камеры соединяются внутренними бронхами.

Легкие млекопитающих имеют альвеолярное строение (рис. 76). Входящие в легкие бронхи многократно ветвятся на все более тонкие воздухоносные трубочки. Самые мелкие из них — *бронхиолы* — на конце образуют тонкостенные пузырьки — *альвеолы*. Стенки альвеол оплетены кровеносными капиллярами; таким образом, альвеола представляет собой единицу газообменного аппарата. Размер альвеол очень мал (у крысы, например, их радиус составляет всего 20 мкм), соответственно число их весьма велико (от нескольких миллионов до полумиллиарда). Благодаря этому суммарная дыхательная поверхность во много раз превосходит поверхность тела, что обеспечивает высокий уровень газообменных процессов у млекопитающих.

Итак, легочная ткань млекопитающих состоит из альвеол и подводящих воздухоносных структур (бронхи, бронхиолы). Внутренний объем этих структур, в котором задерживается часть отработанного воздуха, образует так называемое *мертвое пространство* легких. Вдыхаемый воздух смешивается с воздухом мертвого пространства, поэтому соотношение газов в альвеолах отличается от состава атмосферного воздуха. Так, у человека альвеолярный воздух включает около 15% O<sub>2</sub> и 5% CO<sub>2</sub>.

Для успешного осуществления газообмена необходимо поддержание дыхательного эпителия во влажном состоянии, поскольку в кровь поступает кислород, предварительно растворенный в пленке влаги, покрывающей дыхательную поверхность. Увлажнение вдыхаемого воздуха начинается уже в носовой полости, стенки которой

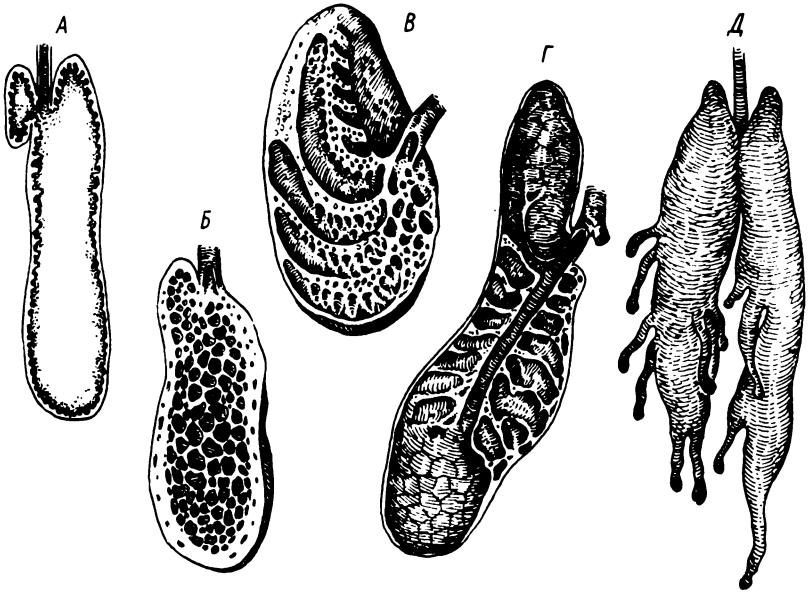


Рис. 75. Различные типы внутренней структуры легких пресмыкающихся. А — амфибена; Б — гаттерия; В — варан; Г — аллигатор; Д — хамелеон (внешний вид легких)

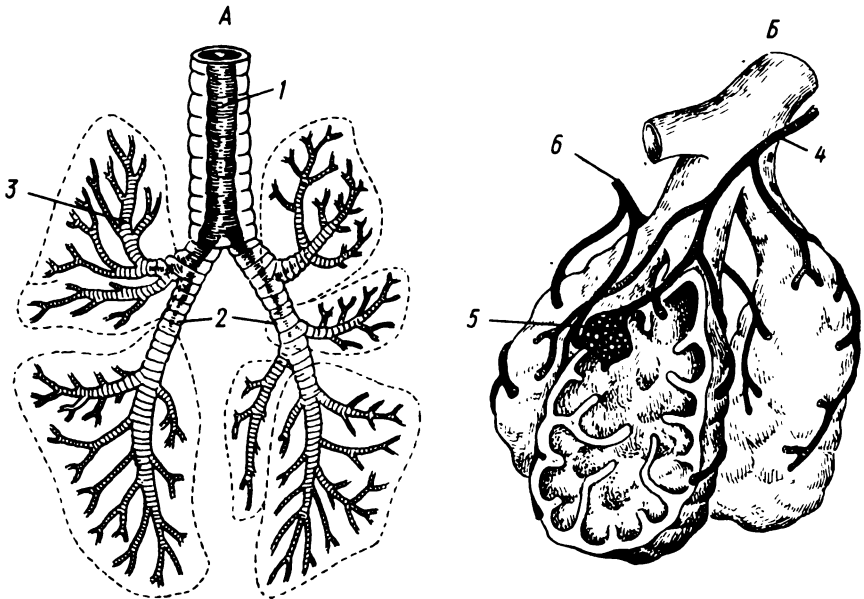


Рис. 76. Структура легких млекопитающих. А — система ветвления бронхов; Б — альвеолы и их кровоснабжение:

1 — трахея, 2 — главные бронхи, 3 — ветвление бронхов в легких, 4 — легочная артерия, 5 — сплетение капилляров, 6 — легочная вена; черным цветом показана артериальная кровь

выстланы слизистым эпителием, и поддерживается большим числом слизистых желез, расположенных в трахее и бронхах.

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

Наиболее известная экологическая ситуация, при которой эффективность газообмена уменьшается, это обитание в высокогорье, где в силу снижения общего атмосферного давления падает и парциальное давление кислорода. Высотные адаптации особенно хорошо изучены у млекопитающих. К ним относятся повышение тканевой устойчивости к недостаточному снабжению кислородом, а также серия физиологических адаптаций, направленных на компенсацию уменьшенного поступления кислорода в кровь при сниженном атмосферном давлении.

Повышение тканевой устойчивости к гипоксии связано с изменением активности ферментных систем, а также с увеличением количества тканевого дыхательного пигмента миоглобина, сродство которого к кислороду примерно на порядок выше, чем у гемоглобина. Благодаря этому миоглобин легко поглощает кислород из крови и передает его в систему окислительных ферментов ткани.

К реакциям компенсаторного типа относятся учащение дыхания, повышение частоты сердечного ритма, увеличение числа эритроцитов в крови путем мобилизации их из кровяных депо. Эти реакции лабильны, их напряженность быстро меняется при вертикальных перемещениях (в горах).

Более устойчивые физиологические адаптации, связанные со стабильным действием высотной гипоксии, могут выражаться в перестройке системы эритропоеза, в результате чего достигается повышенное содержание эритроцитов в крови, а соответственно и увеличение ее кислородной емкости. Такая реакция характерна, например, для ряда видов горных грызунов, а в некоторых случаях — для горных популяций широко распространенных видов; аналогичные адаптации известны и для горных видов ящериц.

Наиболее стабильные приспособления, повышающие дыхательные свойства крови, связаны с повышением сродства гемоглобина к кислороду. Показано, что у ряда видов млекопитающих, постоянно обитающих в высокогорье, кривая диссоциации оксигемоглобина сдвинута влево, что свидетельствует о способности гемоглобина

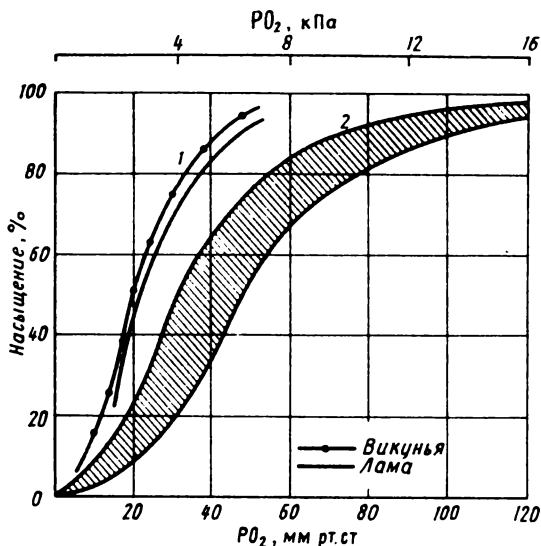


Рис. 77. Кривые диссоциации оксигемоглобина у лам (1) и равнинных млекопитающих (2)

насыщаться кислородом при меньшем парциальном давлении (рис. 77). Например, у лам из высокогорья Южной Америки насыщенность артериальной крови кислородом даже на высоте более 3000 м остается выше 92% при отсутствии лабильных реакций со стороны сердечной деятельности и частоты дыхания.

Характерно, что у птиц отчетливо выраженных высотных адаптаций такого типа не обнаруживается. Во всех случаях, когда у этих животных зарегистрированы сдвиги различных параметров дыхательной функции крови, они были связаны с комплексом условий обитания в горах, включающим температуру, ветер и другие факторы теплообмена, а также затраты на мускульную и иные виды активности. Объясняется это тем, что строение и функции дыхательной системы птиц исходно определяют возможность эффективного газообмена при низком атмосферном давлении.

Устройство дыхательной системы птиц во многом отличается от такового других наземных позвоночных. Легкие этих животных не имеют альвеол и отличаются очень небольшой растяжимостью. Их ткань составлена системой трубочек, открытых с обоих концов (рис. 78). В такой структуре заложена морфологическая основа для однонаправленного потока воздуха через легкие, что не свойственно рептилиям и млекопитающим.

Как и у других амниот, дыхательная система начинается трахеей и бронхами. При этом у птиц различные категории бронхов образуют функциональный аппарат легких. Первичные бронхи (*мезобронхи*),

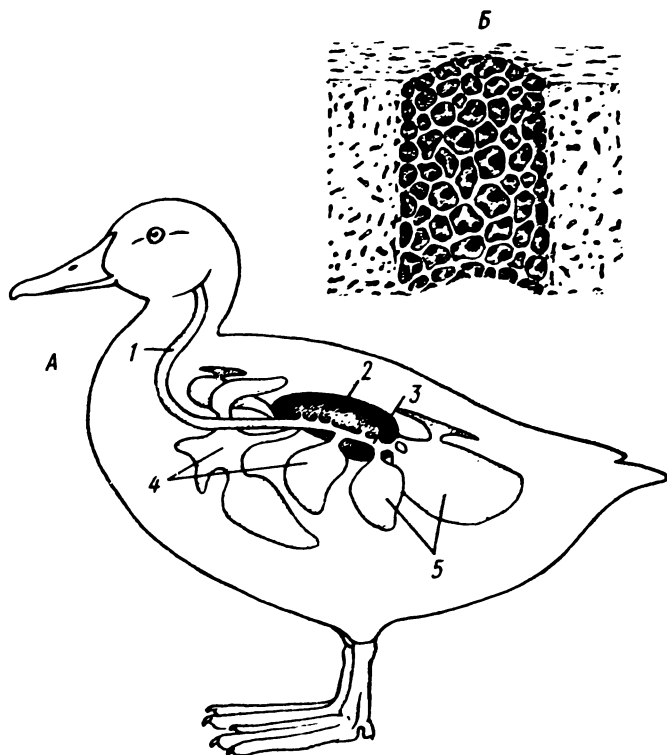


Рис. 78. Дыхательная система птиц. А — общая схема органов дыхания; Б — внутренняя структура парабронха:

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

войдя в легкие, дают ряд ответвлений — вторичные бронхи. Часть из них (*вентробронхи*) расположена на брюшной стороне (их обычно 4), а часть (*дорсобронхи*) — на спинной (7—10). Вентро- и дорсобронхи соединяются между собой многочисленными тонкими трубочками — третичными бронхами (*парабронхи*); их толщина, например у цыпленка, составляет около 0,5 мм. От центрального канала парабронхов отходят многочисленные ячеистые выступы — *брохиолы* диаметром 3—10 мкм. Бронхиолы и парабронхи оплетены густой сетью кровеносных капилляров. Комплекс воздухоносных и кровеносных сосудов, образующих вокруг парабронхов сеть толщиной 50—200 мкм, представляет собой функциональную единицу легких птиц, аппарат газообмена между воздухом, проходящим через легкие, и кровью.

Характерная особенность структуры дыхательной системы птиц — воздушные мешки. Это тонкостенные полые образования,

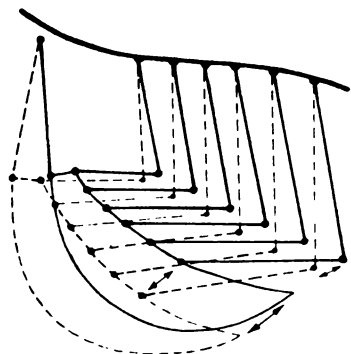


Рис. 79. Схема дыхательных движений птиц

формирующиеся как выросты конечной части бронхов и располагающиеся между внутренними органами (см. рис. 78). Всего имеются четыре парных мешка и один (межключичный) непарный, но с парными выростами. Функционально все воздушные мешки подразделяются на две группы: задние (заднегрудные и брюшные), соединенные с первичными бронхами, и передние (шейные, межключичный и переднебрюшные), связанные с вторичными бронхами брюшной стороны (вентробронхи). Воздушные мешки

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

Дыхательный акт у птиц осуществляется с участием подвижных ребер и грудины (рис. 79) и в принципе не отличается от грудного дыхания других амниот. Прежнее представление о том, что в полете дыхательные движения определяются взмахами крыльев, в настоящее время оставлено: экспериментально показано, что в большинстве режимов полета синхронизация взмахов крыльев и дыхательных движений отсутствует. Как видно из рис. 79, движения грудины максимальны в задней части, в связи с чем главная роль в вентиляции легких принадлежит задним воздушным мешкам.

Такое строение дыхательной системы птиц позволяет обеспечить непрерывный однонаправленный поток воздуха через легкие как при вдохе, так и при выдохе. Механизм этого можно представить следующим образом (рис. 80). При вдохе воздушные мешки расширяются и воздух поступает в задние мешки и частично в легкие. Передние воздушные мешки на этой фазе заполняются воздухом непосредственно из легких; вдыхаемый воздух в эту группу мешков не попадает. При выдохе мешки сжимаются и воздух из задних мешков выталкивается в легкие, т. е. в систему парабронхов, а из передних — в трахею и через нее наружу. На этой фазе дыхательного цикла воздух из задних мешков не поступает в первичные бронхи, а из передних — в легкие. Таким образом, через газообменные структуры легочной ткани воздух и при вдохе и при



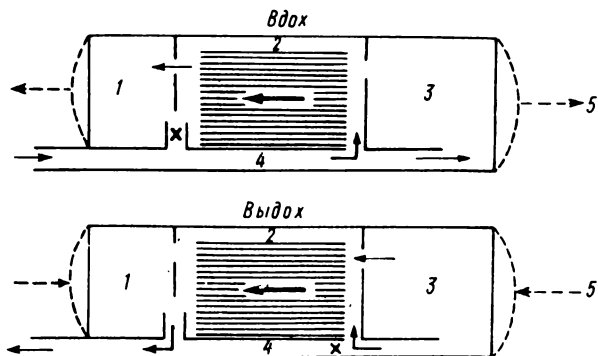


Рис. 80. Схема направления тока воздуха в дыхательной системе птиц (по Шмидт-Нильсену, 1976):

1— передние воздушные мешки, 2— легкие, 3— задние воздушные мешки, 4— мезобронхи, 5— изменение объема воздушных мешков; стрелки — направление тока воздуха, кресттики — пути, по которым воздух в данной части цикла не идет

выдохе движется в одном направлении — от задних мешков к передним, что обеспечивает непрерывность процесса газообмена<sup>1</sup>.

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

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

<sup>1</sup> Такое строение характерно для большей части легких птиц, в которой парабронхи соединяют ventro- и dorsobronchi. Эта часть называется paleopulmo. У большинства птиц есть еще относительно небольшой участок легких (neopulmo), в котором парабронхи идут параллельно концевой части первичного бронха и вентилируются попеременно в обоих направлениях.

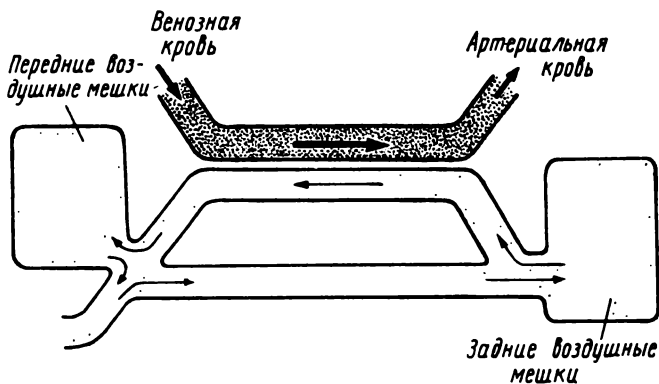


Рис. 81. Схема противоточного газообмена в легких птиц (по Шмидт-Нильсену, 1976)

напротив, выше в артериальной крови. Это объясняется тем, что при газообмене в легких птиц используется принцип противотока.

При однонаправленности тока воздуха через легкие открывается возможность такой взаимной ориентации воздухоносных и кровеносных капилляров, при которой направление движения воздуха по парабронхам противоположно движению крови по капиллярам (рис. 81). Воздух, поступающий в легкие из задних воздушных мешков, имеет наиболее высокое парциальное давление кислорода; при прохождении его по парабронхам происходит газообмен с кровью, но на всем протяжении этого пути воздух встречается с кровью с более низким парциальным давлением  $O_2$  и более высоким  $CO_2$ . Благодаря этому процесс встречной диффузии газов не прекращается и даже не замедляется, что и обеспечивает максимальную эффективность газообмена.

Более подробные эксперименты показали, что фактически газообмен в легких птиц осуществляется не по противоточному, а по перекрестному типу: каждый парабронх пересекается большим числом кровеносных капилляров, сеть которых оплетает его на всем протяжении (рис. 82). При системе перекрестного газообмена сохраняется тот же принцип:

градиент парциального давления газов выдерживается по всей длине парабронха, что обеспечивает высокую эффективность извлечения  $O_2$  из воздуха.

Рассмотренные особенности газообменного механизма имеют важное значение при полете на большой высоте. Хорошая приспособленность

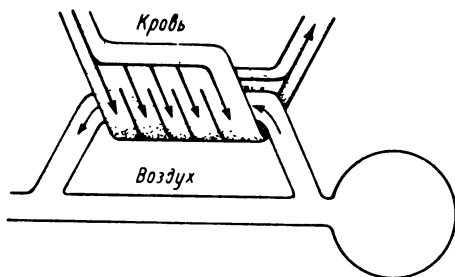


Рис. 82. Схема перекрестного газообмена в легких птиц (по Shield, Piiper, 1972)

птиц к низкому парциальному давлению кислорода была продемонстрирована опытами в барокамере. При «подъеме» на высоту 6100 м (атмосферное давление 350 мм, или 44,6 кПа; парциальное давление кислорода 73 мм, или 9,7 кПа) воробьи и волнистые попугайчики сохраняли способность к кратковременному активному полету, тогда как мышцы становились вялыми уже на «высоте» 3700 м, а при «подъеме» до 6100 м впадали в коматозное состояние (Tucker, 1968, 1972). Разница в реакции целиком определяется принципами строения газообменного аппарата: подсчитано, что если бы газообмен у птиц, как и у млекопитающих, ограничивался выравниванием парциальных давлений  $O_2$  в воздухе и в крови, то на высоте 6100 м степень насыщения артериальной крови воробья кислородом составила бы всего 24%; эти же данные, рассчитанные на основе принципа противоточного газообмена, дают показатель насыщения 80%, что уже близко к нормальному.

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

Птицы как летающие животные: пример специализации. По многим чертам строения и функционирования организма птицы близки к рептилиям, с которыми связаны непосредственным родством. Все особенности, создающие специфику этого класса, связаны главным образом с принципиальным направлением его эволюции: активное освоение воздушной среды через способность к полету. При этом непосредственные приспособления к полету как способу локомоции сопровождались коррелятивными изменениями многих систем органов, непосредственно с полетом не связанных.

Прямые приспособления к полету в первую очередь включают формирование крыльев как органов передвижения в воздухе, всеообразного хвоста, дополняющего несущую поверхность и определяющего маневренность полета (повороты, торможение и др.), обтекаемой формы тела и некоторого его облегчения.

Для активного полета птиц первостепенное значение имеет перьевой покров. Основной тип строения пера, модификации которого образуют все многообразие перьевого покрова, — контурное перо (рис. 83). Основу его структуры составляет упругий роговой ствол, по обеим сторонам которого в одной плоскости располагается опухало, подразделяющееся на наружное и внутреннее. Опухало сформировано отходящими от ствола роговыми бородками. Эти бородки называют бородками первого порядка; от каждой из них отходят более мелкие бородки второго порядка, снабженные роговыми крючочками. Сцеп-

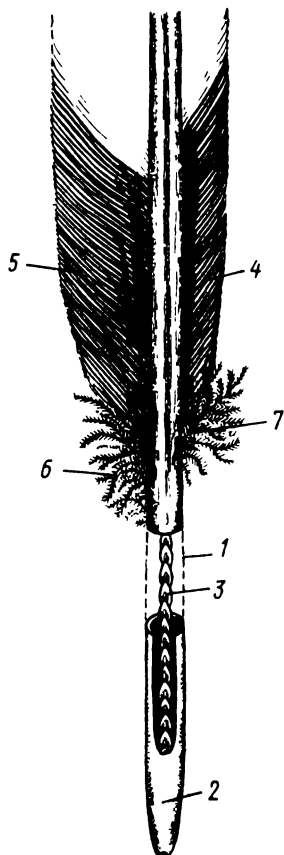


Рис. 83. Схема строения контурного пера птиц:

1— ствол (стержень), 2— очин, 3— душка, 4— наружное опахало, 5— внутреннее опахало, 6— пуховая часть опахала, 7— добавочный стержень

ление крючочков с соседними бородками создает общую упругую поверхность опахала; в случае ее механического повреждения простое «поглаживание» пера клювом приводит к тому, что крючочки вновь сцепляются и поверхность опахала восстанавливается.

Часть ствола, окруженная опахалом, называется *стержнем* пера; нижняя часть ствола, выступающая из опахала, — *очин*ом. Очин полый имеет округлое сечение, основание его погружено в кожу и укреплено в перьевой сумке. Внутри полости очина проходит *душка* — остаток системы сосудов, снабжавших кровью развивающееся перо.

Контурное перо составляет основу покрова, одевающего тело птиц. Черепицеобразно налагаясь друг на друга, контурные перья создают обтекаемость тела, столь важную при полете.

Функционально важные варианты контурного пера — *рулевые* (хвост) и *маховые* (крыло) перья — отличаются более крупным стволом и более мощным развитием упругого опахала. Маховые перья характеризуются асимметричным опахалом (наружное — более узкое); перекрывая друг друга, маховые перья могут создавать единую летательную поверхность (при парении или опускании крыла) либо формировать щели, через которые легко проходит воздух (при поднимании крыла и некоторых маневрах).

На нижней границе опахала обычно имеются тонкие пушистые, лишенные крючочков бородки — это пуховая часть пера. Теплоизоляционные структуры оперения — *пуховое перо* и *пух* — возникли путем усиления пуховой части пера; при этом шло укорочение стержня и утрата бородками крючочков.

Эволюционное формирование крыльев шло на основе типичной для высших рептилий конечности. В относительно коротком, но прочном плечевом отделе характерно уплощение головки плеча, что ограничивает вращательные движения крыла и создает устойчивость его положения в полете. Предплечье, как обычно, состоит из двух костей; к более крупной из них (локтевая кость) прикрепляются

концы второстепенных маховых перьев. Далее следует типичный интеркарпальный сустав, причем две косточки проксимального отдела запястья соединены связками с костями предплечья. Эти косточки играют роль «фиксатора» кисти при раскрытом крыле. Дистальные элементы запястья вместе с пястными костями сливаются в общую кость — *пряжку* (carpometacarpus). Пряжка образует как бы дополнительный рычаг конечности; к ней (а также к фалангам среднего — второго пальца) прикрепляются первостепенные маховые перья. Характерна редукция пальцев: от первого и третьего пальцев сохраняется всего по одной фаланге, от второго — две. Фаланга первого пальца играет существенную роль в полете: к ней прикрепляется несколько перьев, образующих *крылышко* — подвижный «щиток», функция которого связана с регуляцией обтекающего крыло потока воздуха.

Крыло птиц выполняет функцию несущей поверхности, поддерживающей тело в парящем состоянии, а также активного локомоторного аппарата, создающего при взмахах крыла направленную вперед тяговую силу. При выполнении этих функций важную роль играют относительная подвижность отдельных элементов крыла и функциональная дифференциация маховых перьев.

Возникновение подъемной силы определяется уже самой формой крыла: оно более или менее выпукло сверху и вогнуто снизу. Обтекающий крыло воздух над выпуклой поверхностью движется быстрее, чем под вогнутой. В результате над крылом создается некоторое разрежение, а под крылом — повышение давления; крылья, а с ними и все тело птицы как бы «подсасываются» кверху.

При подъеме крыла между маховыми перьями возникают щели, сквозь которые проходит воздух. При опускании крыла поверхность маховых перьев образует цельную плоскость. При этом проксимальная часть крыла создает подъемную силу, а дистальная (кисть) — преимущественно тягу: концы первостепенных маховых перьев отгибаются кверху и перекручиваются, образуя почти прямой угол к остальной части крыла и к направлению полета. В таком положении они, подобно «пропеллеру», как бы ввинчиваются в воздух и по мере опускания крыла тянут тело птицы вперед. При форсированном полете подобные «пропеллирующие» движения может совершать вся концевая (от запястья) часть крыла.

В связи с мощным развитием грудной (летательной) мускулатуры грудина птиц уплощена и образует высокий выступ — *киль*, к которому крепятся мышцы. Коракоид малоподвижно соединен с грудиной. Он удлиннен, благодаря чему плечевой сустав выносится вперед. В результате при полете центры площади крыльев лежат на линии, проходящей через центр тяжести, что аэродинамически выгодно. Ключицы срослись в «вилочку», которая действует как пружина, смягчающая толчки при взмахах крыльев.

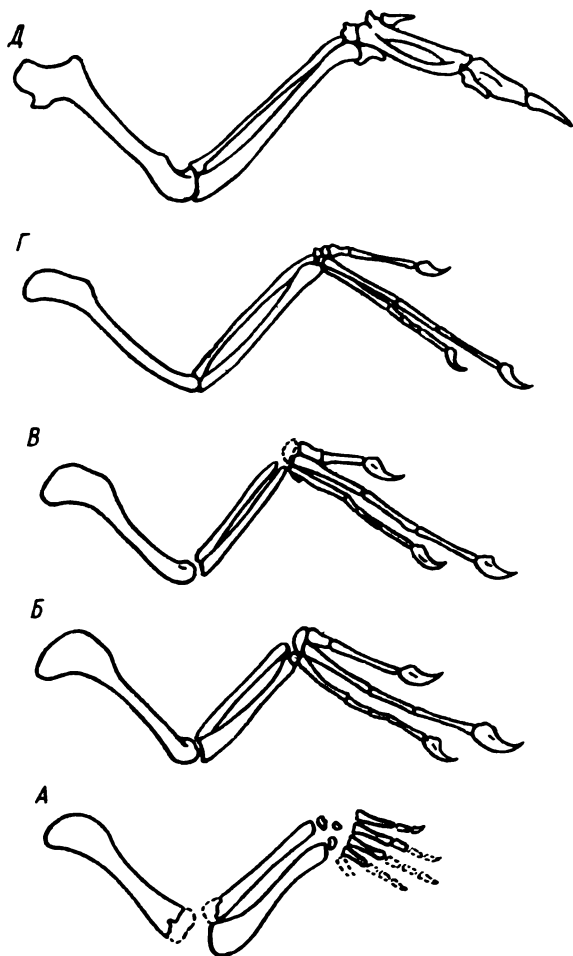


Рис. 84. Эволюция скелета передней конечности при превращении ее в крыло птиц (по Татаринову, 1987). А — псевдозухия *Ornithosuchus*; Б — динозавр *Deinonychus*; В — динозавр *Ornitholestes*; Г — археоптерикс; Д — голубь

Строение скелетной основы крыла представляет собой видоизменение типичной конечности наземного позвоночного, связанное со специализацией в качестве летательного аппарата (рис. 84). Как видно из рисунка, строение крыла археоптерикса сходно со строением крыла настоящих птиц. Это подтверждает точку зрения о способности его к полету; в поддержку этого приводятся также данные об асимметрии маховых перьев первоптицы. (Ранее считалось, что археоптерикс был бегающим на двух ногах животным. Возникновение

маховых перьев рассматривалось как приспособление к ловле добычи путем «схлопывания» ее оперенными передними конечностями.)

Высокая степень специализации передних конечностей привела к утрате ряда функций, которые свойственны им у других наземных позвоночных (передвижение по земле, уход за покровами, удержание пищи, манипуляторная деятельность и др.). Это обстоятельство способствовало коррелятивным изменениям ряда других органов, что будет рассмотрено ниже.

Хотя при полете птиц достаточно эффективно используются аэродинамические закономерности движения аппаратов тяжелее воздуха, избавление от излишнего утяжеления тела представляет собой энергетически важное условие. Именно с этой биологической задачей связана, в частности, редукция прямой кишки и мочевого пузыря: длительная задержка фекальных масс и мочи для летающих животных биологически нецелесообразна. Распространенное в популярной литературе представление об облегчении скелета путем возникновения пневматичности костей не совсем точно: трубчатые и губчатые структуры скорее связаны с повышением прочности костей; более точные данные показывают, что относительная масса скелета птиц существенно не отличается от таковой у млекопитающих. Некоторое облегчение трубчатых костей происходит за счет уменьшения количества расположенного в них костного мозга: в основном у птиц сохраняется лишь «красный» костный мозг, располагающийся в эпифизах костей и выполняющий кроветворную функцию. Кроме того, механические выгоды трубчатых костей позволили увеличить длину конечностей, что в ином случае привело бы к утяжелению скелета.

Существенно важнее процессы, связанные с облегчением головы: тяжелая голова при полете создает вращательный момент, препятствующий прямолинейному движению, что сопряжено с энергетическими затратами на его компенсацию. Облегчение головы идет несколькими путями. Один из главных — истончение плоских костей черепа, структура которых позволяет осуществить функцию механической защиты мозга и органов чувств при меньшей массе костей. Это обстоятельство связано с изменением типа соединения костей: вместо швов на стыке отдельных костей образуется сплошное срастание их краев (принцип «сварного шва»). Поэтому на черепе взрослых птиц границы отдельных костей почти неразличимы.

Для висцерального черепа характерна полная утрата зубов, что открывает возможность облегчения и самих челюстей: они сформированы губчатой костной тканью, сочетающей прочность с легкостью. Функционально зубы отчасти замещены легкими, но прочными роговыми чехлами, образующими вокруг верхней и нижней челюстей подвижный *клюв*, подразделяющийся соответственно на надклювье и подклювье.

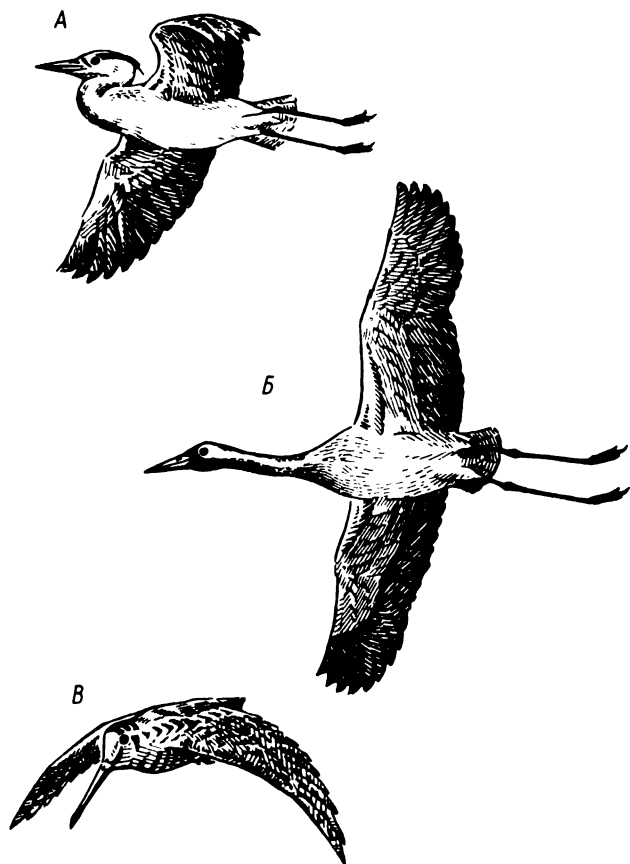


Рис. 85. Положение головы в полете у разных видов птиц. А — цапля; Б — журавль; В — вальдшнеп

Помимо облегчения головы оптимальные аэродинамические условия полета достигаются регулированием ее положения по отношению к центру тяжести, чему способствует относительно длинная и подвижная шея (рис. 85).

Выработка прямых приспособлений к полету сопровождалась изменениями в системах органов, прямого отношения к полету не имеющих, но функционально связанных со специализировавшимися в порядке приспособления к полету структурами. Например, исчезновение зубов препятствовало увеличению эффективности пищеварения путем измельчения пищи в ротовой полости. В эволюции птиц это компенсировалось образованием особого отдела желудка — мускульного. Мускульный желудок расположен следом за железистым, который функционально и морфологически соответствует желудку



всех других животных. Мускульный желудок имеет толстую стенку, состоящую из двух слоев гладких мышц. Внутренняя поверхность его выстлана плотной рогоподобной оболочкой — кутикулой, образованной путем затвердевания секрета особых желез. Она имеет бугорчатую или складчатую поверхность. Ритмичные сокращения стенок мускульного желудка создают высокое давление: например, крупных растительноядных видов оно может достигать 20—30 кг/см<sup>2</sup>. В результате пища, смоченная желудочным соком, перетирается и измельчается. Измельчению пищи способствуют также гастролиты — песчинки или камешки, которые птицы активно заглатывают.

Целая серия коррелятивно взаимосвязанных изменений строения определена специализацией передних конечностей, превращением их в крылья. Они прослеживаются, например, в образовании «спинной кости» — участка позвоночника, представленного неподвижно сросшимися грудными позвонками и сочленяющегося со сложным крестцом также почти неподвижным суставом. При полете это важно, поскольку опора всего тела приходится лишь на основания крыльев; жесткая конструкция позвоночника в этом случае необходима.

Следствием превращения передних конечностей в крылья оказалась двуногость птиц. При передвижении по суше туловище опирается только на задние конечности. Это и вызвало формирование уже упоминавшегося сложного крестца (слившиеся поясничные, крестцовые и часть хвостовых позвонков) и широкого корытообразного таза, прочно прирастающего к этому отделу позвоночника. Изменяется и строение самих конечностей: у наземных птиц они располагаются под туловищем, принимая на себя тяжесть тела. Двуногое передвижение облегчается формированием дополнительного рычага конечности — цевки (tarsometatarsus), которая представляет собой слившиеся и вытянутые косточки плюсны и дистальной части предплюсны. Косточки проксимального ряда предплюсны прирастают к большой берцовой кости. Непосредственно на субстрат опираются лишь фаланги пальцев. Таким образом, по сравнению со схемой строения наземной конечности в задних конечностях птиц появляются дополнительный рычаг (бедро — голень — цевка — пальцы) и дополнительный сустав (бедренный — коленный — интертарзальный — сустав между цевкой и пальцами). Это способствует увеличению длины шага и «пружинистости» движений.

С двуногостью в значительной мере связано и перемещение большого затылочного отверстия на нижнюю сторону черепа. Соответственно перемещается и место сочленения головы с шейей.

Как уже говорилось, в полете большую роль играет веерообразный хвост настоящих птиц: помимо того, что рулевые перья создают дополнительную несущую поверхность, подвижность хвоста (в том числе и способность «складываться» и развертываться) увеличивает

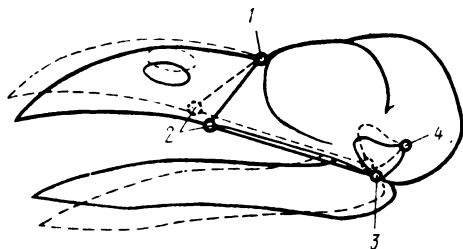


Рис. 86. Схема кинетизма черепа птиц:

1— гибкая зона надклювья, 2— соединение надклювья с небным аппаратом, 3— челюстной сустав, 4— квадратно-черепной сустав

маневренность полета, что важно в различных биологических ситуациях. Такое разнообразие движений хвостового оперения определяется тем, что все рулевые перья прикрепляются к одной точке скелета — небольшой уплощенной с боков косточке, которой заканчивается позвоночник. Эта косточка называется *пигостиль* (*pygostyle*) и представляет собой несколько

слившихся хвостовых позвонков. По строению хвоста высшие птицы принципиально отличаются от археоптерикса, у которого перья хвоста попарно прикреплялись к многочисленным позвонкам длинного хвоста. Это подтверждает представления о параллельной эволюции археоптерикса и высших птиц.

Специализация передних конечностей неизбежно связана с утратой ими мультифункциональности, свойственной большинству других наземных позвоночных. У птиц многие действия, которые у других животных выполняются передними конечностями, осуществляются с помощью клюва. Клюв используется при питании, при уходе за оперением, строительстве гнезд и т. п. Многообразие движений клюва, связанное с этими действиями, в существенной степени определяется высокой подвижностью головы и шеи; рассмотренные выше особенности строения шейных позвонков во многом, видимо, связаны с задачей компенсации ограничения функций передних конечностей.

Помимо подвижности шеи существенное значение имеет свойственный птицам кинетизм черепа. Точнее, речь идет о некоторой подвижности надклювья. У птиц в основании верхней части надклювья кости очень тонки (у некоторых видов здесь даже образуется некоторое подобие сустава), и в этом месте возможен некоторый перегиб надклювья. Действием специальной группы мышц система костей (небная — крыловидная; квадратно-скуловая — скуловая) может сдвигаться вперед и оказывать давление на основание надклювья (рис. 86). В результате надклювье приподнимается. Таким образом, кинетизм надклювья связан с подвижностью костного неба, а также нижней височной дуги, т. е. представляет собой результат целой системы взаимосвязанных перестроек черепных структур. Биологическое значение этого — возможность тонко дифференцированных движений клюва, в том числе и не связанных с отведением нижней челюсти. Такие движения широко используются

птицами при схватывании добычи, чистке оперения, строительстве гнезд, уходе за птенцами.

Итак, ряд сложных перестроек в строении и функционировании организма птиц как летающих животных способствовали высокой степени специализации этого класса. Но при этом все специализированные структуры представляют собой не новообразования, а видоизмененные формы типичного строения высшего наземного позвоночного. Специализация птиц не привела к каким-либо формам упрощения строения, утрате возможностей прогрессивной эволюции. Напротив, птицы, как и млекопитающие, обладают многими свойствами, которые отражают общий процесс прогрессивной эволюции в пределах типа Хордовые.

### 3. Черты общей прогрессивной эволюции

При всем разнообразии строения и биологии отдельных классов на примере амниот можно видеть основные направления прогрессивной эволюции хордовых. Эти направления в самом общем виде характеризуются развитием структур и функций, повышающих общий уровень метаболизма и биологической активности. В наиболее прямой форме это связано с эволюцией газообмена (о чем уже говорилось), а также кровеносной и пищеварительной систем. Не менее важное значение имеет и направление эволюции, связанное с развитием систем внутриорганизменной регуляции и координации функций, в конечном итоге направленное на увеличение автономности организма, способности его нормально функционировать на фоне сложной и динамичной внешней среды. Это направление характеризуется эволюционными изменениями главных регуляторных систем организма — центральной нервной и эндокринной.

**Кровеносная система.** Уже было показано, что эволюция кровеносной системы тесно связана с типом строения органов дыхания и эффективностью газообмена. Повышение интенсивности легочного дыхания и резкое снижение роли кожи в этом процессе дали на уровне трех классов амниот возможность постепенного разделения стоков артериальной и венозной крови по сосудам большого и малого кругов кровообращения.

На уровне пресмыкающихся этот процесс выражен в появлении внутрижелудочковых перегородок, которые препятствуют полному смешению крови в сердце. Эти перегородки (септы) расположены иначе, чем у птиц и млекопитающих. Горизонтальная септа делит желудочек сердца на вентролатеральную (легочную) и дорзолатеральную камеры; последняя неполной вертикальной септой подразделяется на левую (артериальную) и правую (венозную) камеры. В эти камеры открываются соответственно левое и правое предсердия. Свойственный предковым формам артериальный конус у рептилий

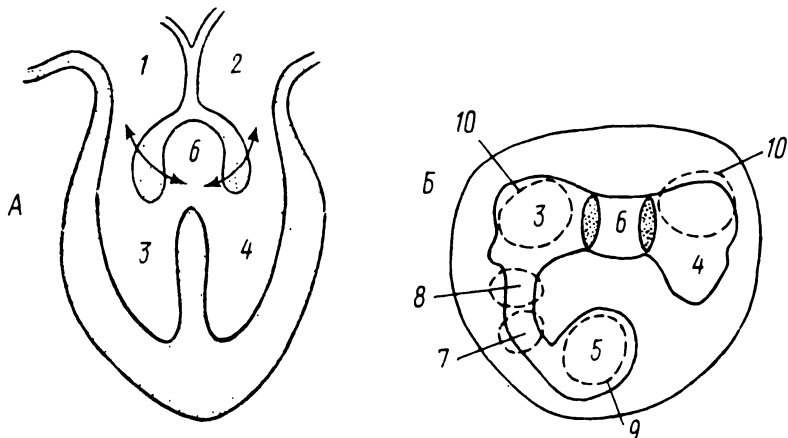


Рис. 87. Строение сердца рептилий. А — общая схема; Б — фронтальный разрез:

1— правое предсердие, 2— левое предсердие, 3— венозная камера, 4— артериальная камера, 5— легочная камера, 6— межжелудочковый канал, 7— левая дуга аорты, 8— правая дуга аорты, 9— легочная артерия, 10— атриовентрикулярные отверстия

редуцирован<sup>1</sup> Это приводит к тому, что главные артериальные стволы отходят от желудочка не общим руслом, а самостоятельно. При этом системные дуги аорты начинаются в дорзолатеральных камерах таким образом, что правая дуга аорты расположена левее, чем левая: возникает характерный для рептилий перекрест дуг аорты. Легочная артерия начинается от вентральной (легочной) камеры желудочка, в которой скапливается венозная кровь из правого предсердия (рис. 87). Такая топография ведет к высокой степени дифференциации крови в сосудах большого и малого кругов кровообращения. Схема этого процесса выглядит следующим образом. При сокращении предсердий атриовентрикулярные клапаны прилегают к вертикальной перегородке и таким образом отделяют артериальную камеру от объединенных венозной и легочной камер, наполненных венозной кровью. В начале систолы желудочка эта кровь направляется в легочные артерии. В дальнейшем давление в желудочке нарастает, благодаря чему перегородка сдвигается и почти смыкается с вентральной стенкой, практически полностью отключая венозную камеру. Поэтому в норме при воздушном дыхании по дугам аорты идет практически чистая артериальная кровь. Лишь при повышении давления в легких (например, при нырянии) кровь частично смешивается, особенно в левой дуге аорты.

У крокодилов желудочек поделен на полностью изолированные левую (артериальную) и правую (венозную) камеры, от которых самостоятельно отходят правая и левая дуги аорты. По выходе из

<sup>1</sup> Рудименты артериального конуса известны у одного из древнейших нынеживущих пресмыкающихся — гаттерии, а также у отдельных видов черепах и ящериц.

желудочка соприкасающиеся основания дуг аорты соединены отверстием (панициево отверстие), через которое артериальная кровь из правой дуги частично переходит в левую; полагают, что венозная кровь из правого желудочка полностью сбрасывается в легочную артерию и в соответствующую дугу аорты не поступает.

Пройдя через систему капилляров в тканях, кровь собирается в венозное русло. Принципиальная схема венозной системы не отличается от таковой земноводных, за исключением отсутствия несущих артериальную кровь кожных вен. Из наиболее крупных венозных стволов — полых вен (непарная задняя и парные передние) — кровь поступает в правое предсердие.

Легочная артерия содержит практически чисто венозную кровь, которая поступает в систему легочных капилляров, и после газообмена по легочной вене артериальная кровь возвращается в сердце (левое предсердие).

В целом, несмотря на отсутствие полной изоляции отделов желудочка, кровь по основным артериальным стволам распределяется достаточно эффективно: показано, например, что даже у гаттерии, отличающейся довольно слабым развитием внутрижелудочковых перегородок, более 90% венозной крови поступает из желудочка в легочную артерию; различия же в распределении крови между головой (снабжается от правой дуги аорты через сонные артерии) и туловищем невелики (опыты с радиоактивным мечением).

По современным представлениям, сохранение рептилиями двух дуг аорты объясняется не только их относительной примитивностью, но и тем, что такая структура экологически оправдана в некоторых ситуациях. Показано, в частности, что у ныряющих форм (водные черепахи, игуаны, аллигаторы) по истощении запаса кислорода в легких возникает шунт в сердце с подачей крови справа налево в системные артерии, причем левая дуга аорты представляет собой необходимый компонент такого шунтирования.

Более совершенное, нежели у земноводных, разделение потоков артериальной и венозной крови представляет собой один из важнейших факторов повышения уровня метаболизма, который у пресмыкающихся в среднем в 5—10 раз выше, чем у амфибий.

У птиц и млекопитающих желудочек полностью разделяется вертикальной перегородкой на две части (правый и левый желудочки сердца). Каждый из желудочков сообщается с соответствующим предсердием. Такое строение сердца обеспечивает полное разделение артериальной и венозной крови как в самом сердце, так и в системе сосудов большого и малого кругов кровообращения. Последнее связано с редукцией одной из дуг аорты: и у птиц и у млекопитающих сохраняется лишь одна дуга аорты, причем именно та, которая начинается в левом (артериальном) желудочке. По выходе из сердца дуга аорты у птиц поворачивает направо, а у млекопитающих —

налево. Иными словами, у птиц сохраняется правая дуга аорты (которая у высших рептилий при всех условиях несет практически чистую артериальную кровь), а у млекопитающих — левая, что свидетельствует о происхождении их от форм, у которых еще не произошел перекрест дуг аорты. В обоих классах легочная артерия отходит от правого (венозного) желудочка.

По вопросу о гомологии межжелудочковой перегородки у птиц и млекопитающих и аналогичных структур у рептилий полного единства мнений нет. Есть предположение, что вертикальная межжелудочковая септа крокодилов и птиц развивалась на основе горизонтальной септы низших рептилий, дополненной новообразующимися структурами. Не исключено, что и у млекопитающих перегородка между желудочками развивалась подобным же образом. Но прямых доказательств такого пути разделения желудочка высших амниот нет. Вопрос этот требует дополнительных исследований.

Полное разделение сердца на артериальную и венозную половины привело к тому, что все органы и ткани снабжаются чистой артериальной кровью. Это обеспечивает возможность поддержания высокого уровня метаболизма и повышения многообразия форм активности. Уровень метаболизма у птиц и млекопитающих в среднем в 20 раз выше, чем у соразмерных групп современных рептилий. Помимо расширения экологических возможностей, высокий уровень энергетического метаболизма способствовал также увеличению эндогенного теплообразования в организме. Уровень энергетического метаболизма у птиц в зависимости от размеров тела выражается формулой  $M = 129 W^{0,724}$  (воробьиные) или  $M = 78,3 W^{0,723}$  (все остальные птицы), где  $M$  — метаболизм (ккал/сут), а  $W$  — масса тела (г). Для млекопитающих в среднем соответствующая формула  $M = 70,5 W^{0,734}$ . Высокий уровень теплопродукции оказался одним из важнейших факторов возникновения у птиц и млекопитающих *гомойотермии* — способности к поддержанию постоянной высокой температуры тела. Ниже этот вопрос будет рассмотрен подробнее.

Пищеварительная система. Питание — основа энергетического и пластического метаболизма. Поэтому активизация питания, повышение эффективности усвоения пищи представляют главную линию прогрессивной эволюции всех животных, в том числе и позвоночных. Решающее значение функции питания определило собой то обстоятельство, что в эволюции животных биохимические принципы процесса пищеварения сложились очень рано; набор пищеварительных ферментов, их химический состав, специфичность действия характеризуются большим сходством в различных таксонах животного мира.

В ходе эволюции позвоночных животных морфологические принципы повышения эффективности пищеварения основывались, во-первых, на морфофункциональной дифференциации первичной

пищеварительной трубки и, во-вторых, на увеличении поверхности соприкосновения кишечного эпителия с пищевой массой, что, в частности, интенсифицирует процесс всасывания и соответственно степень усвоения содержащихся в пище питательных веществ.

Для позвоночных характерны свои особенности строения и функции пищеварительной системы. У большинства беспозвоночных процесс собственно пищеварения, т. е. ферментативного расщепления сложных молекул пищевых веществ на простые составляющие, которые могут проникнуть через стенку кишечника и попасть в кровяное русло, осуществляется лишь в определенном участке пищеварительного тракта. Здесь на пищу действует сразу весь комплекс ферментов и здесь же в большинстве случаев происходит и всасывание. Остальная часть кишечной трубки выполняет чисто транспортную функцию.

Позвоночные животные отличаются сочетанием морфологической и функциональной дифференциации пищеварительного тракта. Пищеварительная система этих животных представляет собой своего рода морфофункциональный «конвейер», на протяжении которого в разных морфологически обособленных отделах осуществляются последовательные этапы пищеварения от заглатывания пищи до всасывания питательных веществ и выведения непереваренных остатков.

«Конвейер» этот начинается в ротовой полости. Ротовой аппарат, устройство которого рассмотрено выше, у большинства позвоночных обладает структурами типа роговых зубчиков (круглоротые), зубов, небных валиков и т. п., помогающими захватывать пищу, а в отдельных случаях — отчленять куски от крупной добычи или даже измельчать поступившую в рот пищу. Последняя функция — механическая обработка пищи во рту — наиболее развита у млекопитающих. Для этих животных характерно укрепление зубов в толще костей челюсти (как верхней, так и нижней) с помощью образования корневых частей зуба и соответствующих им углублений в костях — альвеол. Таким образом, млекопитающие обладают альвеолярной зубной системой. Не менее характерна для этого класса гетеродонтиность («разнозубость»): отдельные группы зубов отличаются друг от друга формой и функцией. Различают следующие основные группы зубов (рис. 88): *резцы* — простые одновершинные зубы, расположенные на межчелюстных костях<sup>1</sup> и предназначенные преимущественно для удержания пищи; *клыки* — часто довольно крупные остроконические одновершинные зубы, располагающиеся в области границы межчелюстной и верхнечелюстной костей и приспособленные для удержания или умерщвления добычи; *коренные*

<sup>1</sup> Имеется в виду верхняя челюсть. В нижней челюсти все зубы расположены на единственной зубной кости.

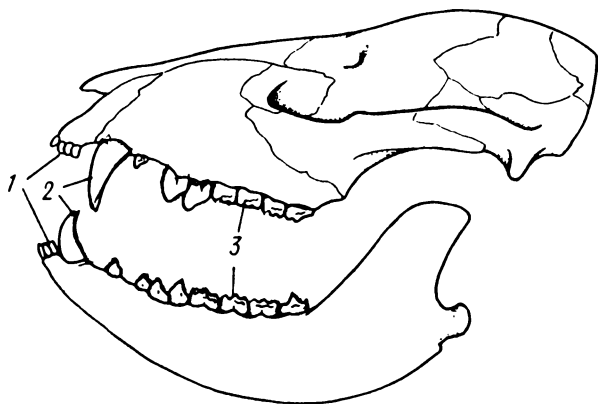


Рис. 88. Схема зубной системы млекопитающих:

1—резцы, 2—клыки, 3—коренные зубы

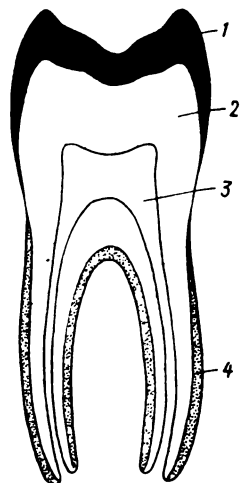


Рис. 89. Схема строения зуба млекопитающих:

1—эмаль, 2—дентин, 3—пульпа, 4—цемент

зубы, расположенные на верхнечелюстной кости и обычно имеющие сложное строение с несколькими корнями и вершинами и сложной скульптурой наружной (жевательной) поверхности. Коренные зубы часто подразделяют на ложнокоренные (или *предкоренные*) — это зубы, сменяющиеся в течение жизни (смена «молочных» и постоянных зубов), и собственно коренные, лежащие позади них и не сменяющиеся в течение жизни.

Зубы млекопитающих хорошо приспособлены к механической обработке пищи во рту. Основная часть зуба выполнена из дентина — относительно мягкого материала, подобного кости, а их наружная часть покрыта, как чехлом, слоем зубной эмали — вещества очень плотного и прочного (рис. 89). Такое строение определяет возможность измельчения даже очень твердой пищи.

Дифференцировка зубной системы не ограничивается формированием резцов, клыков и коренных зубов. В разных группах млекопитающих в зависимости от типа питания и механических свойств пищи меняется набор зубов, их число и внешнее строение (рис. 90). Так, хищники имеют относительно мелкие резцы, крупные и острые клыки; коренные зубы у них многовершинные и отличаются острыми режущими бугорками. У вторичноводных, питающихся рыбой дельфинов все зубы однообразно конические, похожие на зубы рыб, и выполняют те же функции удержания скользкой бьющейся добычи, которая проглатывается целиком. У копытных животных



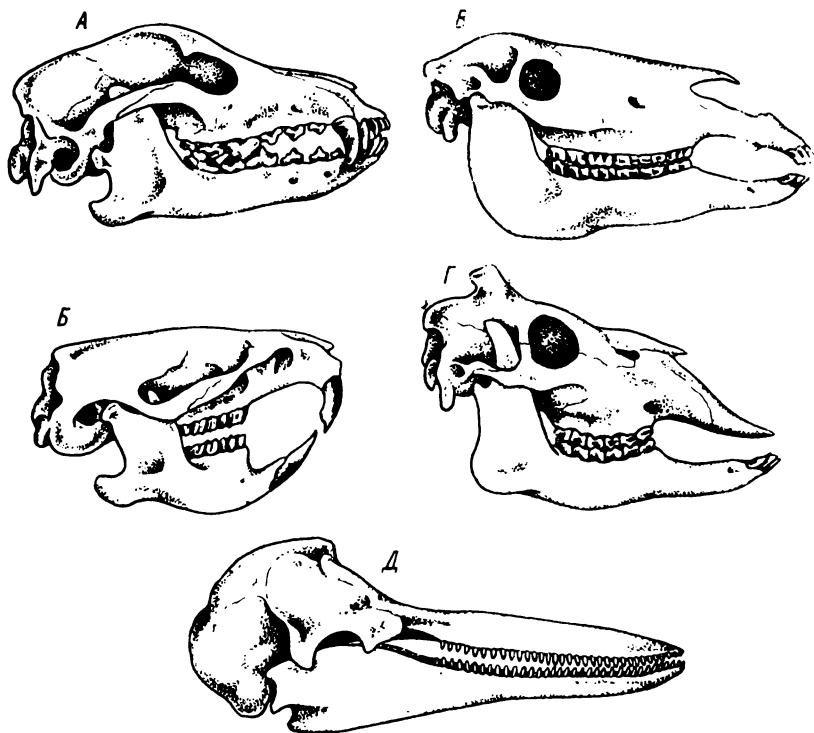


Рис. 90. Различные типы зубных систем млекопитающих. А — хищник; Б — грызун; В — непарнокопытное; Г — парнокопытное; Д — дельфин

клыки, как правило, редуцированы, зато коренные зубы очень крупные, имеют складчатую жевательную поверхность, позволяющую перетирать грубые части твердой растительной пищи. Такого же типа коренные зубы характерны и для грызунов, также питающихся грубой растительной пищей; у ряда видов эти зубы не имеют корней и растут в течение всей жизни, что компенсирует стирание жевательной поверхности. Грызунам свойственно также отсутствие клыков и своеобразное строение резцов. Эти зубы покрыты эмалью лишь по передней поверхности, что определяет их «самозатачиваемость»: при постоянном грызении задняя поверхность резца стачивается сильнее, чем покрытая эмалью передняя, благодаря этому зуб все время имеет острую режущую поверхность. Резцы тоже лишены корней и растут непрерывно.

Пережевывание пищи требует времени. Поскольку в ротовой полости совмещаются функции проведения пищи и движения воздуха от внутренних ноздрей (*хоаны*) к гортани, заполняющая рот пища могла бы препятствовать дыханию. Это противоречие снимается

формированием вторичного костного нёба, прикрывающего хоаны и образующего полость, составляющую часть дыхательного пути<sup>1</sup>.

Эпителий ротовой полости содержит железы, секрет которых служит главным образом для увлажнения пищи. Некоторые из них могут приобретать специализированные функции (например, ядовитые железы). Собственно пищеварительная функция во рту отсутствует; исключения составляют млекопитающие, у которых в секрете слюнных желез содержится фермент амилаза, гидролизующий сложные молекулы крахмала.

Область глотки у амниот ограничена гортанью. Свойственный еще водным позвоночным перекрест дыхательного и пищеварительного путей в этой области регулируется тем, что в момент глотания гортанная щель рефлекторно прикрывается мягким нёбом, что препятствует попаданию пищи в дыхательные пути. О функции твердого нёба уже сказано.

Кишечная трубка не дифференцирована на отделы только у круглоротых, у которых прямая, не образующая изгибов кишка оканчивается анальным отверстием. Некоторое увеличение всасывающей поверхности достигается с помощью «спирального клапана», имеющего вид продольной складки эпителия, свешивающейся в просвет кишки с ее спинной поверхности. Уже у круглоротых из кишечных энтодермальных закладок формируется печень. У челюстноротых таким же путем образуется поджелудочная железа.

Для всех остальных классов характерны дифференциация пищеварительного тракта и увеличение общей внутренней поверхности кишечника. У высших наземных позвоночных это достигается увеличением длины кишечника, что сопровождается образованием петель. Дифференцированная кишечная трубка начинается пищеводом. Это чисто транспортная часть пищеварительного тракта; ферментативной обработки пищи здесь не происходит. Лишь у некоторых видов птиц расширение пищевода — *зоб* — представляет собой не только место временного «запасания» пищи, но и орган продуцирования особого субстрата — «птичьего молочка», которым птицы выкармливают птенцов (голуби и некоторые другие).

Из пищевода пища попадает в желудок. Здесь уже начинаются интенсивные процессы пищеварения, в частности первичное расщепление молекул белков с помощью фермента *пепсина*. Пепсин относится к классу *эндопептидаз* — ферментов, гидролизующих пептидные связи внутри молекулы белка. Он отличается специфическим воздействием на строго определенный тип таких связей и активен в кислой среде. Железы желудка по их

<sup>1</sup> У крокодилов, ротовая полость которых в течение длительного времени может быть заполнена водой, также формируется вторичное костное нёбо.

расположению делят на донные, пилорические (расположены ближе к началу кишечника) и кардиальные, сконцентрированные в области впадения в желудок пищевода. Первые две группы желез продуцируют пепсин (точнее, его профермент пепсиноген) и соляную кислоту, создающую кислую реакцию содержимого желудка; кардиальные железы выделяют щелочный секрет. В соответствии с разнообразием типов питания конкретная форма желудка, его внутреннее строение, соотношение желез разных типов довольно широко варьируют у разных видов и групп животных (вспомним, например, сложный желудок жвачных копытных).

Специфично строение желудка птиц. Этот класс, как и млекопитающие, эволюционировал по пути резкого повышения энергетики организма и различных форм активности. При этом механическое измельчение пищи представляет важную биологическую задачу. В то же время решение ее путем пережевывания пищи для птиц оказалось невозможным: в соответствии с аэродинамическими требованиями в эволюции птиц редуцировалась зубная система. «Компенсаторное» решение этой проблемы было найдено в усложнении строения желудка, подразделении его на два отдела: железистый, морфологически и функционально соответствующий желудку всех остальных животных, и мускульный, в полости которого измельчается пища, уже пропитанная пищеварительным соком в железистом желудке.

Однако и у птиц в зависимости от типа питания форма и строение желудка могут достаточно широко варьировать. В частности, мощное развитие мускульного желудка свойственно только видам, питающимся твердой пищей (например, зерноядные птицы). У видов, потребляющих более мягкий корм, эта часть желудка имеет менее выраженный характер (рис. 91).

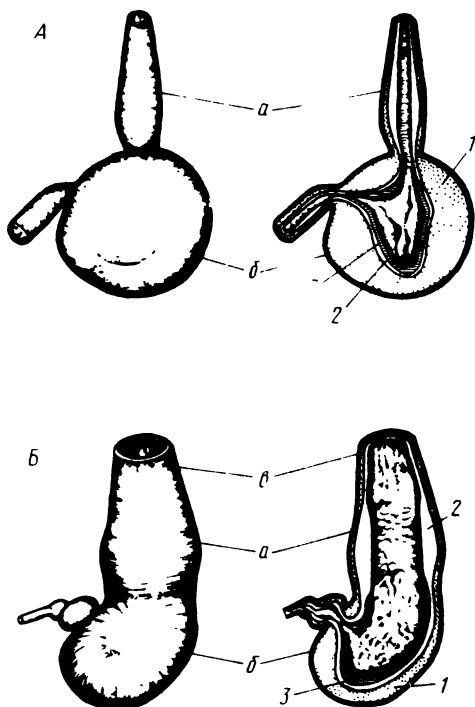


Рис. 91. Различные типы строения желудка птиц.  
А — щегол; Б — цапля:

а — железистый желудок, б — мускульный желудок, в —  
пищевод; 1 — мускульный слой, 2 — железистый слой, 3 —  
кутикула

Из желудка пища попадает в кишечник. Его первый отдел — двенадцатиперстная кишка, представляющая собой начальный отдел тонкого кишечника. Морфологически границы этой части пищеварительного тракта определяются, с одной стороны, местом отхождения его от желудка, а с другой — местом первого изгиба кишечника. Функционально двенадцатиперстная кишка представляет, как и желудок, пищеварительный отдел и связана в этой функции с печенью и поджелудочной железой. В двенадцатиперстной кишке продолжается переваривание белков (но уже в слабощелочной среде) с помощью ферментов *трипсина* и *химотрипсина*. Оба эти фермента, как и пепсин, относятся к эндопептидазам, но отличаются от него специфичностью действия на определенные пептидные связи. Вырабатываются они в поджелудочной железе. Кроме того, в поджелудочной железе выделяется фермент *карбоксипептидаза*, который относится к *экзопептидазам* и отщепляет крайние в цепочке белковой молекулы аминокислоты со свободной карбоксильной группой.

Помимо белков в двенадцатиперстной кишке происходит гидролиз жиров и углеводов. Молекулы жиров действием фермента *липазы* расщепляются на глицерин и жирные кислоты. Фермент этот вырабатывается в поджелудочной железе. Поскольку жиры нерастворимы в воде, очень важной при их переваривании оказывается функция желчных кислот и их солей, действующих как эмульгаторы, превращающие жиры в тонкодисперсную систему, увеличивая таким образом поверхность, на которую воздействует фермент. Желчь вырабатывается в печени и поступает в двенадцатиперстную кишку по специальным желчным протокам.

Простые углеводы (моносахариды) всасываются не расщепляясь. Сложные углеводы подвергаются действию группы специальных ферментов. В двенадцатиперстной кишке, в частности, происходит гидролиз крахмала с помощью фермента *амилазы*. Она продуцируется поджелудочной железой, а у млекопитающих — также и слюнными железами. Другой углевод — гликоген («животный крахмал») — переваривается с помощью фермента *гликогеназы* (гликоамилазы). Расщепление идет до образования дисахаридов.

Сложнее переваривается клетчатка — полимерный углевод, входящий в состав оболочек растительных клеток. В организме позвоночных не вырабатываются ферменты, способные расщеплять молекулы клетчатки. Этот процесс осуществляется под действием ферментов, продуцируемых симбиотическими бактериями и простейшими кишечного тракта. Продукты бактериального сбраживания — летучие жирные кислоты — всасываются на месте высвобождения

(желудок, слепые кишки), а оставшаяся часть растительной массы следует обычным путем.

В тонком кишечнике, особенно в его передней части, происходит дальнейшее переваривание белков, жиров и углеводов отчасти с помощью ферментов, попавших сюда вместе с пищей из двенадцатиперстной кишки, а отчасти с участием ферментов, вырабатываемых железами слизистой оболочки этой части пищеварительного тракта. В частности, здесь выделяется *аминопептидаза*, способствующая отщеплению краевых аминокислот со свободной аминогруппой. Здесь же вырабатываются *дипептидазы*, катализирующие разрушение пептидных связей остатков белковой молекулы, состоящих всего из двух аминокислот. Таким образом завершается расщепление молекул белков до отдельных аминокислот, которые и всасываются здесь же, в тонком кишечнике. Кроме того, в тонкой кишке заканчивается переваривание углеводов с помощью ферментов, расщепляющих дисахариды до моносахаридов. Здесь же всасываются все конечные продукты пищеварения.

В толстом кишечнике идет интенсивный процесс всасывания воды из состава химуса. Кроме того, у ряда видов растительноядных животных в толстом кишечнике, особенно в полости его слепых выростов (их может быть один или два), переваривается клетчатка с участием ферментов (целлюлаза, целлобиаза), выделяемых симбиотическими бактериями и простейшими. При этом млекопитающим, у которых сбраживание идет не в желудке, а в слепой кишке, нередко свойственна *копрофагия* — поедание помета, содержащего вещества, которые еще могут быть усвоены (в том числе и масса бактерий, которые служат дополнительным источником белка). Повторно прошедший через кишечник «вторичный помет», из которого извлечены доступные для усвоения вещества, выводится из организма. Это явление свойственно, в частности, зайцеобразным и многим грызунам, которые поедают от 50 до 90% первичного помета.

Конечный отдел кишечника — **п р я м а я к и ш к а**. Здесь непереваренные остатки пищи подвергаются дальнейшему обезвоживанию и формируют фекальные массы, которые выводятся либо непосредственно наружу (млекопитающие), либо через клоаку, куда попадает также моча и выводится вместе с фекалиями (рептилии, птицы).

В зависимости от характера пищи общая длина кишечника и соотношение его отделов могут довольно широко варьировать (рис. 92). Как правило, плотоядные животные имеют более короткий кишечник (особенно, его толстый отдел), а у растительноядных удлиняется толстая кишка, увеличивается размер слепых выростов; у ряда видов развивается сложный, объемистый желудок.

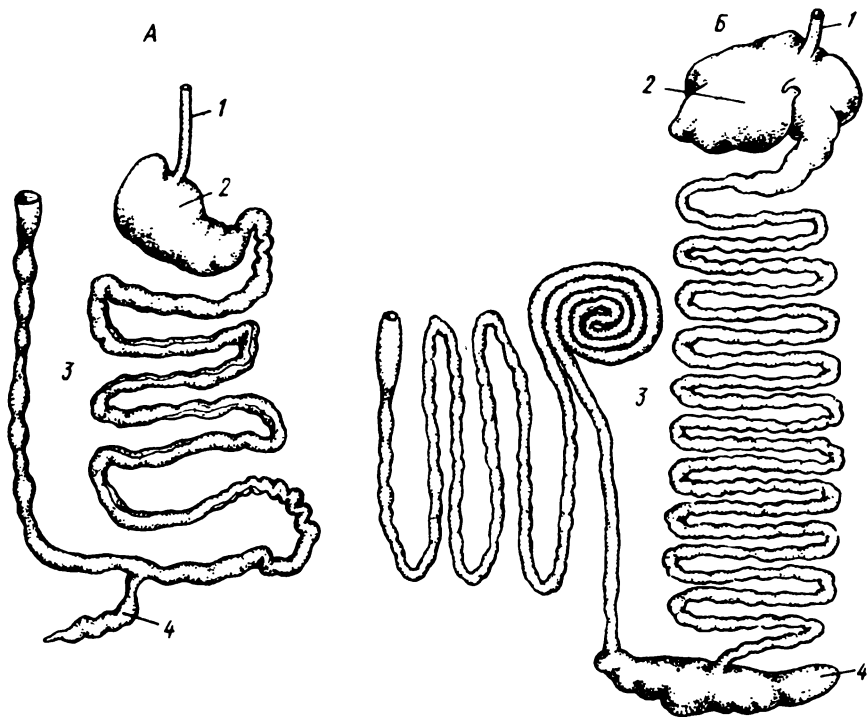


Рис. 92. Схема строения и относительной длины кишечного тракта млекопитающих. А — хищник; Б — жвачное копытное:

1—пищевод, 2—желудок, 3—кишечник, 4—слепой вырост толстой кишки

Комплекс приспособлений, способствующих повышению интенсивности пищеварения, создает энергетическую базу для повышения уровня метаболизма и у высших классов амниот — для появления гомойотермии.

**Центральная нервная система.** На основе нервной трубки у позвоночных животных развиваются два главных отдела центральной нервной системы (ЦНС): спинной и головной мозг.

**Спинной мозг** (рис. 93) сохраняет трубчатую форму с полостью внутри, заполненной спинномозговой жидкостью. По составу она сходна с лимфой и секретируется в системе капилляров в стенках некоторых желудочков головного мозга. В стенках трубки располагается нервная ткань с характерной «бабочкой» серого вещества, включающего тела нервных клеток. Окружающее белое вещество состоит из отростков этих клеток. Отходящие от спинного мозга корешки спинномозговых нервов придают ему метамерный характер, соответствующий расположению позвонков. Брюшные

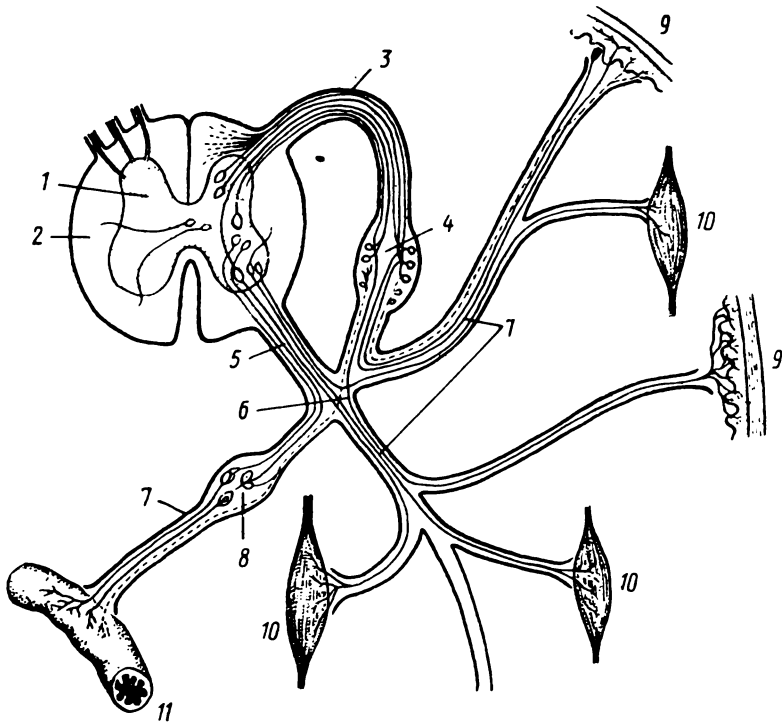


Рис. 93. Схема строения спинного мозга (поперечный разрез):

1— серое вещество, 2— белое вещество, 3— спинной корешок, 4— спинальный сенсорный ганглий, 5— брюшной корешок, 6— спинномозговой нерв, 7— его ветви (спинная, брюшная и идущая к внутренним органам), 8— симпатический ганглий, 9— кожа, 10— мускулатура, 11— кишечник

корешки содержат двигательные волокна, составленные аксонами нервных клеток, сконцентрированных в вентральной части серого вещества. Эти волокна иннервируют поперечнополосатую мускулатуру. Кроме того, в состав брюшных корешков входят отростки нейронов, расположенных в брюшных рогах серого вещества. Эти волокна через синапс со вторичными нейронами, расположенными в симпатических ганглиях (см. ниже), иннервируют железы и мускулатуру внутренних органов.

Спинные корешки содержат чувствующие волокна, по которым информация передается от рецепторов кожи, суставов и внутренних органов. Эти чувствительные волокна вне мозга образуют чувствительные ганглии и оканчиваются в спинных рогах серого вещества.

По выходе за пределы спинного мозга спинные и брюшные корешки объединяются в единые *спинномозговые нервы* — парные

метамерные нервные пути, передающие нервные возбуждения от рецепторов к спинному мозгу (афферентный путь) и от спинного мозга к рабочим органам (эфферентный путь). На уровне серого вещества спинного мозга полученная по афферентным путям информация преобразуется в ответную реакцию на нее, т. е. осуществляется рефлекторная спинномозговая реакция.

Часть волокон спинномозговых нервов непосредственно связывает ЦНС с рабочими органами. Таковы, например, уже рассмотренные двигательные волокна, иннервирующие поперечнополосатую мускулатуру. Часть же волокон первичных спинномозговых нейронов связывается с органами через вторичные нейроны *автономной нервной системы*. Синапс отростков первичных и вторичных нейронов происходит в ганглиях автономной (вегетативной) нервной системы, которая подразделяется на *симпатическую* и *парасимпатическую*. Ганглии симпатической нервной системы располагаются вблизи спинного мозга в области туловища. Сумма этих ганглиев составляет пограничный симпатический ствол, закладывающийся в онтогенезе из первичной нервной пластинки. Кроме того, имеются отдельные симпатические ганглии, расположенные вне этого ствола. Аксоны вторичных нейронов иннервируют гладкую мускулатуру, железы стенок кишечника и стенки кровеносных сосудов (рис. 94).

Ганглии парасимпатической нервной системы находятся в стенках внутренних органов или рядом с ними (рис. 94). Здесь эфферентные аксоны автономной нервной системы образуют синапсы с вторичными нейронами, которые иннервируют гладкие мышцы или железы. Имеются два скопления парасимпатических нервов: одно из них связано с черепными нервами среднего и продолговатого мозга, а другое — со спинномозговыми нервами крестцовой области.

Симпатическая и парасимпатическая нервные системы функционально антагонистичны. Как общее правило, симпатическая система обеспечивает подготовку органов к повышенной деятельности, а парасимпатическая — их спокойное состояние. В гладкой мускулатуре, сердце, железах сосредоточены окончания и тех и других нервов; в результате их взаимодействия осуществляется тонкая регуляция деятельности отдельных внутренних органов.

Головной мозг развивается из переднего отдела нервной трубки в той ее части, которая оказывается внутри черепа. В онтогенезе эта часть нервной трубки дает вначале три расширения (*мозговые пузыри*): передний, средний и задний. В дальнейшем задний мозговой пузырь образует вырост, нависающий над его передней частью и над задней частью среднего, а передний мозговой пузырь подразделяется на два, из которых лежащий впереди



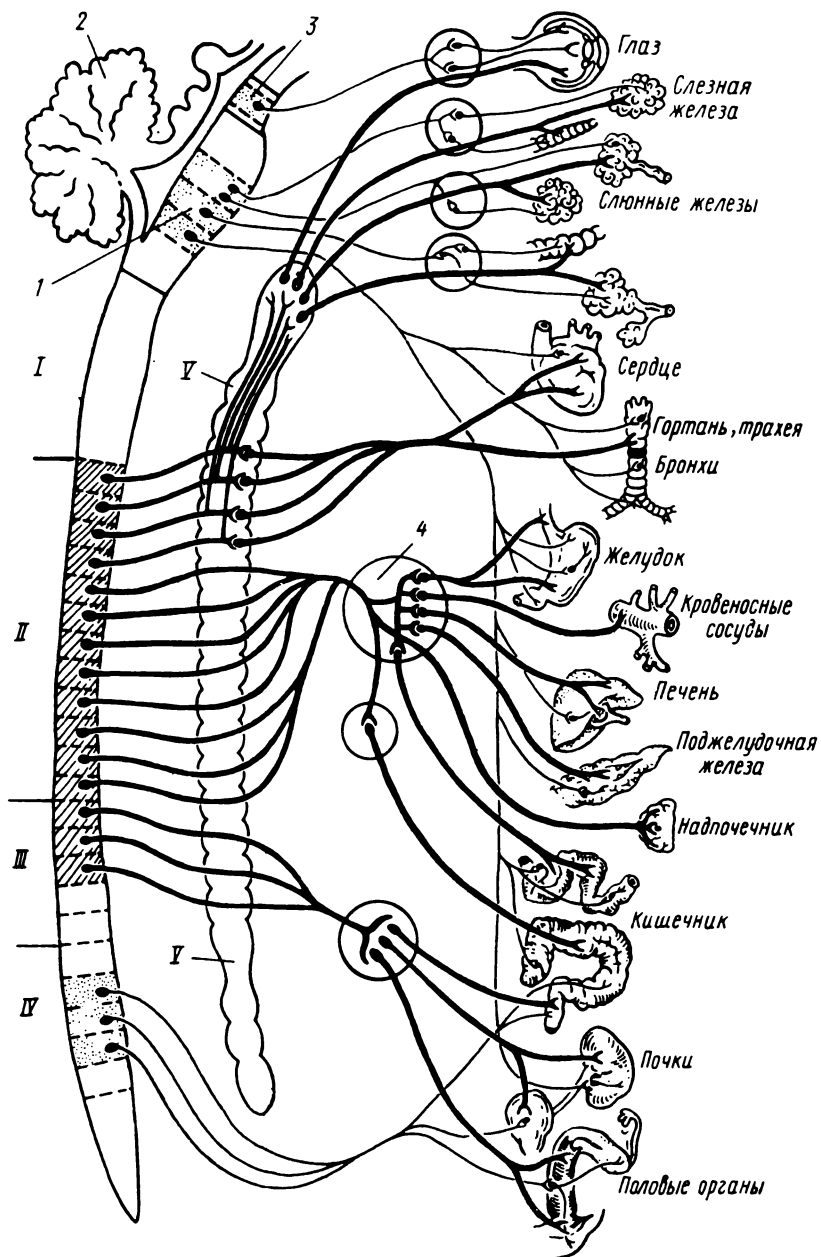


Рис. 94. Схема связей ЦНС и автономной нервной системы. I — шейный, II — грудной, III — поясничный, IV — крестцовый отделы спинного мозга; V — пограничный симпатический ствол:

1 — продолговатый мозг, 2 — мозжечок, 3 — средний мозг, 4 — «солнечное сплетение»; толстыми линиями показаны парасимпатические нервы, тонкими — симпатические нервы, в кружках — ганглии автономной нервной системы

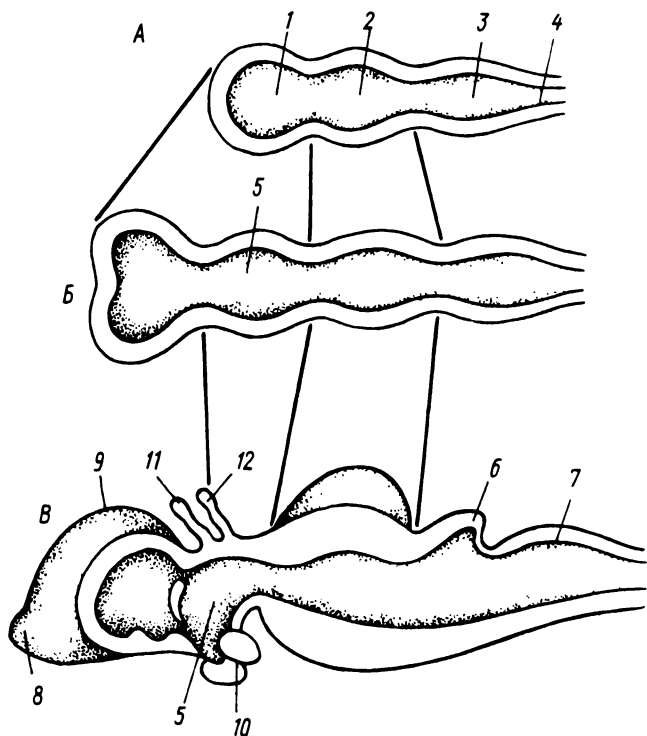


Рис. 95. Схема формирования отделов головного мозга. А — стадия трех мозговых пузырей; Б — стадия пяти мозговых пузырей; В — сформировавшийся мозг:

1— передний мозговой пузырь, 2— средний мозговой пузырь, 3— задний мозговой пузырь, 4— спинной мозг, 5— промежуточный мозг, 6— мозжечок, 7— продолговатый мозг, 8— обонятельные доли, 9— полушария, 10— гипофиз, 11— париетальный орган, 12— эпифиз

продольной бороздой делится на правую и левую части (рис. 95). Так формируются основные отделы головного мозга: полушария переднего мозга, полость которых обозначается как I и II желудочки мозга<sup>1</sup>, промежуточный мозг (III желудочек), средний мозг (Сильвиев водопровод), мозжечок (или задний мозг) и продолговатый мозг (IV желудочек). Как и от спинного, от головного мозга отходят несколько (у высших позвоночных — 12) пар нервов, которые называются черепными.

*Продолговатый мозг* — продолжение спинного — сходен с ним по строению, т. е. представлен почти прямой трубкой с полостью внутри. Отличие состоит лишь в увеличении толщины стенок и размера полости IV желудочка. Сходным образом от стенок продолговатого

<sup>1</sup> Желудочки мозга соответствуют спинномозговому каналу.

мозга отходят парные нервы, метамерно иннервирующие область глотки (или, у высших позвоночных, ее производных). В частности, *тройничный нерв* (V пара черепных нервов) — это нерв челюстной дуги; у наземных позвоночных он иннервирует челюсти и жевательные мышцы. *Лицевой нерв* (VII пара) обслуживает подъязычную дугу (у наземных — лицевую мускулатуру). *Языкоглоточный* (IX) нерв снабжает область первой жаберной дуги; у высших позвоночных он иннервирует некоторые мышцы нёба и глотки. Наконец, *блуждающий нерв* (X) у водных позвоночных обеспечивает иннервацию остальных жаберных дуг (у наземных — гортань, глотку, трахею — вместе с *добавочным* XI нервом), а также дает крупную ветвь, иннервирующую внутренние органы в составе парасимпатической части автономной нервной системы.

У высших позвоночных в состав черепных нервов, связанных с продолговатым мозгом, входят также добавочный (о нем уже сказано) и *подъязычный* (XII) нерв; по происхождению это корешок спинномозгового нерва, снабжающий мускулатуру языка и некоторые мышцы шеи. Кроме того, от продолговатого мозга отходит чисто двигательный *отводящий нерв* (VI), входящий в комплекс нервов, снабжающих мышцы глаза.

Функционально продолговатый мозг, так же как и спинной, регулирует вегетативные (непроизвольные) функции организма, такие, как дыхание, вазомоторные реакции, поддержание тонуса мускулатуры и пр. Здесь же формируются простейшие реакции на изменение теплового состояния организма и некоторые другие.

*Мозжечок* обособляется от стенок продолговатого мозга и соответственно выполняет сходные функции. Его нейроны концентрируются в поверхностном слое (кора) и в первую очередь регулируют поддержание позы и антигравитационные реакции через изменение тонуса отдельных мышц и их групп. Поэтому мозжечок часто называют *органом равновесия*.

*Средний мозг* у низших позвоночных служит важным интегративным центром. Однако в процессе эволюции функции высших интегрирующих и регуляторных реакций переходят к полушариям переднего мозга, и у высших позвоночных средний мозг представляет собой важный центр обработки зрительной информации. В сером веществе, образующем *зрительные доли*, оканчиваются волокна зрительного тракта (см. ниже). От среднего мозга отходят нервы, обслуживающие мышцы глаза: *глазодвигательный* (III) и *блоковый* (IV); уже упоминалось, что отводящий (VI) нерв, также иннервирующий глазные мышцы, ответвляется от продолговатого мозга. Эти нервы несут только двигательные волокна и гомологичны брюшным корешкам спинномозговых нервов.

*Промежуточный мозг*, несмотря на свои малые размеры, выполняет очень важные функции. В его спинной части располагается область *таламуса* (зрительные бугры). Боковые выросты стенок промежуточного мозга формируют *зрительные нервы* (II пара), а точнее — зрительные тракты, образующие в конце сетчатку глаза. Соответственно зрительные нервы состоят только из чувствующих волокон и не гомологичны спинномозговым нервам. В области таламуса у высших позвоночных находятся важные сенсорные ядра, которые связаны с интегрирующими структурами переднего мозга (у млекопитающих — с корой его). Связь с передним мозгом характерна и для других позвоночных. Таким образом, эта часть промежуточного мозга определяет формирование интегрированных нервных реакций на сенсорную информацию.

В нижней части промежуточного мозга располагается так называемый *гипоталамус*, выполняющий важную функцию связи двух главных регуляторных систем организма: нервной и эндокринной. Именно здесь регулируются такие функции, как питание («центры сытости и голода»), водный обмен, осморегуляция, терморегуляция и др.

В основе контроля всех этих функций лежит деятельность групп (ядер) нейросекреторных клеток, которые в ответ на различную информацию секретируют особые вещества — нейросекреты (или нейрогормоны). Дальнейшее участие нейросекретов в регуляции функций организма в значительной степени зависит от формы связей гипоталамуса с центральной железой внутренней секреции — гипофизом (рис. 96).

*Гипофиз* представляет собой сложную железу. Его задняя доля — *нейрогипофиз* — формируется как часть промежуточного мозга и представлена нервной тканью. Нейросекреты поступают сюда из гипоталамуса по аксонам нейросекреторных клеток. В нейрогипофизе эти вещества поступают в кровяное русло и с током крови уже в качестве гормонов доставляются к органам-мишеням. Так, в частности, осуществляется регуляция водного обмена с участием антидиуретического гормона, регулирующего реабсорбцию воды в почках — процесс, который был рассмотрен в предыдущих главах.

Передняя доля гипофиза — *аденогипофиз* — закладывается в спинной части кишечной трубки, не содержит нервной ткани, но состоит из большого числа железистых клеток, вырабатывающих различные гормоны. Эта доля гипофиза связана с гипоталамусом с помощью особой системы кровеносных сосудов (воротная система гипоталамуса). Нейросекреты, вырабатываемые в клетках гипоталамуса под воздействием различного рода сенсорной информации, попадают в эти сосуды и по ним доставляются в аденогипофиз. Здесь

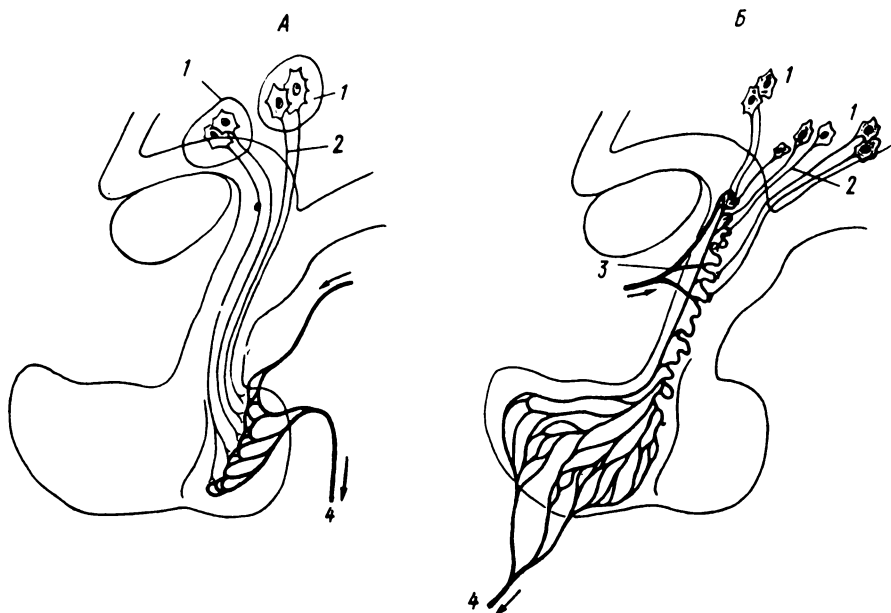


Рис. 96. Схема связей гипоталамуса с гипофизом. А — связь с нейрогипофизом; Б — связь с аденогипофизом:

1 — нейросекреторные ядра, 2 — аксоны нейросекреторных клеток, 3 — сосуды воротной системы, 4 — выносящие сосуды кровеносной системы

нейросекреты специфическим образом стимулируют секреторные клетки гипофиза на выработку и выделение определенных гормонов, которые попадают в кровяное русло. Некоторые из этих гормонов (гормон роста, пролактин<sup>1</sup> и др.) доставляются прямо к органам. Но в большинстве случаев органами-мишенями гипофизарных гормонов оказываются другие железы внутренней секреции (рис. 97), гормоны которых контролируют конкретные физиологические функции. Так, под воздействием тиреотропного гормона гипофиза стимулируется деятельность щитовидной железы, гормон которой — тироксин — регулирует энергетический обмен организма. Продуцируемые под действием определенных нейросекретов гипоталамуса гонадотропные гормоны гипофиза стимулируют функции (в том числе и эндокринную) гонад. Собственные гормоны половых желез определяют отдельные фазы физиологии репродуктивного цикла,

<sup>1</sup> Проллактин у млекопитающих регулирует продукцию молока. У других животных он выполняет иные функции: осморегуляции (рыбы), регуляции роста и дифференцировки (амфибии), родительского поведения (птицы и др.) и т. д.

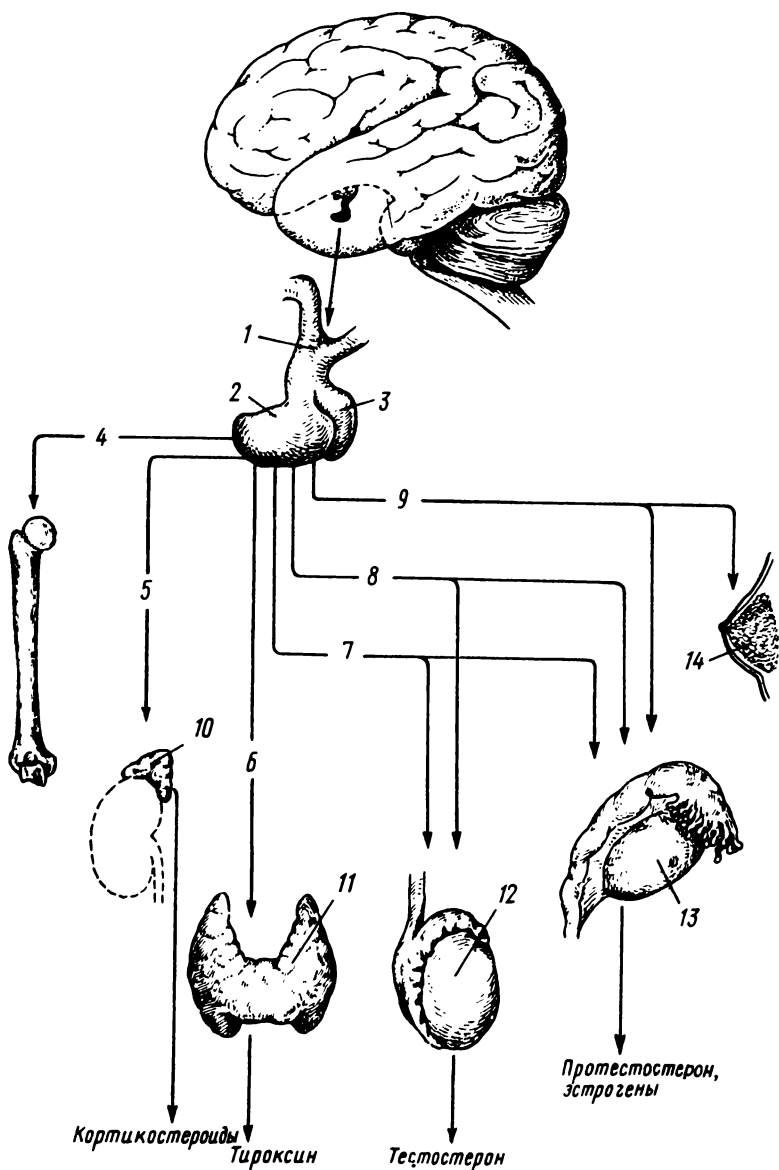


Рис. 97. Схема эндокринной регуляции функций с участием системы гипоталамус — гипофиз:

1— гипоталамус, 2— аденогипофиз, 3— нейрогипофиз, 4— гормон роста, 5— аденокортикотропный гормон, 6— тиреотропный гормон, 7— фолликулостимулирующий гормон, 8— лютеализирующий гормон, 9— пролактин, 10— надпочечник, 11— щитовидная железа, 12— семенник, 13— яичник, 14— молочная железа

половое поведение, развитие вторичных половых признаков. Адренкортикотропный гормон (АКТГ) стимулирует функции коры надпочечников, собственные гормоны которых — кортикостероиды — регулируют минеральный обмен, энергетические процессы и формируют механизмы неспецифической адаптации организма (реакция стресса).

Подобная координация функций, как правило, действует по принципу обратных связей: интенсивная продукция гормонов эндокринных желез вызывает снижение выделения гормонов-стимуляторов и наоборот. Например, под влиянием удлинения фотопериода в гипоталамусе продуцируются нейросекреты, стимулирующие продукцию гипофизом гонадостимулирующих гормонов. Активация гонад приводит к повышению уровня половых гормонов в крови, что в свою очередь снижает продукцию гипофизарных гонадостимулирующих гормонов. Однако если по каким-либо причинам (например, гибель потомства) размножение прекратилось, спад уровня половых гормонов в крови ведет к увеличению выброса гонадостимулирующих гормонов и размножение может возобновиться. Таким образом, на уровне гипоталамуса осуществляется интегрированная координация функций организма в соответствии с внешними условиями и состоянием самого организма.

В крыше промежуточного мозга развиваются два пузырьвидных образования: *париетальный орган* и расположенный позади него *пинеальный орган*. Париетальный орган функционирует как светочувствительная структура у круглоротых, некоторых рыб, земноводных и пресмыкающихся («теменной глаз»). Пинеальный орган у всех позвоночных действует как железа внутренней секреции — *эпифиз*. В частности, у высших позвоночных эта железа имеет значение для регуляции сезонных ритмов размножения в связи с меняющимся фотопериодом.

*Передний мозг* у низших позвоночных представляет собой центр обработки ольфакторной информации. Эта функция сохраняется и у высших классов: от полушарий отходят *обонятельные нервы* (I пара); точнее — это нервные тракты, идущие от обонятельных долей переднего мозга. Они не гомологичны спинномозговым нервам и несут только сенсорную информацию, которая обрабатывается на уровне ольфакторных ядер, расположенных в обонятельных долях мозга.

У низших позвоночных в крыше мозга нервных клеток нет. В выстилке полостей желудочков имеется серое вещество — *эпистриатум*. Уже на уровне рыб в стволовой части полушарий формируются *полосатые тела*, связанные комиссурой (рис. 98). Здесь и в обонятельных долях и концентрируется основная масса серого вещества.

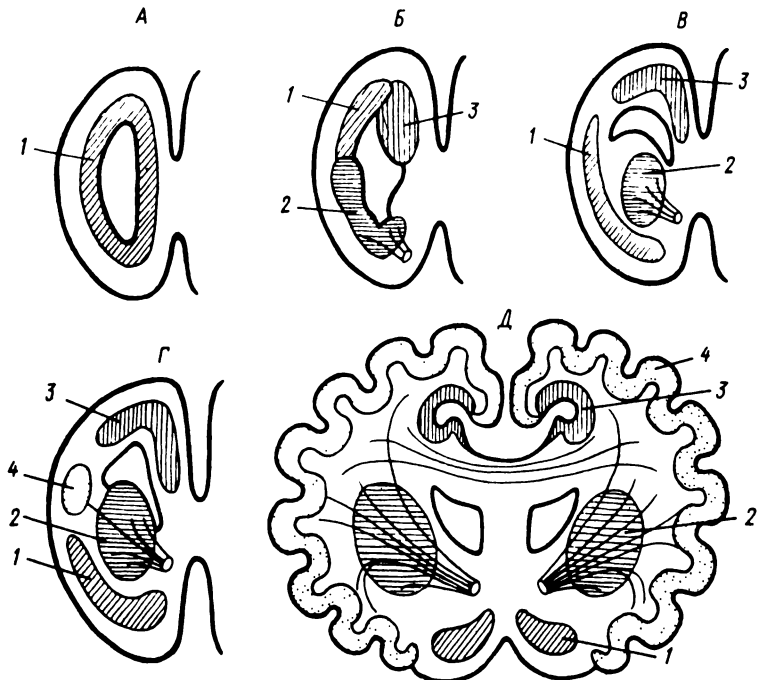


Рис. 98. Схема эволюции переднего мозга позвоночных. А — примитивная стадия (круглоротые); Б — амфибии; В — примитивные рептилии; Г — высшие рептилии; Д — млекопитающие:

1 — палеопаллиум (обонятельные доли), 2 — полосатые тела, 3 — архипаллиум, 4 — неопаллиум

На уровне амфибий часть нервных клеток мантии перемещается к поверхности, располагаясь среди белого вещества: формируется древняя кора — архипаллиум, получающая по таламо-теленцефальным путям комплекс необонятельной информации. У высших позвоночных архипаллиум сохраняется в виде гиппокампа, также имеющего прямые связи с таламическими структурами.

У рептилий наряду с сохранившимся архипаллиумом, представляющим собой высший обонятельный центр, на поверхности мантии формируется зачаток новой коры — неопаллиума. В дальнейшей эволюции у разных классов происходит разделение структур, несущих высшие интеграционные функции. У рептилий и птиц эти функции концентрируются в ядрах полосатых тел. У птиц, в частности, существенного развития достигают базальные ядра, на уровне которых осуществляются ассоциативные реакции. У млекопитающих прогрессивно развивается новая кора, в которой образуется много ядер (скопления нервных клеток), связанных со сложными двигательными актами, и которая принимает на себя функции высшего уровня интегрированных реакций организма на окружающую обстановку. В коре полушарий возникают проекционные поля, в которые поступает



сенсорная информация с различных рецепторов: зрительных (расположены в затылочной области), слуховых (височная часть), соматосенсорных и моторных<sup>1</sup> (ростральная часть). Между проекционными полями возникают скопления нервной ткани — *ассоциативные поля*, которые не получают специфической сенсорной информации, но формируют связи с разными проекционными полями. Благодаря этому создается возможность сложного анализа различной информации, сопоставления ее с предыдущим опытом и формирования интегрированного ответа организма на комплекс внешних и внутренних условий. В высшей форме это означает появление интеллекта.

Для эволюции в пределах класса млекопитающих характерно прогрессивное развитие относительной роли (площади) именно ассоциативных полей в составе коры, что соответствует прогрессивному развитию различных форм высшей нервной деятельности этих животных (рис. 99).

Вообще способность к сложным формам высшей нервной деятельности хорошо коррелирует со степенью эволюционной продвинутой организации головного мозга. Эксперименты показывают, что у ланцетника вырабатываются лишь временные связи типа доминантных явлений, у круглоротых — суммационные рефлексы, а у амфибий, рептилий и низших млекопитающих по мере формирования все более высокого уровня интеграции функций возникают сложные формы аналитико-синтетической деятельности.

По Л.Г. Воронину, в процессе эволюции последовательно развиваются следующие нервные механизмы приобретенного (т. е. представляющего прямую реакцию на конкретные ситуации) поведения: 1) суммационный рефлекс, 2) угасание (привыкание), 3) условный рефлекс, не восстанавливающийся после угашения, 4) истинный условный рефлекс, 5) комбинационные условные рефлексы и 6) абстрактно-логические связи. Основываясь на исследованиях Л.В. Крушинского, к этим механизмам можно добавить (между п. 5 и 6) экстраполяционные рефлексы, представляющие собой форму элементарной рассудочной деятельности.

Высокая степень интеграции функций, свойственная высшим позвоночным, повышает степень автономности организма, снижает зависимость его от внешних условий, что открывает возможность широкого расселения по планете и занятия многообразных экологических ниш. Особенно отчетливо это видно на примере птиц и млекопитающих, образующих группу гомойотермных животных.

Гомойотермия. Теплота — основа кинетики химических реакций, из которых складывается обмен веществ в живом организме и, как

---

<sup>1</sup> Или же объединенных сенсомоторных.

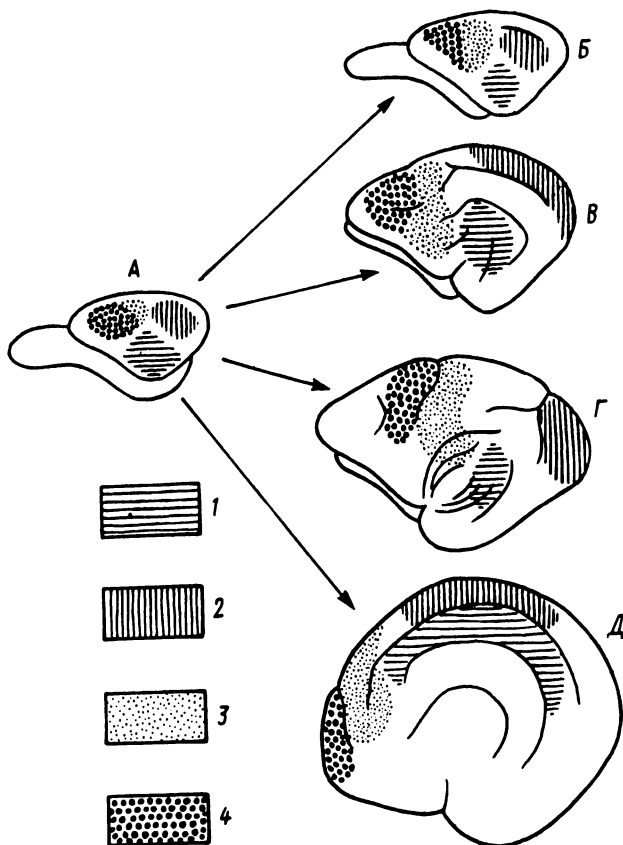


Рис. 99. Соотношение проекционных и ассоциативных полей в коре головного мозга разных отрядов млекопитающих (по Супину и др., 1970). А — гипотетический предок млекопитающих; Б — кролик; В — кошка; Г — обезьяна; Д — дельфин:

1 — слуховая, 2 — зрительная, 3 — соматосенсорная, 4 — двигательная области проекционных полей. Не заштрихована зона ассоциативных полей

следствие, все формы его жизнедеятельности. Генеральная закономерность воздействия температуры на метаболизм выражается общим для всех химических реакций правилом Вант-Гоффа, согласно которому повышение температуры ведет к пропорциональному возрастанию скорости реакции. Для большинства химических реакций увеличение температуры на  $10^{\circ}\text{C}$  повышает скорость реакции в 2—3 раза. В живых организмах все реакции протекают с участием биологических катализаторов — ферментов, активность которых не является линейной функцией температуры. Поэтому значение коэффициента теплового ускорения для биохимических реакций колеблется в довольно широких пределах.

В живых организмах рассмотренная закономерность отражает зависимость обменных процессов от той температуры, при которой они протекают, т. е. от температуры тела. Последняя же устанавливается как результат противоположных процессов — теплопродукции и теплоотдачи. Относительная роль составляющих этих процессов у разных групп животных не одинакова. По этому признаку различают две крупные эколого-физиологические группы животных: пойкилотермные и гомойотермные.

Пойкилотермные животные включают все таксоны животного мира, кроме птиц и млекопитающих. Название (poikilos — изменчивый) подчеркивает их общее свойство — неустойчивость температуры тела, меняющейся в довольно широких пределах в зависимости от изменений температуры среды. В основе этого лежит то обстоятельство, что уровень метаболизма (а соответственно и теплообразования) в организме этих животных относительно невысок и главным источником тепла является внешняя среда. Отсюда прямая зависимость температуры тела от температуры среды, что влечет за собой такую же зависимость для уровня метаболизма и различных форм активности. Это ограничивает температурный диапазон активной жизнедеятельности пойкилотермных животных, за пределами которого организм впадает в состояние холодного (теплового) оцепенения, т. е. заторможенности жизненных процессов. Зона такой «пассивной» жизни может быть достаточно широка за счет повышенной устойчивости ферментов и тканей к низкой (высокой) температуре. Превышение пределов такой устойчивости ведет к гибели организма.

На этом общем фоне у пойкилотермных животных проявляются отдельные реакции температурной адаптации: повышение теплопродукции при активной работе мускулатуры, усиление теплоотдачи при перегреве путем кожного испарения, специальные формы адаптивного поведения и др. Но эти адаптации имеют частный смысл и никогда не образуют полного комплекса, способствующего поддержанию теплового баланса организма, а соответственно и постоянной температуры тела в меняющихся условиях тепловой среды.

Гомойотермные животные способны поддерживать постоянную температуру тела. Птицы и млекопитающие отличаются высоким уровнем метаболизма: он на несколько порядков выше, чем у других животных. В результате в их организме вырабатывается большое количество тепла. Это внутреннее (эндогенное) теплообразование и служит основой теплового баланса организма; зависимость от поступления тепла извне резко снижается. Теплоизолирующие покровы (перьевой у птиц и шерстный у млекопитающих), снижая общий уровень теплоотдачи, способствуют консервации тепла в организме, что создает возможность поддержания температуры тела на постоянном уровне, оптимальном для метаболических реакций.

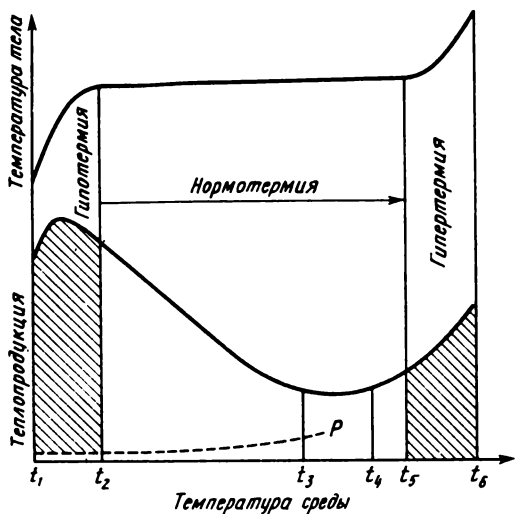


Рис. 100. Динамика теплопродукции и температуры тела гомойотермного организма при изменениях температуры среды (по Precht et al., 1955)

Объяснения см. в тексте; пунктиром обозначено изменение теплопродукции пойкилотермного организма

что при определенной температуре внешней среды теплопродукция, соответствующая обмену покоящегося организма, полностью скомпенсирована теплоотдачей, определяемой разницей температур тела и среды. В таких условиях теплообмен организма со средой сбалансирован без участия специальных регулирующих механизмов (рис. 100, участок  $t_3$ — $t_4$ ). Снижение температуры вызывает рефлекторное повышение теплопродукции ( $t_3$ — $t_2$ ): включается химическая терморегуляция. Выделяющееся при этом дополнительное тепло компенсирует усиливающуюся при более низкой температуре теплоотдачу, сохраняя таким образом общий тепловой баланс организма и температуру тела на постоянном уровне.

Теплопродукция сопровождается функционирование всех органов, но основным источником специфического терморегуляторного теплообразования является скелетная мускулатура. В ней могут совершаться микроскопические изменения тонуса миофибрилл, при которых выделяется тепло, но не происходит видимых сокращений мышц. Это дает возможность усиления теплопродукции без изменения уровня основной функции органа.

Диапазон эффективной химической терморегуляции не одинаков у разных видов. Понижение температуры среды за пределы этого диапазона (см. рис. 100,  $t_2$ — $t_1$ ) приводит к преобладанию теплоотдачи над теплопродукцией, переохлаждению организма и его гибели.

Реализация этой возможности определяется высоким развитием интегрирующих и регулирующих систем в организме этих животных. На базе этих систем у гомойотермных животных формируются специальные механизмы регуляции составляющих теплового баланса — теплопродукции и теплоотдачи.

Регуляция теплопродукции называется *химической терморегуляцией*. Ее механизм заключается в рефлекторном повышении эндогенного теплообразования при снижении температуры среды. Можно представить,

*Физическая терморегуляция* представлена несколькими механизмами регулирования теплоотдачи. Один из них связан с изменением теплоизолирующих свойств покровов. Количество волос или перьев на единицу поверхности, их длина и структура определяют общий уровень теплоизоляции организма; эти параметры не одинаковы у видов, обитающих в разных климатических зонах, они меняются по сезонам (линька). На этом фоне действуют собственно терморегуляторные реакции, приспособляющие организм к конкретным условиям теплообмена путем изменения положения волос (перьев) по отношению к туловищу. «Распушение» покрова, увеличивая толщину воздушной прослойки, уменьшает теплопотери — это обычная реакция многих птиц и млекопитающих на снижение температуры. Напротив, прижатые к телу перья и волосы создают условия более быстрого оттока тепла, что выгодно при высокой температуре среды или при чрезмерном эндогенном теплообразовании (например, при усиленной мышечной работе).

Второй эффективный механизм физической терморегуляции — сосудистые реакции. При снижении внешней температуры рефлекторно сжимаются сосуды, расположенные в коже, и расширяются глубоко расположенные сосуды — тепло консервируется в организме. При высокой температуре среды или внутреннем перегреве наблюдается обратное явление; при этом кровь, протекающая по поверхностно расположенным сосудам, отдает тепло во внешнюю среду.

При повышенной температуре среды включается еще один механизм усиления теплоотдачи — отдача тепла испарением влаги. В этом процессе участвует интенсивная вентиляция ротовой полости и верхних дыхательных путей путем учащенного поверхностного дыхания. При этом идет усиленное испарение влаги и соответственно нарастают потери тепла. У млекопитающих в испарительной теплоотдаче участвуют также потовые железы.

Интенсификация теплоотдачи сопряжена с затратами энергии. Поэтому при повышении температуры среды общий метаболизм увеличивается (см. рис. 100,  $t_4—t_5$ ); при большой тепловой перегрузке механизмы усиления теплоотдачи «не срабатывают», организм перегревается, что приводит к его гибели (см. рис. 100,  $t_5—t_6$ ).

Эффект физиологических механизмов терморегуляции дополняется многочисленными, подчас очень тонкими формами приспособительного поведения: изменением поз тела, активным поиском мест с наиболее благоприятными условиями микроклимата, образованием скоплений, в которых снижается суммарная теплоотдача, и т. п. Иногда такие реакции терморегуляторного поведения называют этологической терморегуляцией.

В пределах диапазона эффективной терморегуляции скоординированный комплекс регуляторных механизмов обеспечивает поддержание относительно постоянной, оптимальной для жизнедеятельности температуры.

тельности температуры тела. Поэтому в отличие от пойкилотермных животных птицы и млекопитающие сохраняют активную жизнедеятельность во всем адаптируемом диапазоне колебаний температуры среды.

Пойкилотермия и гомойотермия — две равноценные «стратегии» теплообмена организма со средой. Обе открывают возможность существования в достаточно широком диапазоне климатических, в том числе и температурных условий: пойкилотермные животные распределены по земному шару не менее широко, чем гомойотермные. Пойкилотермия с ее «пассивными» формами устойчивости к действию неблагоприятных температур связана с более экономными энергозатратами, что при относительно низком уровне метаболизма этих животных биологически выгодно. Биологические преимущества гомойотермии, видимо, заключаются в том, что сохранение активных форм жизнедеятельности в широком диапазоне температур среды создает преимущества в межвидовых отношениях, облегчая захват более выгодных экологических ниш. Можно полагать, что поддержание высокого уровня метаболизма выгодно и на уровне экосистем, так как обеспечивает постоянство биогеоного круговорота. Выход на такую стратегию обеспечен всем комплексом эволюционного становления высших позвоночных животных.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проследивая пути эволюционного развития типа хордовых, особенно его основного подтипа — позвоночных, можно отметить несколько этапов, на которых комплекс морфофизиологических перестроек открывал новые пути эволюции, возможность освоения ранее недоступных экологических ниш на базе повышения общей энергетики организма, его автономности, способности к поддержанию активной жизни в сложных и меняющихся условиях среды.

На ранних этапах становления типа (докембрий) двусторонне-несимметричные вторичнополостные, вторичноротые животные приобрели типичные для хордовых черты строения в виде осевого внутреннего скелета (хорда), нервной трубки и пронизанной щелями глотки. Эти первые хордовые (Protochordata) были малоподвижными придонными фильтраторами. На этой стадии эволюции «хордовые» черты строения, видимо, еще не давали явных биологических преимуществ по сравнению с организацией других животных, поэтому предковые для типа хордовых группы (возможно, кальцихордаты) дали несколько ветвей развития. Одна из них характеризуется возвратом к сидячему образу жизни, что сопровождалось утратой типичных для хордовых особенностей строения, которые в полной мере воспроизводятся лишь на стадии свободноплавающей личинки.

Это путь становления подтипа Оболочников<sup>1</sup>, в пределах которого, в свою очередь, вторично складывались группы свободно плавающих в толще воды форм.

Другая группа эволюционировала по линии освоения придонной толщи воды. Соответственно в этой группе прогрессивно развивалась система миохордального комплекса, обеспечивающего активное плавание; фильтрующий тип питания был связан с формированием многочисленных жаберных щелей, пронизывающих глотку, и системы эндостия<sup>2</sup>, обеспечивающей дифференциацию функций глотки: дыхательную и связанную с питанием. Таков путь становления бесчерепных.

Третья группа древнейших хордовых, давшая начало подтипу Позвоночные, формировалась в отрыве от придонной среды, и ее эволюция была направлена на резкое повышение активности движения и питания. В частности, этот процесс был сопряжен с усложнением и дифференцировкой головного отдела. В нервной системе это выразилось в образовании головного мозга, что явилось важным этапом на пути становления регуляторных и интеграционных функций в организме. В развитии скелета этот этап сопровождается формированием мозгового черепа, а также ротового аппарата и опорного скелета глотки, что активизировало функции питания и дыхания. Даже у круглоротых, тип питания которых мало отличается от фильтрующего, насыщение жидкости с помощью поршневидного языка резко активизирует процесс питания.

Именно принцип строения ротового и жаберного аппарата (висцерального черепа) лежал в основе первой бифуркации подтипа позвоночных: на этой основе выделились группы (разделы) бесчелюстных и челюстноротых (табл. 6). У бесчелюстных, к которым из современных форм относятся только круглоротые, висцеральный скелет состоит из нерасчлененных хрящевых элементов и соответственно выполняет лишь опорную функцию, не принимая активного участия в питании и дыхании. У челюстноротых начиная с низших рыб межжаберные перегородки поддерживаются хрящевыми или костными висцеральными дугами, каждая из которых представлена несколькими элементами, подвижно сочлененными друг с другом. Подвижные сочленения открывали возможность активного участия в дыхательных движениях. Эктодермальные (в отличие от круглоротых) жаберные лепестки приходят в прямое соприкосновение с жаберными

---

<sup>1</sup> Напомним, что происхождение оболочников могло быть и иным — не от придонных, а от плавающих животных. В этом случае предковые формы были, видимо, ближе к современным аппендикуляриям; впрочем, такая точка зрения имеет меньше сторонников.

Имеется и у оболочников. В обоих случаях железистые клетки эндостия обнаруживают эндокринную функцию и рассматриваются как предшественники щитовидной железы высших хордовых.

дугами; в результате формируется система активных дыхательных движений, повышающих скорость протока воды через жабры и тем форсирующих общий уровень газообмена и энергетического метаболизма.

Передние жаберные дуги преобразуются в ротовой аппарат с подвижными челюстями. И в этом случае подвижные сочленения составляющих их элементов лежат в основе активизации питания: пассивная фильтрация заменяется у рыб активным захватыванием пищи. Это также способствует повышению энергетики организма, а кроме того, определяет многообразие типов питания и соответствующие возможности формирования многочисленных трофических ниш в пределах двух классов рыб.

Все это дало рыбам существенные биологические преимущества по сравнению с бесчелюстными; именно рыбы оказались наиболее многочисленной и разнообразной группой современных водных позвоночных, а также предками всех остальных классов этого подтипа. Бесчелюстные же, представленные в силуре и девоне (рис. 101) довольно большим многообразием форм, не выдержали конкуренции с более прогрессивными челюстноротыми; в современной фауне сохранилось лишь небольшое (менее 50) число видов миног и миксин, специализированных к полупаразитическому образу жизни.

Таблица 6

Группировки классов позвоночных животных, отражающие основные этапы эволюции типа

Классы	Группы классов			
Круглоротые Хрящевые рыбы Костные рыбы Земноводные Пресмыкающиеся	Бесчелюстные	Водные	Анамнии	Пойкилотермные
	Челюстноротые			
Птицы Млекопитающие				Гомойотермные

В остальном принципы строения круглоротых и рыб во многом сходны и продиктованы особенностями водной среды обитания. Особенно ярко это выражено в системе локомоции: для взвешенного в воде организма наиболее эффективным оказывается движение с использованием боковых изгибов тела (особенно его хвостового отдела). Такие движения обеспечиваются метамерно расположенными мускульными элементами, сконцентрированными вдоль осевого опорного скелета. Парные конечности играют вспомогательную роль.



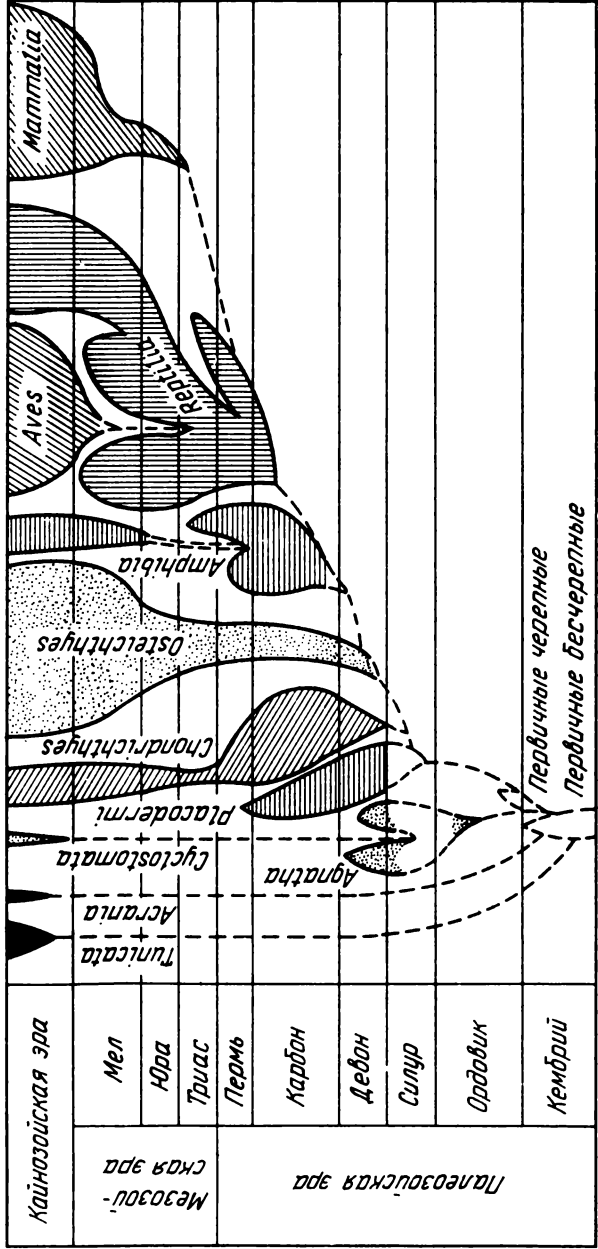


Рис. 101. Схема родословного древа хордовых (по Матвееву, 1968, упрощенно)

Свойственные всем позвоночным сердце, специализированные органы дыхания (у водных — жабры) и клубочковая почка обеспечивают достаточно высокий уровень метаболизма. Следующие важные преобразования произошли на этапе выхода позвоночных на сушу, что подчеркнуто разделением подтипа на два надкласса: Рыбы (Pisces) и Четвероногие (Tetrapoda). На этой стадии эволюции подтипа наиболее важные перестройки организации соответствуют различиям свойств водной и наземной (воздушной) среды.

Малая плотность воздушной среды закрыла возможность использования типа локомоции, свойственного водным позвоночным. «Отяжеление» тела привело к тому, что на локомоторные органы возлагается двойная функция: поддержание тела, опирающегося на субстрат, и собственно передвижение по суше. Эта биологическая задача решается путем формирования парных конечностей рычажного типа. Именно они становятся главным органом передвижения. Соответственно перестраивается и тип организации мускулатуры: в ряду наземных позвоночных метамерная осевая мускулатура теряет значение в локомоции и сохраняется лишь вдоль позвоночника, выполняя главным образом функции поддержания позы. Взамен этого прогрессивно развивается порционный тип строения мускулатуры как в конечностях, так и в других областях (ротовая мускулатура и т. д.). Порционная мускулатура отличается большой степенью дифференциации функций отдельных мышц; это определяет возможность сложных и разнообразных движений конечностей, ротового аппарата и т. д.

Малая плотность среды вызвала необходимость и более жесткой конструкции скелета головы. Появление аутостилии диктовалось именно этим обстоятельством; возникновение звукопроводящего аппарата среднего уха — одно из следствий этого процесса, имеющее адаптивное значение при жизни в воздушной среде. С другой стороны, у наземных позвоночных развивается подвижность головы, облегчающая ориентацию в окружающей среде.

Другое свойство воздушной среды — низкая и изменчивая влажность — послужило причиной перестройки органов дыхания. Легкие, расположенные в грудной полости, развились на основе одного из типов дополнительного воздушного дыхания рыб. Такое строение органов внешнего газообмена дает возможность поддержания дыхательных поверхностей во влажном состоянии, что необходимо для эффективного обмена газов между дыхательной средой и кровью.

Все эти принципиальные особенности строения сложились уже на уровне первого класса наземных позвоночных — Земноводные — и в дальнейшем испытали существенные, но уже не принципиальные перестройки у высших позвоночных.

Важные преобразования строения, связанные с освоением позвоночными наземной среды, возникли не как новообразования, а

развивались на базе строения предковых форм, в том числе и таких его особенностей, которые у предков выполняли второстепенные, вспомогательные функции (парные конечности) или даже выступали как частные экологические адаптации («цепляющиеся» конечности, органы дополнительного воздушного дыхания в условиях дефицита кислорода). Эти преобразования влекли за собой коррелятивные изменения и в других органах (усложнение осевого скелета, перестройка поясов конечностей и т. д.). Именно на этой основе возникает новый тип строения кровеносной системы, состоящей из двух кругов кровообращения, что было предопределено типом кровоснабжения органов воздушного дыхания предков. На первых этапах это было связано со смешением венозной и артериальной крови в сердце и соответственно — снижением энергетического потенциала газообменной системы. На уровне трех классов высших позвоночных существенно перестраивалось строение сердца, что привело к полному разделению потоков венозной и артериальной крови в организме.

И все же проблема полного, не зависящего от использования водной среды освоения суши на уровне класса земноводных решена не была. Подобно рыбам, земноводные откладывают яйца (икру) в водоемах; личинки амфибий — типично водные животные, обладающие на определенных стадиях жаберным дыханием, одним кругом кровообращения, двухкамерным сердцем. Почки земноводных, как и у пресноводных рыб, мезонефрические (туловищные), способные к выведению большого количества воды. Все это объединяет их с рыбами, что и отражается в подразделении классов позвоночных на нетаксономические группы анамний (круглоротые, рыбы и амфибии) и амниот (см. табл. 6). К последним относятся классы: Пресмыкающиеся, Птицы и Млекопитающие; иногда их называют высшими позвоночными.

Принципиальные эволюционные преобразования, возникшие на уровне трех классов амниот, в первую очередь связаны с перестройкой системы водного обмена, что представляет собой «эволюционный ответ» на лимитирующее значение сухости наземной (воздушной) среды. В процессах размножения и развития это направление выражено в выпадении личиночной (водной) стадии в онтогенезе. Перестраивается строение яйца: появляются скорлуповая и подскорлуповая оболочки, препятствующие высыханию его содержимого при развитии на суше. Эмбриональное развитие характеризуется образованием зародышевых оболочек, создающих и поддерживающих влажную среду вокруг развивающегося зародыша, а также аллантаиса, обеспечивающего его дыхательную и выделительную функции.

Перестройка структуры кожного покрова амниот существенно сокращает потери воды организмом. Развитие тазовой (метанефриче-

ской) почки и переход рептилий и птиц на урикотелический тип азотистого обмена также создают предпосылки более экономного расходования воды. Возникают эффективные механизмы регуляции водопотерь с мочой в зависимости от степени дефицита влаги в окружающей среде. Все эти особенности строения и функций системы водного обмена открывают для амниот возможность широкого освоения наземной среды. Они сохраняются и у групп, вторично освоивших различные водоемы как среду обитания (некоторые пресмыкающиеся, китообразные и др.).

В пределах трех классов амниот направление эволюции, связанное с повышением эффективности тех принципиальных приспособлений к существованию в наземной среде, которые сформировались на уровне первых наземных позвоночных, привело не только к расширению круга доступных экологических ниш, но и к преобразованиям общего прогрессивного характера. Разделение кругов кровообращения, открывшее возможность полного использования окислительно-восстановительного потенциала организма, наряду с повышением эффективности органов воздушного дыхания и совершенствованием системы пищеварения создало предпосылки к качественному подъему общего уровня метаболизма. Последнее, помимо прочего, связано с увеличением внутреннего теплообразования, что выступает как один из важнейших факторов становления гомойотермии. Вторым принципиальным фактором эволюционного формирования гомойотермии было развитие системы тонкой и лабильной регуляции физиологических процессов, что определялось прогрессивным развитием центральной нервной системы.

Другая сторона эволюции центральной нервной системы — становление структур переднего мозга, обуславливающих точную и подвижную реакцию организма на весь сложный комплекс информации, идущей как из внешней среды, так и от всех органов, — способствовала увеличению степени автономности организма, его интегрированности, что также в наиболее полной форме выражено именно у гомойотермных животных — птиц и млекопитающих. Более того, процессы анализа сложной информации завершаются у этих животных не только на уровне физиологических адаптивных эффектов, но и через формирование высокоорганизованных форм высшей нервной деятельности — от конкретных проявлений адаптивного поведения до элементарной рассудочной деятельности.

## ЛИТЕРАТУРА

- Банников А.Г., Денисова М.Н.* Очерки по биологии земноводных. М., 1956.
- Бобринский Н.А., Матвеев Б.С., Банников А.Г.* Курс зоологии. Т. II. Зоология позвоночных. М., 1966.
- Гиляров М.С.* Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М., 0.
- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я.* Практическая зоотомия животных. Членистоногие хордовые, бесчелюстные, рыбы. М., 1976.
- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я.* Практическая зоотомия животных. Земноводные, пресмыкающиеся. М., 1978.
- Ильичев В.Д., Карташев Н.Н., Шилов И.А.* Общая орнитология. М., 1982.
- Карташев Н.Н., Соколов В.Е., Шилов И.А.* Практикум по зоологии позвоночных. Изд. 2-е. М., 1981.
- Никольский Г.В.* Экология рыб. М., 1974.
- Огнев С.И.* Зоология позвоночных. М., 1945.
- Огнев С.И.* Очерки экологии млекопитающих. М., 1951.
- Терентьев П.В.* Герпетология. М., 1961.
- Шилов И.А.* Физиологическая экология животных. М., 1985.
- Шмальгаузен И.И.* Основы сравнительной анатомии. М., 1947.
- Шмальгаузен И.И.* Происхождение наземных позвоночных. М., 1964.
- Шмидт-Нильсен К.* Физиология животных. Приспособление и среда. М., 1982. Т. I и II.

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Аборальный орган 205, 217  
 Автотрофы 48, 79, 112, 126, 134, 138, 160  
 Аденогипофиз 406, 408  
 Аллантаис 358, 359, 421  
 Амеба 136  
   — неподвижная донная 154—158, 162  
   — ползающая 152—158, 162  
   — флотирующая 158—159, 162  
 Аммонотелия 342, 352  
 Амнион 357, 358  
 Амниотическая жидкость 357  
 Амниоты 343  
 Амфицельные позвонки 325, 367  
 Анамнии 343, 346, 347, 350, 357, 421  
 Анапсидный череп 368  
 Анимализация 162, 180, 201, 219  
 Анус 205, 213, 220  
   — клеточный 172, 180  
 Архипаллиум 410  
 Ассоциативные поля 411, 412  
 Атриальная полость 251, 253, 261, 264, 265  
 Атриопор 258, 264  
 Аутостилия 284, 326, 420
- Билатеральная симметрия 244  
 Биологическая система 12  
 Биологические отношения 13—15, 43, 45, 46  
 Бластопор 186, 191—195, 203, 213, 268  
 Бластула 266  
 Боковые пластинки 268  
 Боковые хрящи 280
- Вентробронхи 377  
 Вестиментиферы 222—225, 236  
 Височные дуги 368, 369  
   — ямы 368, 369  
 Висцеральные дуги 282  
 Внутренняя среда организма 32  
 Вторичноротые 218—222, 226—228  
 Вторичные кости 284, 285, 286
- Гаметогенез 87—89, 106, 110  
   — метабионтный 105, 106  
   — протобионтный 105, 108  
 Гамето-зиготный цикл 75  
 Ганглии 207, 213  
 Гастропор 268  
 Гастрей 190  
 Гастроаскулярная система 210, 216, 217  
 Гастрала 268  
 Генеалогическое отношение 14, 31, 38, 43, 95, 96
- Генеративное отношение 40—43, 83—85, 88, 90, 91, 95  
 Генеративный цикл 90, 91  
   — — метабионтный 88, 107  
   — — протобионтный 87, 108  
 Генетическое отношение 39—43, 66—68, 95  
 Геном 69, 71—73, 90, 105  
 Геносфера 69, 76, 77  
 Генофонд 68—72, 73, 76, 90  
 Гетеродонтность 393  
 Гетеротрофы 51, 58, 60, 61, 126, 127, 138  
 Гиостилия 284, 285  
 Глазки Гессе 260  
 Глотка клеточная 142, 143, 161, 171, 173  
   — захватывающая 219  
   — мускулистая 204  
   — с кутикулярной выстилкой 215  
   — энтодермальная 221  
 Головная почка 305, 314, 350, 351  
 Гомойотермия 392, 400, 411, 416, 422  
 Гребневики 216—218, 227, 228  
 Губки 196—199, 228
- Двуслойность 186, 234  
 Деанимализация 112  
 Деиндивидуализация 112  
 Деление клеток 185  
   — монотомическое 183, 189  
   — палинтотическое 189  
 Диапсидный череп 368, 369  
 Донор 69, 76, 78, 83  
 Донор-предок на молекулярном уровне 31  
   — на уровне организма 38, 39  
 Дорсобронхи 377
- Жаберные тычинки 291, 301, 302  
 Жгутик 137, 161, 164  
   — захватывающий пищу 137, 139, 140, 186  
   — локомоторный 137, 140, 150, 183, 186  
   Жгутиконосец фагоцитирующий 136, 139  
   — — безжгутиковый 155, 161  
   — — воротничковый 140, 144—147, 155, 161  
   — — плавающий 139, 152, 161  
   — — — микрофаг 141—143, 161  
   — — — хищник высасывающий 147—149, 161, 162  
   — — — заглатывающий 143—144, 161  
 Желудочки головного мозга 247, 248, 404  
 Жидкая внутренняя среда 215

- — — вторичная полость тела (целом) 215, 220, 221, 224, 268
- — — гидроскелет 215
- — — первичная полость тела 215
- Жизнедеятельность организма 12
- Жизненная форма 99, 131, 132, 134, 155, 156, 160, 166; 170, 180
- Жизни определение
  - — предварительное 13
  - — уточненное 36
- Заглатывание (пищи) 59, 62, 79, 118, 139, 150, 160, 184
- Захват пищи 49, 50, 51, 59, 61, 111, 116, 118, 120, 139, 184, 186
- Замещающие кости 285
- Инкурвация и экскурвация 189
- Интериоризация межорганизменных отношений 10, 12, 55, 57, 61, 79, 80, 94, 134
- Интеркарпальный сустав 364
- Интертарзальный сустав 364
- Инфузория 167—182
  - микрофаг 170
  - — переходящий к флотированию 175, 176, 180
  - — плавающий 171, 180
  - — прикрепленный 176, 177, 180
  - хищник неподвижный донный и флотирующий 180
  - — питающийся во флотирующем состоянии 173—175, 180
  - — плавающий 172, 173, 180
- Кальцихордаты 249, 266
- Кинетизм черепа (птиц) 388
- Кинобаст 191, 192
- Кишечник 110, 112, 203
  - замкнутый 204, 205, 208
  - сквозной 205, 207
- Кишечнополостные 208, 226—228
  - как питающиеся в неподвижном состоянии хищники 208
- Клетка 50, 56, 81, 82
  - прокариотическая 82
  - эукариотическая 82, 104, 105
  - — вегетативная 82
  - — животная 83
  - — многоядерная 83
  - — полиплоидная 83
  - — половая 82
  - — растительная 83
- Клетки Роде 259, 260
- Кожно-мышечный мешок 204, 214
- Колония 62, 183
  - мономорфная 65, 183, 187
  - полиморфная 62, 64, 107, 183, 184, 187, 191
- Композиционизм 8—10, 12, 13, 32, 46, 99, 124
- Конъюгация метапротозоев 166
  - прокариотов 71, 72, 78
- Копуляция 86—89
- Кровеносная система 206, 267
- Личинка бластулообразная 190
  - лецитотрофная 210
  - планктотрофная 210
- Ложноножка (псевдоподия) 139, 149
  - локомоторно-пищевая 152, 153
  - пищевая 145, 150, 151, 153, 161, 164, 167, 183
  - типа аксоподии 159, 160, 162
  - — ретикүлоподии 156, 157
  - — филоподии 159
- Локомоции, связь с захватом пищи 59, 117, 120, 136, 164, 167
- Макрофагия 122, 135, 203, 216
- Медуза 209—210
- Мезобронхи 376
- Мезодерма 245, 268, 269, 357, 358
- Мембранелла 171
- Метагенез 211, 254, 256
- Метазоон 110, 111, 115
- Метаморфоз 340, 356
- Метанефридии 263, 265
- Метанефрическая почка 350, 355, 421
- Метаплевральные складки 259
- Микрофагия 122, 135, 203, 212, 216, 218
- Миксотрофы 126, 138, 141
- Миомеры 259, 273
- Миосепты 259, 273
- Мозг первичный 123, 206
- Мозговые пузыри 402
- Наследование генетическое 31, 39, 42, 90
  - социальное 39
- Невропор 268
- Невроцель 247
- Нейрогипофиз 406, 408
- Неопаллиум 410
- Неотения 256, 257
- Нервная пластинка 247, 268
- Нервная система 206
  - — автономная 402
  - — как диффузный плексус 206
  - — ортогональная 206
  - — стволовая 206
- Нефроны 305—314, 350—355
- Нефростомы 305
- Нотохорд 247, 259
- Опистоцельные позвонки 325, 367
- Осморегуляция 305—312
- Парабронхи 377, 378
- Парагастральная полость 193—196, 212
- Парасимпатические нервы 402, 405
- Парахордали 280
- Паренхима 191, 193, 201
  - как опорная структура 204

— пищеварительная 203, 205  
Паренхиматозные черви 204, 207, 226—228  
Пелликула 142  
Первичноротые животные 245  
Первичные кости 284, 285  
Петли Генле 353, 354, 355  
Пилорические придатки 304  
Пиноцитоз 79, 125, 139, 149  
Пищеварение 50, 51, 54, 113, 125  
— внеклеточное 50, 200  
— внутреннее 49, 59, 200  
— внутриклеточное 64, 107, 114—116, 200  
— индивидуальное 49—51, 111, 112, 160, 200  
— коллективное 48, 50, 200, 201  
— наружно-внутреннее 58  
— наружное 48, 50, 59, 200, 201  
— полостное 114, 116, 200, 205  
— частично-полостное 114, 116, 200, 205  
— экстрацеллюлярное 158  
Пищеварительная вакуоль 81, 83, 110, 112, 143, 171  
Пищевого отношения пространство 118, 119  
— — — закрытое 47, 49, 116, 118, 125  
— — — открытое 48, 116, 118, 125  
— — — анизотропное 116, 117  
— — — изотропное 116, 117  
Пищевого отношения тип 46—47, 52, 80  
— — — животный (анимальный) 49, 50, 52, 79, 80  
— — — метазойный 50, 52, 54, 62, 63, 104  
— — — протозойный 49, 50, 52, 56, 78, 104, 107  
— — — растительный 49, 52  
— — — гетеротрофный 49, 54, 56  
— — — политрофный 49, 52, 54, 56  
Пищевое отношение 31, 37, 38, 40, 41, 43, 52, 93, 94  
Пищевой цикл 51  
План строения 131, 132, 134, 155, 156, 160  
Платицельные позвонки 367  
Плацента 359, 360, 361  
Плоские черви 205  
Подскорлуповая оболочка 357, 421  
Пойкилотермия 413, 415, 416  
Поклоение 83, 84, 90  
Покровные кости 285  
Полип 208  
— формирование оседанием на дно первичнопелагического кишечного 208—209  
Политрофы 125, 126  
Почечная лоханка 351, 354  
Почкование 185, 209  
Популяция 85, 86, 89, 90, 91  
— клеточная 88  
Потомок (организм-потомок) 39, 40, 43, 45, 83—87, 90—92, 95  
Преджизнь 14, 15, 21  
Предок (организм-предок) 39, 40, 43, 45, 83—87, 90, 92, 95

Предпочка 305, 306, 313  
Приготовление пищи 54, 63, 65  
Проекционные поля 410, 411, 412  
Происхождение многоклеточных концепция колониальная 56, 187  
— — — объединенная 188  
— — — пелагическая 188  
— — — первичной седентарности 188  
— — — целлюляризации 187  
Протозои 110, 111, 115  
Процельные позвонки 325, 367

Размножение 78, 83, 88, 90, 151, 158, 159  
— делением клетки множественным 148  
— — — продольным 143—145  
— метабрионтов бесполое 93  
— половое 92  
— протобрионтов 92  
Распределение пищи 50, 51, 63, 184  
Расслоение тела как критерий уровня организации животных 233  
Реабсорбция 307, 311, 352, 353, 355  
Редукционизм 8, 9, 11, 32  
Редукционное деление 73, 78  
Рекомбинация 69, 206  
— прокариотическая 75, 77  
— эукариотическая 75, 77, 106  
Репликация 31, 82  
Ресничный покров (цилиатура)  
— — у инфузорий 167  
— — соматический 171, 175  
— — околоротовой 171, 175  
Реципиент 69, 76, 78, 83  
Рот клеточный 142, 143, 167, 169, 170, 173, 174, 180  
— — вторичный 178  
— многоклеточных 204, 208  
Рост 88, 89  
— размерный 86, 87, 89  
— численный 87, 89

Седиментация 161  
Сероза 358, 359  
Сильвиев водопровод 247, 404  
Симбиогенез 56, 59, 60  
Симбиотрофия 56, 60, 64, 65, 78, 112, 135, 160, 222  
Синапсидный череп 368, 369  
Синцитиальное строение 187  
Системный подход в биологии 11  
Сифон клоакальный 251, 253  
— ротовой 251, 253  
Скорлупа 356, 357, 421  
Соленоциты 264  
Сомателла 166, 167, 170, 187  
Сомиты 268, 357  
Социальное отношение 95—97  
Среда жизни (обитания) 21, 26, 28, 127, 129, 136  
— — внешняя 127, 129, 131  
— — внутренняя 127, 128, 131  
— — водная 131



- — воздушная 131, 135
- — воздушно-водная 131
- — геологическая 130
- Среднее ухо 326, 327, 371, 372
- Статоцист 205, 210
- Стигмы 251
- Стрекательные клетки 207
- Тазовая почка 350, 421
- Тип организации животных 99, 100, 104, 109, 131—133, 137, 156
- — — метапротозойный 107, 109, 164, 166—182
- — — протометазойный 108, 109, 114, 115, 164, 182—200
- — — эуметазойный 108, 109, 115, 200—229
- — — эупротозойный 104, 109, 114, 136—165
- Токсицисты 173, 174
- Трабекулы 280
- Трансформация 70—72
- Трехслойность 234
- Трихоплак 200—202, 203, 226
- Трофосфера 47, 48, 52
- Трохофорные животные 212—215, 226, 227, 228
- Туловищная почка 306, 313, 337, 350, 351, 352, 421
- Туника 251
- Уреотелия 342, 346, 352, 360
- Урикотелия 351, 352, 353, 421
- Фагоцителла 191, 200, 203
- концентратор 194
- поздняя 191, 192
- ранняя 191
- седиментатор 194, 212
- фильтратор 194, 216
- Фагоцитобласт 191, 192—194
- Фагоцитоз 53, 79, 125, 139, 160, 169, 183
- Фильтрация 145, 161, 218, 219
- Хвост мускулистый 220
- Хованы 330, 395
- Хорда 220, 221, 247, 259, 268, 269, 270
- Хорион 359, 360
- Цефализация 232
- Цитоскелет 142, 159, 161
- Чешуя 273, 274
- Щупальца
- инфузорий 174, 177, 178
- фагоцителлы 193, 194
- кишечнополостных 207, 208
- гребневиков 216—217
- Экзотрофия 60, 67
- Эктодерма 268, 357, 358
- Эмбриогенез половой 190
- соматический 190
- Эндостиль 252, 261, 301
- Эндотрофия 60, 67
- Энтодерма 268, 357, 358
- Эпителий 191, 193
- жгутиковый 192, 216
- мерцательный 193, 200
- пищеварительный 201
- ресничный 216
- Ядерный дуализм 107, 166, 170
- Ядро клетки 80, 81
- генеративное 105, 167
- соматическое 105, 167

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
<b>Ч А С Т Ы</b>	
<b>ЖИВОТНЫЙ ТИП ОРГАНИЗАЦИИ И ТИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОТНЫХ</b>	
Введение. Общая зоология как общая теория животной организации	5
1. Общая зоология как наука	6
2. Общая зоология как учебный предмет	7
Раздел первый. Общая теория жизни и животный тип организации	8
Глава I. Два подхода к определению жизни	8
1. Редукционизм	9
2. Композиционизм	9
3. Выбор точки зрения, или «остановка на установке», как условие построения научной теории	9
Глава II. Определение жизни с точки зрения композициониста	10
1. Три основных понятия биологии	11
2. Системный подход в общей биологии	11
3. Жизнь вне организма	12
4. Предъязычное определение жизни	13
Глава III. Биологические отношения	14
1. Отказ от постулирования структуры биологических отношений в пользу ее вывода	14
2. Преджизнь: развертывание многообразия межмолекулярных отношений	15
3. Среда жизни: «до и после востребования»	21
4. Сопряжение молекулярной и биологической структур: вариант среды и инвариант жизни	29
Глава IV. Предпосылки построения общей теории жизни	37
1. Три исходных отношения развертывающегося биологического многообразия	37
2. Общая схема развертывания многообразия биологических отношений	43

<b>Глава V. Типы пищевого отношения</b>	<b>46</b>
1. Формальное построение многообразия пищевых отношений	46
2. Поэтапная интерпретация отдельных отношений	47
3. Полное и инвариантное многообразие пищевого отношения	51
<b>Глава VI. Уровневые переходы в рамках пищевого отношения</b>	<b>55</b>
1. Возникновение протозойного типа питания: роль симбиотрофии	56
2. Возникновение метазойного типа питания: роль полиморфизма питающихся организмов	62
<b>Глава VII. Типы генетического отношения</b>	<b>66</b>
1. Формальное построение многообразия генетических отношений	68
2. Поэтапная интерпретация отдельных отношений	69
3. Полное и инвариантное многообразие генетического отношения	75
<b>Глава VIII. Сопряжение в развертывании пищевого и генетического отношений</b>	<b>77</b>
1. Возникновение эукариотических организмов: переход к симбиотрофии как условие преобразования генома, после которого возможен переход к протозойному питанию	78
2. Цитологическое многообразие как результат развертывания пищевого и генетического отношений	81
<b>Глава IX. Типы генеративного отношения</b>	<b>83</b>
1. Формальное построение многообразия генеративного отношения	84
2. Поэтапная интерпретация отдельных отношений	86
3. Полное и инвариантное многообразие генеративного отношения	89
<b>Глава X. Генеративное отношение в рамках и за рамками жизни (биологической системы)</b>	<b>91</b>
1. Изменение структуры популяции при переходе с протобионтного уровня на метабионтный	91
2. Животное как элемент биологической и социальной систем	95
<b>Глава XI. Животный тип организации (в биологии)</b>	<b>98</b>
1. Тип организации как единица биологического многообразия	99
2. Животные как тип организации, выявляемый в инвариантной структуре жизни	100
<b>Раздел второй. Типы организации животных в общей теории жизни</b>	<b>104</b>
<b>Глава I. Типы организации животных как реализуемые комбинации типов биологических отношений</b>	<b>104</b>
1. Тип организации, сочетающий протозойный пищевой и протобионтный генеративный циклы	104
	<b>429</b>

2. Типы организации, сочетающие протозойный пищевой и метабрионный генеративный циклы	104
3. Несовместимость метазойного питания с яриобрионной сменой поколений	108
4. Тип организации, сочетающий метазойный пищевой и метабрионный генеративный циклы	108
5. Полное и инвариантное многообразие животных: четыре типа сочетания способов питания и смены поколений. Уровни и ветви многообразия	108
<b>Глава II. Типы организации животных с неполным пищевым циклом</b>	<b>110</b>
1. Редукция фазы захвата пищи у протозоев	111
2. Редукция фазы захвата пищи у метазоев	111
3. Редукция фазы индивидуального пищеварения у протозоев	112
4. Редукция фазы индивидуального пищеварения у метазоев	112
5. Последствия редукции пищевого цикла для животных	112
<b>Глава III. Типы пищеварения и морфофункциональные уровни животных</b>	<b>113</b>
1. Ведущая роль питающегося организма в животном пищевом отношении и формальное построение многообразия типов пищеварения	113
2. Интерпретация отношений	114
3. Полное и инвариантное многообразие типов пищеварения	114
<b>Глава IV. Способы захвата пищи и основные ветви развития животных</b>	<b>115</b>
1. Формы пространства отношения и многообразие типов захвата пищи	116
2. Ведущая роль питающегося организма в животном пищевом отношении и выбор исходного способа захвата пищи	117
3. Граница пространства отношения как линия соприкосновения двух его форм	117
4. Полное и инвариантное многообразие способов захвата (получения) пищи	119
<b>Раздел третий. Животные Земли: воплощение инварианта в конкретных условиях</b>	<b>122</b>
<b>Глава I. Земной вариант жизни и его межсистемные отношения</b>	<b>122</b>
1. Молекулярные факторы специфики земной жизни. Биохимия и молекулярная биология — науки о межсистемных отношениях	124
2. Геологические факторы специфики земной жизни. Биогеоценология — наука о межсистемных отношениях	129
3. Жизненная форма и план строения организмов — единицы многообразия, конкретизирующие представление о типе организации	131
4. Таксон и его роль в описании многообразия	132
5. Животный мир земного типа	134
<b>Глава II. Эупротозойные формы Земли</b>	<b>136</b>
1. Возникновение эупротозойного типа организации и его исходное многообразие	138
2. Тип организации плавающего жгутиконосца-микрофага	141
3. Тип организации плавающего жгутиконосца — заглатывающего хищника	143
4. Тип организации прикрепленного воротничкового жгутиконосца	144
5. Тип организации плавающего жгутиконосца — высасывающего добычу хищника	147
6. Сверхжгутиковый тип организации	149

7. Бистадиальный тип организации	151
8. Тип организации ползающей амебы	153
9. Тип организации неподвижной донной амебы	154
10. Тип организации флотирующей амебы	158
11. Эупротозои с частичной редукцией пищевого цикла	159
12. Многообразие эупротозойных типов организации: структура и границы	160
<b>Глава III. Метапротозойные формы Земли</b>	<b>166</b>
1. Возникновение метапротозойного типа организации и его исходное многообразие	166
2. Тип организации плавающего микрофага	171
3. Тип организации плавающего заглатывающего хищника	172
4. Тип организации пелагического хищника, питающегося во флотирующем состоянии	173
5. Тип организации переходящего к флотированию микрофага-седиментатора	175
6. Тип организации сидячего микрофага-седиментатора	176
7. Тип организации неподвижного хищника	177
8. Множество метапротозойных форм как дополнение к многообразию простейших	179
<b>Глава IV. Протометазойные формы Земли</b>	<b>182</b>
1. Возникновение протометазойного типа организации и его исходное многообразие	183
2. Пелагические типы организации протометазоев	195
3. Тип организации прикрепленных фильтраторов. Губки.	196
4. Многообразие протометазоев как четырехчленный ряд многоклеточных животных с внутриклеточным пищеварением	198
<b>Глава V. Эуметазойные формы Земли</b>	<b>200</b>
1. Пелагические протометазойные формы как исходное многообразие эуметазоев	200
2. Эуметазойный тип организации с редуцированной фазой внутреннего (индивидуального) пищеварения в пищевом цикле. Трихоплакс	200
3. Ветви развития эуметазоев, сохраняющих полный пищевой цикл	203
4. Паренхиматозные черви как единственный вариант преобразования фагоцителлы — концентратора пищи	203
5. Кишечнополостные как первый вариант преобразования фагоцителлы-седиментатора	207
6. Трохофорные как второй вариант преобразования фагоцителлы-седиментатора	212
7. Гребневники как первый вариант преобразования фагоцителлы-фильтратора	216
8. Вторичноротые как второй вариант преобразования фагоцителлы-фильтратора	218
9. Эуметазойный тип организации, утративший фазу захвата пищи пищевого цикла. Вестиментиферы	222
10. Совокупность эуметазоев как вторичное многообразие животных	225
<b>Глава VI. Основные уровни организации животных</b>	<b>229</b>
1. Выделение уровней организации по функционально-морфологическому критерию	229
2. Выделение уровней организации по морфокогнитивному критерию	232
	431

3. Выделение уровней организации по конструктивно-целостному критерию	237
Заключение	240
Литература	242

## Ч А С Т Ь II

### МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ОЧЕРК ТИПА ХОРДОВЫЕ

Введение	243
1. Место хордовых в системе и эволюции животного мира	243
2. Специфические черты хордовых	246
<b>Раздел первый. Низшие хордовые</b>	<b>250</b>
<b>Глава I. Подтип оболочники (Tunicata)</b>	<b>250</b>
1. Строение асцидии	251
2. Размножение и развитие	253
3. Место оболочников в системе и эволюции хордовых	256
<b>Глава II. Подтип бесчерепные (Acrania)</b>	<b>257</b>
1. Строение ланцетника	257
2. Место бесчерепных в системе и эволюции хордовых	265
3. Эмбриогенез. Закладка зародышевых листков и основных систем органов	266
<b>Раздел второй. Позвоночные (Vertebrata)</b>	<b>269</b>
<b>Глава III. Водные позвоночные</b>	<b>270</b>
1. Опорно-двигательная система и локомоция	270
2. Череп	280
3. Типы окостенений и их биологическое значение	285
4. Дыхательная система и газообмен	288
5. Кровеносная система	295
6. Пищеварительная система	300
7. Водно-солевой обмен и органы выделения	304
8. Половая система и размножение	313
<b>Глава IV. Выход позвоночных на сушу. Земноводные</b>	<b>317</b>
1. Эволюционные предпосылки освоения суши	317
2. Земноводные (Amphibia)	320
<b>Глава V. Наземные позвоночные</b>	<b>343</b>
1. Специфические черты строения и развития амниот	346
2. Прогрессивное развитие черт наземности	361
3. Черты общей прогрессивной эволюции	389
Заключение	416
Литература . . . . .	424