

Ф. Я. ДЗЕРЖИНСКИЙ, Б. Д. ВАСИЛЬЕВ, В. В. МАЛАХОВ

# ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

**УЧЕБНИК**

*Рекомендовано*

*Учебно-методическим объединением по классическому университетскому образованию в качестве учебника для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению «Биология»*



Москва  
Издательский центр «Академия»  
2013

УДК 596(075.8)  
ББК 28.693.3я73  
Д433

Рецензенты:

проф. *Е. Е. Коваленко* (Санкт-Петербургский государственный университет);  
проф. *В. М. Константинов* (Московский педагогический государственный университет)

**Дзержинский Ф. Я.**

Д433 Зоология позвоночных : учебник для студ. учреждений высш. проф. образования / Ф. Я. Дзержинский, Б. Д. Васильев, В. В. Малахов. — М. : Издательский центр «Академия», 2013. — 464 с. — (Сер. Бакалавриат).

ISBN 978-5-7965-7971-4

Учебник создан в соответствии с Федеральным государственным образовательным стандартом по направлению подготовки «Биология» (квалификация «бакалавр»).

На современном уровне в учебнике последовательно рассмотрены строение, развитие, физиология, экология, поведение, практическое значение всех классов типа Хордовые от Бесчерепных и Оболочников до Млекопитающих, а также типа Полухордовые.

Наряду с классическими сведениями в учебнике отражены новейшие результаты ультраструктурных и молекулярно-биологических исследований последних десятилетий, а также находки новых групп животных.

Для студентов учреждений высшего профессионального образования.

УДК 596(075.8)  
ББК 28.693.3я73

*Оригинал-макет данного издания является собственностью  
Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без  
согласия правообладателя запрещается*

© Дзержинский Ф. Я., Васильев Б. Д., Малахов В. В., 2013  
© Образовательно-издательский центр «Академия», 2013  
© Оформление. Издательский центр «Академия», 2013

ISBN 978-5-7965-7971-4

Зоология позвоночных относится к числу важнейших компонентов фундаментального биологического образования, и ей посвящаются обстоятельные общеобразовательные дисциплины, рассчитанные на студентов младших курсов биологических факультетов университетов. Соответствующие разделы биологической науки, несмотря на их во многом классический характер, достаточно динамично развиваются, что требует непрерывного совершенствования зоологии позвоночных как учебной дисциплины. Актуальность этой дисциплины поддерживается и тем, что наука о различных сторонах организации, жизнедеятельности позвоночных животных, их месте в биосфере и значении для жизни человека по-прежнему находит в природе неисчерпаемое множество объектов, загадок и проблем.

В учебниках, выпущенных за последние годы, как правило, достаточно полно излагаются материалы, касающиеся разнообразия позвоночных животных, вопросов их систематики, зоогеографии, биологии. В качестве примера можно привести книгу В. М. Константинова и С. П. Шаталовой (2004). В то же время вполне назрела необходимость усовершенствовать разделы данной дисциплины, освещающие внутреннюю организацию позвоночных животных и их приспособление к занимаемым природным нишам. Известные пособия, созданные в стенах Московского университета им. М. В. Ломоносова, такие как выдержавший 7 изданий (7-е — в 1966 г.) учебник под редакцией Н. А. Бобринского и Б. С. Матвеева или двухтомный учебник Н. Н. Карташева и Н. П. Наумова (1979), в своё время получили высокую оценку, но ныне стали малодоступны и в значительной степени устарели.

Учебник, предлагаемый вниманию читателя, написан учениками упомянутых авторов, долгое время преподававшими этот предмет под их руководством на биологическом факультете Московского университета им. М. В. Ломоносова.

Авторы стремились уделить повышенное внимание процессам взаимодействия органов тела, их взаимной координации, определяющим общие свойства целостного организма — свойства, которые в процессе приспособительной эволюции приходят к точному соответствию существенным для организма факторам внешней среды. Таким образом, в предлагаемом учебнике особый акцент сделан на адаптивной стороне организации позвоночных животных.

Предмет изучения в курсе зоологии позвоночных, строго говоря, несколько шире, его составляет тип Хордовые. Поэтому собственно позвоночным в изложении материала предшествуют подтипы Бесчерепные и Оболочники. А для лучшего понимания места хордовых в животном царстве и современного взгляда на их происхождение описана также организация типа Полухордовые, близкие к хордовым, представителей вторичноротых. Этот раздел написан В. В. Малаховым. Остальные разделы написаны совместно В. Д. Васильевым и Ф. Я. Держинским. При подборе иллюстраций к учебнику авторы стремились увеличить долю оригинальных рисунков.

При выполнении работы по составлению учебника авторы пользовались помощью многих коллег, которые дали им важные советы. Неоценимую помощь в редактировании текста и в подготовке иллюстраций авторам оказал К. Б. Герасимов, затем нужно упомянуть Л. П. Корзуна, Г. И. Гончарову, Т. И. Гринцевичене, А. Н. Кузнецова, Н. В. Хмелевскую, А. С. Северцова, В. В. Шахпаронова. Н. Н. Емельченко изготовила по просьбе авторов несколько десятков высококачественных оригинальных иллюстраций. На последнем этапе подготовки учебника неоценимую помощь авторам оказала Е. Е. Коваленко, детально проработавшая рукопись и давшая многие десятки ценных замечаний и советов. Всем названным коллегам, а также уважаемым рецензентам, сделавшим много конструктивных замечаний и предложений, авторы приносят глубокую благодарность.

С формальной точки зрения тип Хордовые представляет собой лишь один из нескольких типов многоклеточных животных, притом отнюдь не самый многочисленный. Он объединяет всего около 47 000 видов, тогда как, например, в типе Членистоногие видовое разнообразие одного лишь отряда Жесткокрылые сейчас оценивается более чем в 30 тысяч представителей. Да и по суммарной биомассе хордовые существенно проигрывают хотя бы круглым червям или даже паукообразным. Однако наше повышенное внимание к хордовым легко объясняется и тем, что к этой группе относятся хорошо знакомые нам обитатели окружающих нас ландшафтов — рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие и что представители этих классов освоили все среды обитания биосферы, а многие из них имеют всесветное распространение и, следовательно, наделены исключительным адаптивным потенциалом. Характерно, что даже по своим размерным показателям хордовые не имеют себе равных, поскольку длина их тела варьирует в пределах от нескольких миллиметров до нескольких десятков метров, а масса — от долей грамма до 150 тонн! Но, может быть, главная причина нашего исключительного интереса к хордовым состоит в том, что именно к этой группе животных относится и единственное разумное существо на Земле — человек. Стало быть, выстраивая эволюционную ретроспективу хордовых или, точнее говоря, позвоночных, мы, тем самым, невольно пытаемся вычленить некие ключевые признаки, которые не только объясняют причину несомненного эволюционного успеха высших представителей этой группы, но и дают нам возможность определить главные морфофизиологические слагаемые нашего собственного биологического портрета.

В качестве сугубо профессиональной задачи проблема происхождения хордовых вызрела ещё в недрах до-дарвиновского — классификационного — периода упорядочивания представлений о разнообразии органического мира, когда главным считался дифференциальный принцип — «чем одно живое существо (или группа) отличается от другого?». Этот принцип сохранял свой приоритет от Аристотеля до Ж. Б. Ламарка, что нашло прямое отражение в обозначении двух основных подразделений животного царства у этих величайших ученых: группа *Бескровных животных* в классификации Аристотеля превратилась в *Беспозвоночных* у Ламарка; а *Наделенные кровью* у Аристотеля были названы Ламарком *Позвоночными*.

В последарвиновскую эпоху, когда идея непрерывности и преемственности в развитии органического мира стала доминирующей, принципы классификации (систематики) живых организмов сменились на противоположные: «в чём выражается сходство (теперь мы говорим — генетическое родство) между разными живыми существами (или группами)?». Отсюда естественным стало стремление к поиску признаков сходства («родственных черт») между хордовыми и какими-либо группами беспозвоночных животных.

# ТИП ХОРДОВЫЕ (CHORDATA)

---

## Характеристика типа Хордовые

Известно, что для всех хордовых животных характерен единый план строения, основу которого формируют три специфических признака.

*Хорда* — это присущий всем представителям типа (по крайней мере, на некоторых этапах индивидуального развития) внутренний осевой скелет, упругий тяж, образованный трубкой, заполненной сильно вакуолизированными клетками; хорда развивается путем отшнуровывания от спинной стенки первичной кишки.

*Центральная нервная система* в виде трубки расположена на спинной стороне и развивается из эктодермы.

*Жабрные щели* — отверстия, соединяющие полость переднего отдела кишечной трубки (названного глоткой) с внешней средой.

Сюда можно добавить *общую схему* расположения органов (сверху вниз): центральная нервная система, осевой скелет (исходно — хорда), кишечная трубка, сердце.

Кроме того, хордовым присущи и некоторые признаки, встречающиеся также и у представителей ряда продвинутых групп беспозвоночных животных. К числу таких признаков относят: *билатеральную симметрию*, характерную для обладателей определённой брюшной стороны тела и определенного головного конца; *вторичноротость*, т. е. формирование ротового отверстия заново, вне связи с бластопором; наличие *вторичной полости тела*, выстланной клетками третьего зародышевого листка (мезодермы); *метамерию*, т. е. подразделение спинных частей мезодермы, её производных и частей нервной системы на вытянутый вдоль оси тела ряд сегментов.

## ПОДТИП БЕСЧЕРЕПНЫЕ (ACRANIA)

Представители подтипа Бесчерепные — ланцетники, объединяемые в класс Головохордовые (Cephalochordata). Наиболее популярный у нас вид ланцетника — *Branchiostoma lanceolatum*, один из 20 видов рода. Другой род, *Asymmetron* (у взрослых особей которого гонады располагаются только на правой стороне), включает 6 видов.

Головохордовые широко распространены в прибрежных умеренных и тропических океанических водах, в том числе и в Чёрном море, в частности в Севастопольской бухте. Первый экземпляр ланцетника, присланный в 1774 г. П. С. Палласу — молодому профессору Петербургской академии, был выловлен у побережья Британских островов — Корнуэлла (Англия). Уильям Яррелл опубликовал первый анатомический рисунок ланцетника, назвав его *Amphioxus* (Двух-

конечник) *lanceolatus*. Но двумя годами раньше О. Г. Коста назвал ланцетника *Branchiostoma* (Жабророт) и отнёс его к рыбам. С тех пор, по правилу приоритета, было принято современное научное название наиболее популярного вида ланцетника — *Branchiostoma lanceolatum* Pall. Работы А. О. Ковалевского по развитию ланцетника обнаружили уникальное сочетание признаков типичного хордового животного с некоторыми чертами беспозвоночных животных, что сделало ланцетника крайне желанной переходной формой — связующим звеном — между двумя царствами животных организмов. Именно этим объясняется исключительный исследовательский интерес к ланцетнику.

Обтекаемой **внешней формой тела** (рис. 1) ланцетник напоминает маленькую рыбку длиной до 6 см, но по отсутствию головы, парных плавников и хвостового плавника обычной для рыб формы легко понять, что перед нами нечто совсем другое. Плавники непарные в виде узкой каймы (рис. 1, 1, 4, 5), несколько расширенной в области хвоста. По брюху в передней половине тела проходит пара продольных валиков, которые называются метаплевральными складками (рис. 1, 8). Полупрозрачное тело заострено по концам, на переднем конце снизу открывается глубокая ниша — предротовая воронка, усаженная по краям тонкими параллельными щупальцами (рис. 1, 10). Образованные ими гребёнки могут перегораживать вход в предротовую воронку.

**Кожа.** Кожа ланцетника, как и у всех хордовых, состоит из двух слоёв, но каждый из них устроен проще, чем у позвоночных животных. Наружный слой — эпидермис — представляет собой однослойный эпителий из кубических клеток, покрытых тонким гомогенным слоем, напоминающим кутикулу. Глубокий слой, собственно кожа, или кориум, — тонкий и практически бесструктурный (студенистый) слой соединительной ткани с редко рассеянными клетками.

**Осевой скелет** образован гибким веретеновидным и к тому же слегка сжатым с боков стержнем, который тянется продольно через всё его тело. Это хорда (рис. 2, 4) — столб полужидкой ткани, заключённый в оболочку из прочных кольцевых волокон. Цитоплазма этих клеток с ядрами оттеснена крупными вакуолями к периферии; в результате её деятельности формируется волокнистая оболочка хорды. Тургором хорды обусловлена её упругость, благодаря которой она эффективно сопротивляется продольному сжатию (поскольку заполняющая её жидкость несжимаема, в этом состоит *принцип гидроскелета*), но не изгибам. Понятно, что сила продольного сжатия, которой нагружает хорду прилегающая к ней боковая мускулатура (см. ниже), создаёт в ней высокое давление полужидкого содержимого.

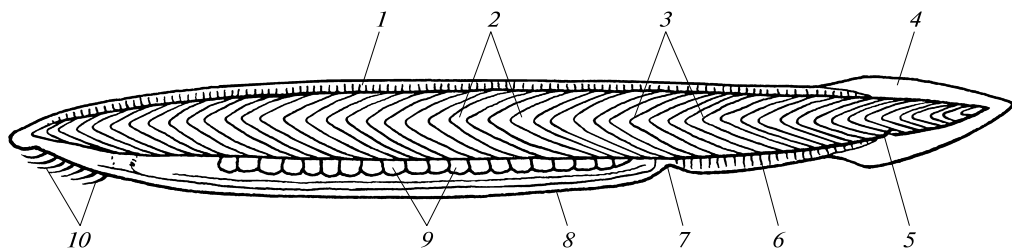
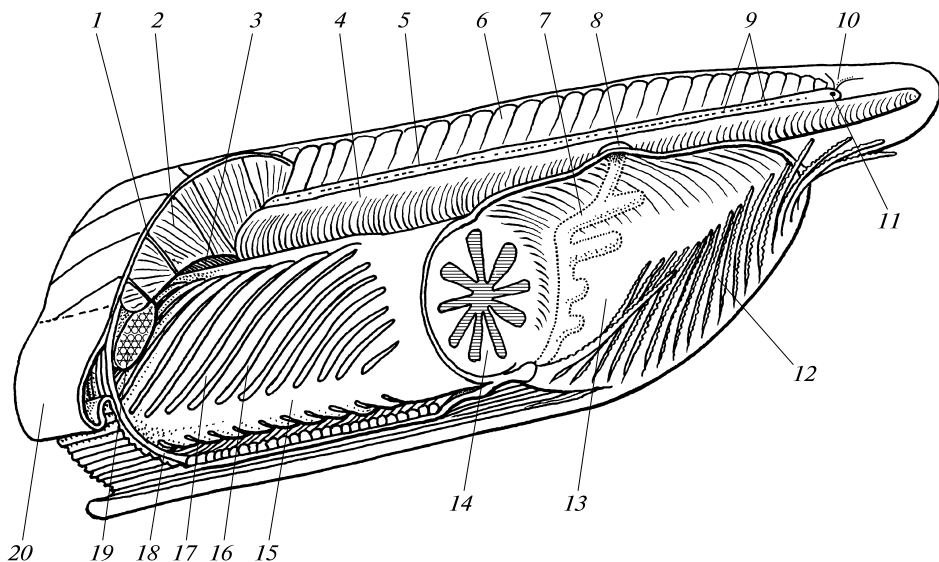
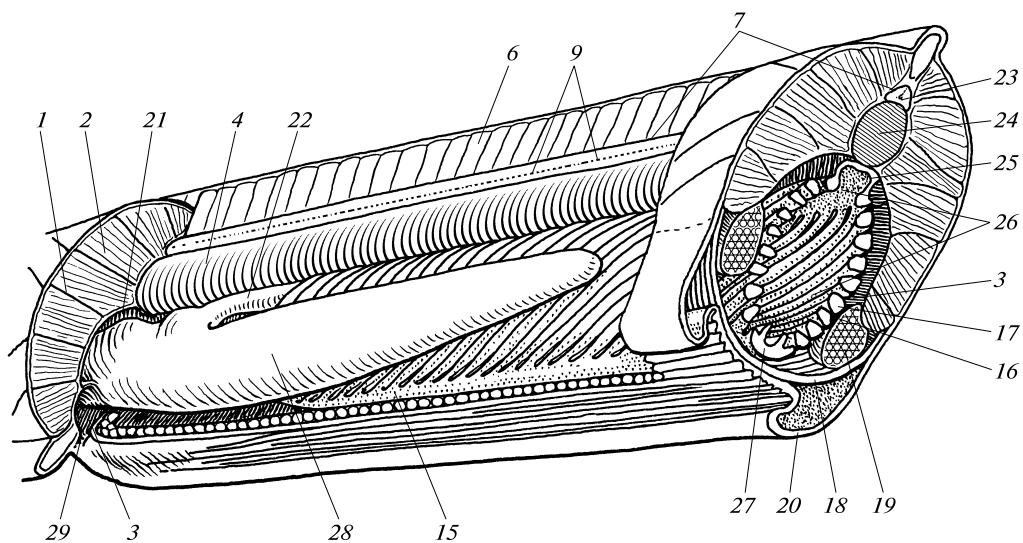


Рис. 1. Внешний вид ланцетника. Вид слева:

1 — спинной плавник с камерами; 2 — миомеры; 3 — миосепты; 4 — хвостовой плавник; 5 — анальное отверстие; 6 — подхвостовой плавник; 7 — положение атриопора; 8 — метаплевральная складка; 9 — гонады; 10 — щупальца предротовой воронки



A



B

Рис. 2. Схема внутреннего строения ланцетника. Вид вполоборота сбоку (справа), снизу и спереди:

A — передний конец тела; B — средний участок тела; 1 — миосепта; 2 — миомер; 3 — атриальная полость; 4 — хорда; 5 — нервная трубка; 6 — камера спинного плавника; 7 — мерцательный орган предротовой воронки; 8 — ямка Гатчека; 9 — просвечивающие глазки Гессе; 10 — ямка Кёлликера; 11 — непарный глазок; 12 — шупальца предротовой воронки; 13 — предротовая воронка; 14 — ротовое отверстие, прикрытое парусом; 15 — область эндостия; 16 — жаберная щель; 17 — глотка; жаберная перегородка; 18 — поперечная брюшная мышца; 19 — гонада; 20 — метаплевральная складка; 21 — наиболее типичная часть целома; 22 — начальный отдел кишки; 23 — невроцель; 24 — поперечный разрез хорды; 25 — наджаберная бороздка; 26 — полость глотки; 27 — эндостиль; 28 — печёночный вырост; 29 — атриопор



Чтобы хорда сохраняла площадь поперечного сечения, не раздувалась, требуется достаточно высокая прочность кольцевых волокон оболочки. Кроме того, хорда перегородена внутри многочисленными поперечными мышечными пластинками, каждая из которых образована одной клеткой. На тотальном препарате ланцетника эти мышечные клетки придают хорде вид монетного столбика. Они содержат горизонтальные мускульные волокна, с помощью которых соединяют и стягивают между собой боковые стороны оболочки, придавая хорде несколько сплюснутую с боков форму — овальную в поперечном сечении (рис. 2, Б, 2А). Мускульные клетки хорды имеют характерную поперечную исчерченность, но отличаются от клеток миомеров. Электронные микрофотографии обнаруживают их сходство с замыкающей мышцей моллюска — морского гребешка (*Pecten*).

Принцип гидроскелета находит применение также в устройстве каймы плавников, имеющей «арматуру» из плотно сомкнутых вытянутых пузырьков с жидкостью — плавниковых камер (рис. 2, б).

По бокам от хорды большой объём в теле ланцетника занимает так называемая **боковая (париетальная) мускулатура**, которая образована тонкими одноклеточными листками, содержащими продольные волокна (миофибриллы), и тянется на протяжении почти всего тела (она лишь немного короче хорды). Одностороннее сокращение этих волокон создает силу натяжения, которая в комбинации с противоположно направленной силой реакции несжимаемой хорды приводит к возникновению в теле изгибающего момента. Но простых изгибов тела вправо и влево для эффективного продвижения в воде недостаточно.

Ланцетники используют так называемое **ундуляционное плавание** (рис. 3), вероятно, составлявшее первичный способ локомоции, общий для всего типа хордовых. При ундуляционном плавании тело волнообразно изогнуто (напоминающая в плане форму синусоиды), и этот изгиб пробегает по телу спереди назад. Ланцетник как бы прокладывает в воде зигзагообразный тоннель и, выползая из него, продвигается вперёд. При этом косо ориентированная боковая поверхность тела наступает на окружающую массу воды, теснит и сдвигает её, в том числе и назад, тем самым получая на ней опору. Таким образом, волна, пробегающая по телу от переднего конца, создает тягу, т. е. усилие, толкающее пловца вперёд (при попятном движении волна движется от хвоста). Для такого пробегаания локомоторной волны по телу зона сокращения боковой мускулатуры также должна перемещаться, а это возможно благодаря тому, что последняя подразделена на множество коротких отрезков, сегментов, которые сокращаются не одновременно, а последовательно, с закономерным отставанием по фазе. Эти мышечные сегменты, миомеры (см. рис. 2, 2), отделены друг от друга соединительно-тканными плёнчатыми перегородками — миосептами (см. рис. 2, 1). Как мы увидим ниже, метамерная мускулатура, особенно у представителей подтипа позвоночных, навязывает сегментацию и многим другим органам тела, прежде всего нервам, кровеносным сосудам, частям осевого скелета.

Ундуляционное плавание ланцетника нужно признать довольно эффективным. Будучи потревожен, он способен плыть с неожиданно высокой скоростью — до 60 см/с (до 1,8 км/ч) в течение 50 с. Это составляет 13 длин тела в секунду, как вперёд, так и назад. Для форели предельная скорость — 10 длин/с. При помощи таких же ундуляционных движений ланцетник вбуравливается в рыхлый грунт песчаных банок (отмелей), на которых постоянно держится. Необходимая для этого прочность концов тела обеспечена хордой, которая тянется за пределы про-

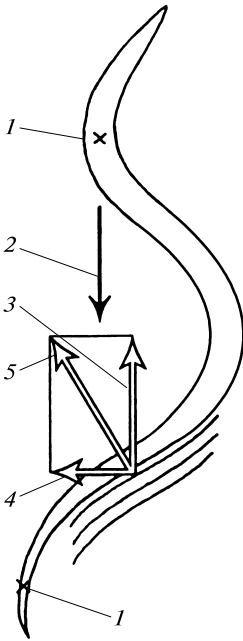


Рис. 3. Схема плывущего ланцетника. Вид сверху. Источники силы тяги при ундуляционном плавании. Показано нарастание амплитуды локомоторной волны от переднего конца тела к хвосту:

1 — вершина локомоторной волны; 2 — направление хода локомоторной волны; 3 — продольная составляющая силы реакции воды (источник силы тяги); 4 — поперечная составляющая силы реакции воды (на разных участках тела уравнивается); 5 — суммарная сила реакции воды на продвигающийся к хвосту фронт локомоторной волны (сила ориентирована перпендикулярно поверхности контакта тела с водой)

тяженности не только центральной нервной системы, но также первого и последнего мускульных сегментов. Если ланцетник зарывается передним концом тела, он способен перемещаться в песке по дуговидной траектории. Приблизившись к поверхности и высунув из песка переднюю часть тела, ланцетник надолго остаётся в таком наклонном положении предротовой воронкой вверх.

**Центральная нервная система** ланцетника представлена так называемой нервной трубкой (см. рис. 2, А, 5), которая тянется вдоль всего тела непосредственно

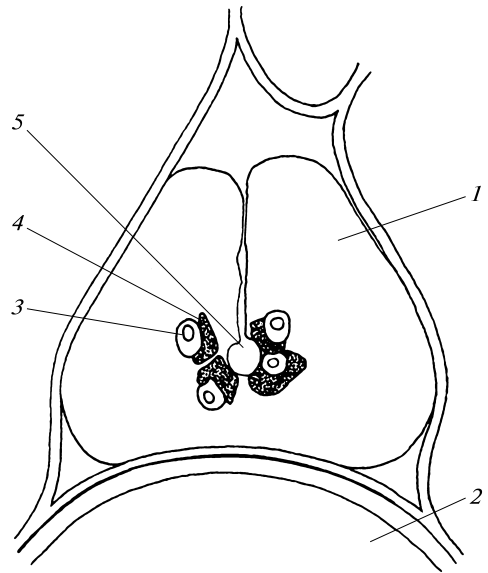
над хордой. Внутри нее проходит продольный канал под названием невроцель (см. рис. 2, Б, 23). В ходе эмбрионального развития ланцетника нервная трубка (см. рис. 7, К, 18) сворачивается из погружившегося продольно вытянутого участка эктодермы — так называемой нервной пластинки (см. рис. 7, Ж—И, 7). В отличие от позвоночных животных ланцетник не имеет такого важного эмбрионального зачатка, как нервный гребень, и, соответственно, его производных, в частности миелиновых оболочек на периферических нервах. Точно так же у ланцетника отсутствуют спинальные ганглии, и чувствующие волокна дорсальных корешков представлены отростками нейронов, расположенных двумя продольными колоннами внутри центральной нервной системы.

Передний конец спинного мозга ланцетника образует расширение в виде церебрального пузырька без утолщения его стенок, образованных одним слоем ресничных эпителиальных клеток, таким образом, нет никаких признаков феномена цефализации, столь характерного для позвоночных животных.

Высших **органов чувств** ланцетник не имеет, но его спинной мозг обладает определённой общей чувствительностью, в частности, к свету. В стенках центрального канала спинного мозга ланцетника располагаются многочисленные фоторецепторы — глазки Гессе (см. рис. 2, 9), представляющие собой взаимодействующую пару из пигментного колпачка (рис. 4, 4) и чувствительной клетки (рис. 4, 3). Пигментные клетки хорошо видны уже под лупой. Эти пары ориентированы по-разному, что позволяет ланцетнику различать направление падающего света. На переднем конце нервной трубки заметен единственный более крупный «глазок» (см. рис. 2, А, 11) — скопление пигментных клеток, не чувствительное к свету, но отбрасывающее тень на особые фоторецепторные клетки, расположенные позади. Ланцетник фотофоб, резкое нарастание освещённости вызывает у него реакцию бегства и затаивания.

Рис. 4. Схема расположения глазков Гессе на поперечном срезе нервной трубки:

1 — спинной мозг; 2 — хорда; 3 — светочувствительная клетка; 4 — пигментная клетка; 5 — невроцель



Другими источниками сенсорной информации у ланцетника служат механорецепторы на щупальцах предротовой воронки (см. рис. 2, А, 12), препятствующие попаданию в ротовую воронку крупных посторонних частиц, и хеморецепторы на лопастях паруса (см. рис. 2, А, 14), контролирующие поток пищевого материала.

От эмбрионального процесса погружения эктодермальной нервной пластинки сохраняется ещё след в виде воронкообразного ресничного углубления на левой стороне переднего конца тела ланцетника, против упомянутого переднего «глазка». С ним связаны нейроны, посылающие свои отростки (аксоны) к переднему концу нервной трубки. Это след невропора, остаточного соединения невроцеля с внешней средой, названный ямкой Кёлликера (см. рис. 2, А, 10).

Несмотря на слабую сенсорную оснастку и отсутствие поискового поведения, ланцетник способен к весьма протяжённым сезонным миграциям, например вдоль восточного побережья Соединенных Штатов. На зимовках в районе Флориды и в некоторых регионах у берегов Южного Китая и Юго-Восточной Азии ланцетник способен образовывать плотные скопления более 1 000 особей на 1 м<sup>2</sup> морского дна. В этих регионах ланцетника промысляют, употребляя его в пищу в сушёном и жареном виде.

**Пищеварительная система** ланцетника начинается с уже упомянутой выше предротовой воронки (см. рис. 2, А, 13), вход в которую контролируют снабжённые нервными окончаниями щупальца. На боковых стенках воронки на просвет видны участки ресничного эпителия в виде розовых (при окраске борным кармином) пальцевидных полос. Они совместно формируют мерцательный орган (см. рис. 2, А, 7), который гонит воду в глубь воронки, к ротовому отверстию. Покрытый мерцательным эпителием «потолок» воронки образует небольшой купол справа от хорды, который поднимается чуть выше её нижнего края. Это так называемая ямка Гатчека (см. рис. 2, А, 8).

Задняя стенка предротовой воронки образована тонкой эластичной перепонкой со звездообразным отверстием посередине. Это так называемый парус (см.

рис. 2, А, 14) и ротовое отверстие, которое у ланцетника, как и у всех вторичноротых животных, не образуется на месте бластопора (менее удачно называемого гастропором), а прорывается заново на противоположном конце тела.

Через ротовое отверстие вода со взвешенными в ней микроскопическими пищевыми частицами попадает в кишечную трубку. Пищеварительный тракт ланцетника прост по форме, не образует изгибов и петель. Его передний отдел сильно увеличен в поперечном сечении, имеет особое строение и называется *глоткой*. Главная особенность глотки заключается в том, что ее боковые стенки пронизаны многочисленными сквозными отверстиями — *жаберными щелями* (см. рис. 2, А, 16), ведущими во внешнюю среду (у взрослого ланцетника — в атриальную полость; см. ниже). Глотка растянута в высоту, занимая в теле ланцетника все пространство под хордой — до мускульной брюшной стенки, и сильно сплюснута с боков. Поэтому ее боковые стенки обширны и уплощены, они целиком превращены в густую решётку узкими, прямолинейными и косо ориентированными жаберными щелями. Разделяющие их жаберные перегородки (см. рис. 2, А, 17) построены на основе длинных стержней из плотной соединительной ткани. Фактически глотка сегментирована, подразделена жаберными щелями на метамеры, которые, в отличие от миомеров, именуются бранхиомерами. Количество щелей достигает 140 на каждой стороне. О важном значении столь большого числа свидетельствует его удвоение в ходе индивидуального развития за счёт врастания в готовые щели, разделяемые *первичными перегородками*, дополнительных *вторичных* (или язычковых) *жаберных перегородок*.

Свой микроскопический корм ланцетник вылавливает, отцеживает из воды при помощи слизевого фильтра на внутренней поверхности глотки. Каждая жаберная перегородка с трёх сторон покрыта мерцательным эпителием. Его поля, обращенные внутрь жаберной щели, гонят воду наружу, а обращенное в полость глотки поле участвует в перемещении сплошного слоя слизи, стекающего по её стенке. Понятно, что слизь, включающая нитевидные молекулы полисахарида (муцина), способна пропускать воду, но задерживает взвешенные в ней частицы. В перемещении слизи внутри глотки принимают участие несколько ресничных желобков. Во-первых, это проходящий по дну глотки *эндостиль* (см. рис. 2, Б, 27), который гонит слизь вперёд, во-вторых, огибающее изнутри ротовое отверстие *окологлоточное кольцо*, по которому она идёт к спине, и, в-третьих, *наджаберная бороздка* (см. рис. 2, Б, 25), продвигающая слизь назад. Считается, что слизь, секретлируемая многочисленными железистыми клетками эндостиля, сплошным слоем по обеим сторонам глотки течёт к спине под действием ресничек на обращенной внутрь поверхности жаберных перегородок. Передние концы этих слоев слизи предположительно удерживаются половинками окологлоточного кольца. Достигнув дорсальной стенки глотки, слои слизи объединяются в наджаберной бороздке и движутся по ней в виде сплошного жгута к входу в кишечник (см. рис. 2, Б, 22).

В эндостиле по бокам от продольного ряда жгутиковых клеток располагаются, чередуясь, несколько продольных полосок мерцательных и железистых клеток, выделяющих, помимо слизи, гормон щитовидной железы. Как показали эмбриологические исследования, у позвоночных закладка щитовидной железы формируется на поверхности дна глотки, откуда затем погружается в глубь мягких тканей. Таким образом, эндостиль может рассматриваться как эмбриональный и эволюционный предшественник щитовидной железы. Неслучайно её гормоны легко проникают

в организм через кишечник (люди при дефиците гормонов щитовидной железы восполняют его, принимая таблетки).

**Кишечник** устроен очень просто. Это прямая трубка без заметных расширений, которая оканчивается *анальным отверстием* (см. рис. 1, 5) вблизи заднего конца тела, слева от подхвостовой плавниковой каймы. Расположенный позади него отдел — собственно хвост — очень короток. Единственное существенное усложнение формы кишечника — полый слепой вырост его нижней стенки, довольно длинный и отогнутый вперёд, где он свободно лежит правее глотки. За определенное сходство с эмбриональным зачатком печени позвоночных и аналогичный характер кровоснабжения (см. ниже) это образование названо *печёночным выростом* (см. рис. 2, Б, 28). Подобно печени позвоночных его клетки богаты гликогеном и липидами. Однако к тому же здесь располагаются и многочисленные зимогенные (секретирующие ферменты) клетки, подобные тем, что располагаются в стенках кишки. Некоторые из них, похоже, способны не только к секреции, но и к фагоцитозу. Таким образом, пищеварительная система ланцетника сочетает внеклеточное и внутриклеточное переваривание пищи, что, очевидно, связано с его типом питания — микрофагией. Внеклеточное пищеварение осуществляется в слабо щелочной среде, протеаза относится к группе трипсинов. Никаких протеаз, работающих в кислой среде подобно пепсину, у ланцетника не обнаружено. Продвижение пищи по кишечнику осуществляется за счёт ресничной выстилки, которая особенно сильно развита в более толстостенном отделе кишечной трубки, расположенном несколько позади основания печёночного выроста. Здесь происходит вращение пищевого потока за счёт ритмичного поперечного движения ресничек.

Роль главного **органа дыхания** ланцетника, вероятнее всего, выполняет глотка с её жаберными щелями. Правда, у ланцетника нет жабр как специализированных органов дыхания, образованных нежными жаберными лепестками. Но огромная суммарная поверхность его жаберных перегородок, несомненно, образует важную предпосылку для эффективного газообмена вне зависимости от того, с чем связана главная адаптивная роль удвоения числа перегородок — с производительностью слизевого фильтра или же с интенсивностью диффузии газов. Представление о ведущей роли глотки как органа дыхания подкрепляется характером кровоснабжения жаберных перегородок (см. ниже), а также принудительным режимом циркуляции воды через жаберные щели. Кстати, обнаружено, что при пониженном содержании в воде растворённого кислорода интенсифицируется биение ресничек мерцательного эпителия глотки и увеличивается объём воды, прогоняемой им в единицу времени. Существует и другое мнение — будто более важную роль в осуществлении газообмена играет вся поверхность тела, покрытая уникально тонкой кожей. Но кожа включена в круг кровообращения параллельно большинству остальных органов и получает лишь малую долю циркулирующей крови, а её эффективному омыванию водой в течение заметной доли времени препятствует песок.

По характеру общей схемы **кровеносной системы** (рис. 5) ланцетник обнаруживает поразительное сходство с низшими позвоночными — круглоротыми и рыбами. В то же время по некоторым чертам организации этой системы он существенно проигрывает. У ланцетника эндотелиальная выстилка сосудов прерывиста, что мешает считать его кровеносную систему по-настоящему замкнутой. Далее, у ланцетника нет сердца, кровяные клетки редки, кровь бесцветна, т. е.

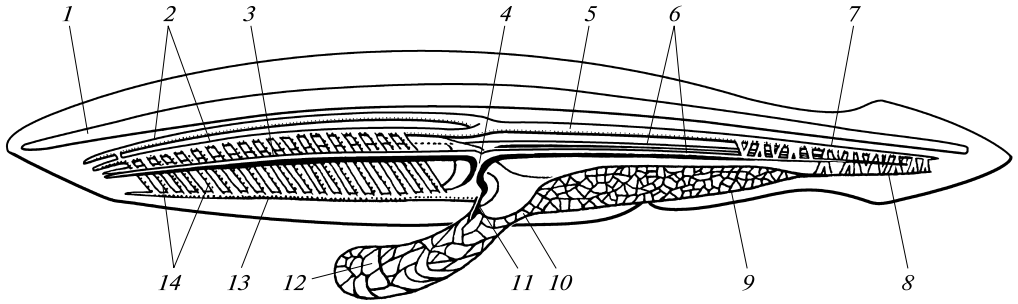


Рис. 5. Схема кровеносной системы ланцетника. Вид слева; печёночный вырост искусственно отогнут вниз за пределы контура тела:

1 — хорда; 2 — корни спинной аорты; 3 — левая передняя кардинальная вена; 4 — левый кювьеров проток; 5 — спинная аорта; 6 — задние кардинальные вены; 7 — хвостовая артерия; 8 — хвостовая вена; 9 — подкишечная вена; 10 — воротные вены печени; 11 — печёночная вена; 12 — воротная система печени; 13 — брюшная аорта; 14 — жаберные артерии

не имеет дыхательных пигментов. Она циркулирует благодаря слабой пульсации многих сосудов (см. ниже). Кислород же транспортируется просто за счёт его растворимости в воде.

Главным сосудом считается брюшная аорта (рис. 5, 13), которая несёт кровь сзади вперёд вдоль всей брюшной стенки глотки под эндостилем и даёт огромное количество ветвей — приносящих жаберных артерий (рис. 5, 14; по числу первичных жаберных перегородок). Эта кровь из них проходит через капилляры и лакуны жаберных перегородок и покидает их по выносящим жаберным артериям, имеющимся во всех перегородках (во вторичные перегородки кровь попадает из первичных по так называемым синаптикулям — тонким мостикам, пересекающим щели). Выносящие жаберные артерии собираются на спинной стороне глотки в пару продольных сосудов — корней спинной аорты (рис. 5, 2). Позади глотки они сливаются в лежащую непосредственно под хордой спинную аорту (рис. 5, 5), кровь по которой течёт назад; позади она переходит в хвостовую артерию (рис. 5, 7).

Венозная кровь направляется к области середины тела по двум парным венам — передним и задним кардинальным (рис. 5, 3, 6). На каждой стороне тела они объединяются в так называемые кювьеровы протоки, или общие кардинальные вены (рис. 5, 4), впадающие в основание брюшной аорты. Хвостовая вена (рис. 5, 8) тянется вперёд вместе с кишечником и соответственно называется подкишечной веной (рис. 5, 9). Впереди она подходит к стенкам печёночного выроста и разветвляется там, фактически образуя воротную систему печени. Соответственно конечный участок вены представляет собой воротную вену печени (рис. 5, 10). Воротная система печени присуща всем позвоночным, в печени осуществляется контроль и детоксикация приходящей от кишечника крови перед её поступлением в общее русло. Пройдя её, кровь попадает по печёночной вене (рис. 5, 11) в основание брюшной аорты.

Упомянутая выше пульсация, способствующая циркуляции крови, существует независимо в «венозном синусе» (основании брюшной аорты), вздутиях оснований приносящих жаберных артерий («жаберных сердец»), подкишечной вене и задних кардинальных венах. Эта пульсация редка, примерно один раз в 2 мин, и очевидно никак не координируется нервной системой.

**Полости тела** устроены у ланцетника очень сложно. Прежде всего, он обладает *целомом*, или *вторичной полостью тела*, наиболее типичная часть которой представляет собой брюшную полость (см. рис. 2, *Б*, 21), окружает кишечную трубку позади глотки. Целом выстлан брюшиной, её не сегментированной боковой пластинкой; так называемый париетальный листок выстилает изнутри стенки брюшной полости, откуда он переходит на кишечник, одевая его висцеральным листком. Над и под кишечником брюшина переходит на него со стенки полости в виде двойных листков — брызжеек.

В области глотки развита *околожаберная*, или *атриальная, полость* (см. рис. 2, 3), которая в существенной степени вытесняет целом. Атриальная полость окружает глотку снизу и с боков, именно в неё открываются жаберные щели. Она представляет собой захваченный внутрь тела участок окружающего пространства и, соответственно, выстлана изнутри кожей. Этот захват происходит у личинки в результате формирования и разрастания по бокам тела, над жаберными щелями широких метаплевральных складок (см. рис. 9, *II*, *III*, 5, 7); на их медиальных сторонах формируются карнизы, которые сближаются и в конце концов срастаются под глоткой. Позади остается отверстие — атриопор (рис. 2, *Б*, 29), — через которое из атриальной полости выводится вода. В дне атриальной полости имеется особая поперечная листовидная мышца (см. рис. 2, 18), позволяющая при необходимости сжимать атриальную полость — при этом вода выбрызгивается из атриопора и из ротового отверстия. Благодаря этому ланцетник может прочистить атриопор, вытолкнув из него песчинку, или изгнать из предротовой воронки заплывшего туда «незваного гостя».

Целом сохраняется в области глотки в виде узких каналов, прежде всего, под самой хордой (парный субхордальный целом), по бокам от наджаберной бороздки. Еще более узкие каналы проходят вдоль глотки под эндостилем, а также по наружной стороне первичных жаберных перегородок. Тонкой целомической прослойкой окружён и печёночный вырост. Как показывает эмбриональное развитие, обширные полости внутри метаплевральных складок также имеют целомическую природу.

Уровень развития **выделительной системы** характеризуется отсутствием почек — у ланцетника нет более или менее компактного органа, обладающего собственным выводным протоком. Его выделительная система построена по-сегментно — представлена парой протонефридиев (рис. 6, 10) на каждый сегмент. Нефридии размещены в области верхнего края глотки и приурочены к её сегментам — бранхиомерам (каждый включает одну первичную жаберную щель, разделённую на две вторичной перегородкой). Это короткие изогнутые трубочки, имеющие по несколько входов из маленьких целомических камер, отделившихся от субхордального целома, и одно выводное отверстие в верхний край атриальной полости. Каждый вход увенчан пучком специальных клеток — циртоподоцитов (рис. 6, *А*, 2), которые при помощи жгутиков (рис. 6, *Б*, 6) гонят жидкость из камеры целома и тем самым осуществляют фильтрацию из крови. Нефридии тесно связаны с кровеносными сосудами — каждый из них расположен при маленьком сосудистом сплетении, внутрь которого (в промежутки между сосудами) вдаются целомические камеры с пучками циртоподоцитов. Циртоподоциты устроены приблизительно так же, как звездчатые, или пламенные, клетки протонефридиев плоских червей и подоциты примитивных полихет. Каждая клетка снабжена решётчатой «юбкой» (рис. 6, *Б*, 5) из 10 параллельных микровил с промежутками

в 1 мкм шириной и жгутиком внутри, а также длинным жестким стебельком, напоминающим расческу с редкими зубьями — так называемой педицеллой (рис. 6, Б, 8). Жгутик гонит в полость нефридия жидкость из целомической камеры, поддерживая в ней разрежение как условие фильтрации из крови (ведь у ланцетника за отсутствием сердца не существует и артериального давления крови), а педицеллы не позволяют целомической камере спадаться.

Ланцетники раздельнополы. Их **репродуктивная система** так же, как и выделительная, носит поsegmentный характер и представлена многочисленными мешковидными гонадами (см. рис. 1, 9; рис. 2, 19). Яичники обычно чётко отличаются от семенников, поскольку яйцеклетки (диаметр около 0,1 мм) значительно крупнее сперматозоидов. Гонады располагаются в стенках тела по бокам от глотки и выпячиваются из них по направлению внутрь — в атриальную полость. Каждая гонада окружена целомом, зажатом до состояния узкой щели. После созревания гамет стенки гонад, окружающие их слои брюшины и кожа разрываются. Половые продукты выпадают в атриальную полость и через атриопор выносятся во внешнюю среду. Нерест ланцетников приурочен к определённом сезону, например у

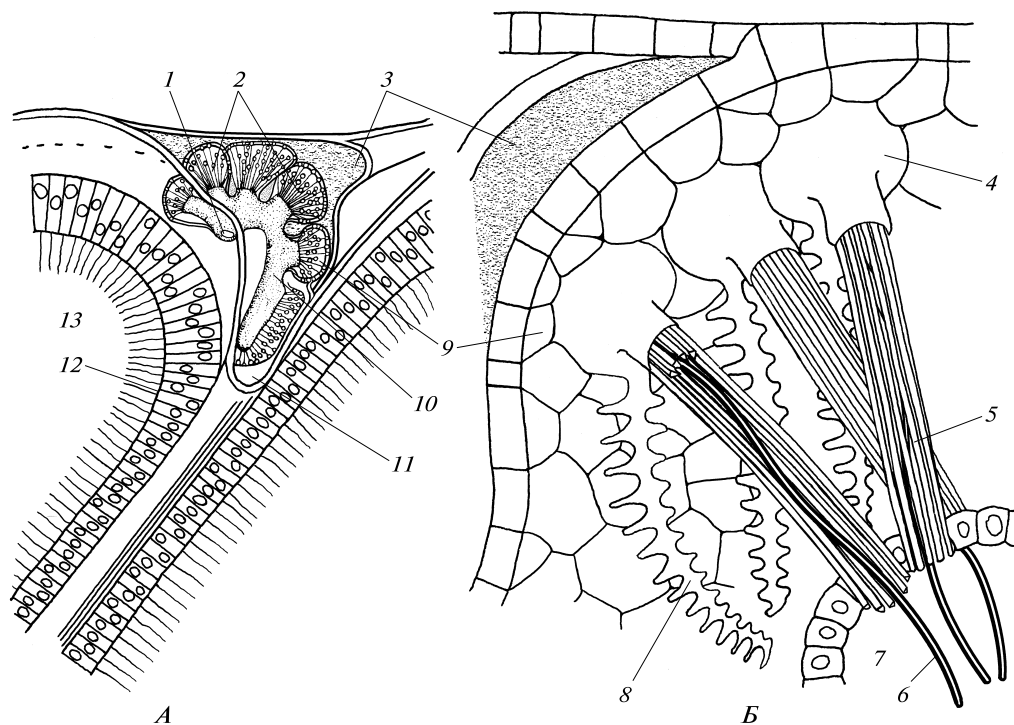


Рис. 6. Схема строения протонефридия:

А — обзорная схема вершины жаберной перегородки; Б — группа цитроподоцитов при большом увеличении; 1 — отверстие протонефридия в атриальную полость; 2 — группы цитроподоцитов; 3 — сосудистое сплетение (в системе корня спинной аорты); 4 — тело цитроподоцита; 5 — решётчатая трубка цитроподоцита; 6 — жгутик цитроподоцита; 7 — просвет протонефридия; 8 — педицелла цитроподоцита; 9 — целомический эпителий; 10 — протонефридий; 11 — ограниченные остатки целома, вытесненного атриальной полостью; 12 — мерцательный эпителий жаберной перегородки; 13 — вершина жаберной щели



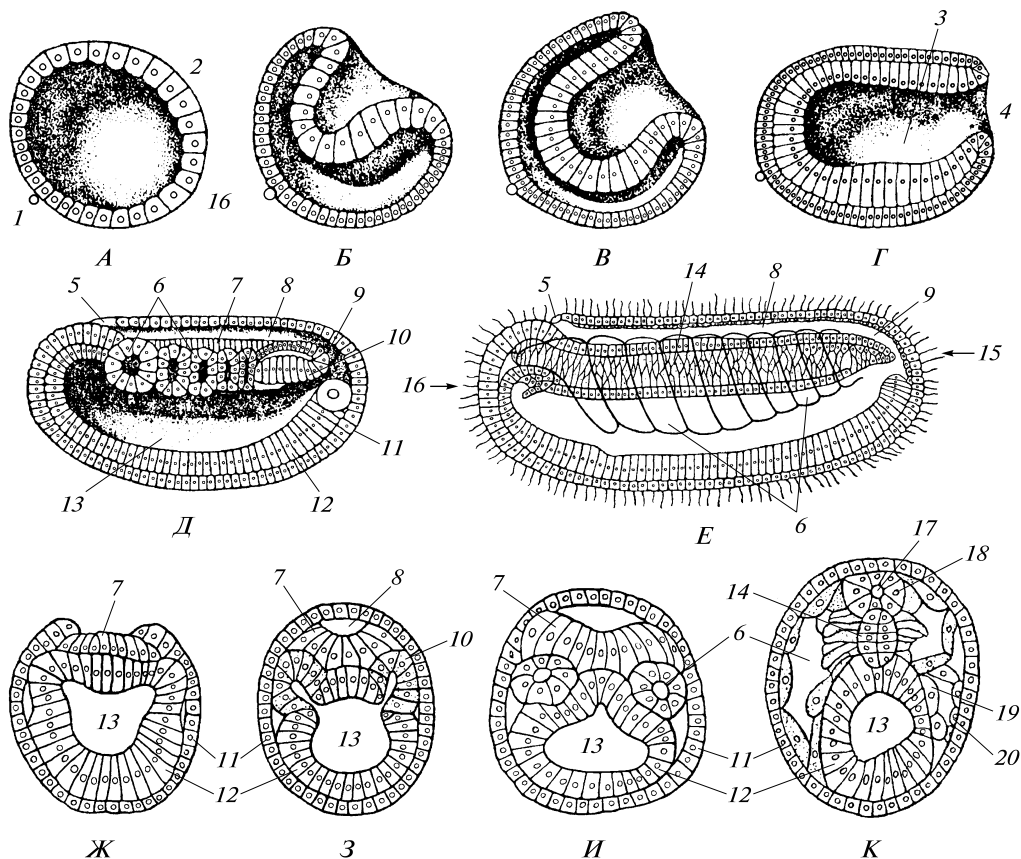


Рис. 7. Основные этапы раннего эмбриогенеза ланцетника:

*A—E* — продольные вертикальные разрезы зародышей (на *Д* плоскость разреза сдвинута вбок); *Ж—К* — поперечные разрезы зародышей; (*Б—Г* — процесс гастрюляции; *Д—К* — нейруляция, формирование хорды и мезодермы); *1* — анимальный полюс бластулы; *2* — вегетативный полюс бластулы; *3* — гастральная полость; *4* — бластопор (гастропор); *5* — невропор; *6* — целомические мешки (с участками вторичной полости тела); *7* — нервная пластинка; *8* — нервный канал; *9* — нервно-кишечный канал; *10* — мезодерма; *11* — эктодерма; *12* — энтодерма; *13* — кишечная полость; *14* — хорда; *15* — место будущего анального отверстия; *16* — место будущего рта; *17* — невроцель; *18* — центральная нервная система; *19* — висцеральный листок брюшины; *20* — париетальный листок брюшины

берегов Крыма — к летним месяцам. Половые продукты выметываются вскоре после захода солнца, оплодотворение происходит в воде, личинка ведет пелагический образ жизни, т. е. плавает в толще воды.

**Развитие ланцетника.** Поскольку запас желтка в олиголецитальном яйце ланцетника очень мал, оно подвергается почти равномерному дроблению. Плоскость первого дробления совпадает с плоскостью билатеральной симметрии, которая характерна уже для зиготы. Типичным для вторичноротых образом зигота подвергается радиальному дроблению, образует морулу, а затем полый шар — бластулу. Гастрюляция осуществляется путём вворачивания на ее заднем конце презумптивной (будущей) энтодермы, а также переползания внутрь на краю образовавшегося отверстия (бластопора) клеток будущей хорды (хордомезодермы) —

по центру и типичной мезодермы — по бокам от нее. В двухслойном зародыше хордомезодерма располагается в крыше первичной кишки архэнтерона (рис. 7, *Г, З; Ж, 13*), а зачаток типичной мезодермы — в её боковых стенках. После этого из крыши кишки выделяется цилиндрическая хорда (рис. 7, *К, 14*), типичная мезодерма (рис. 7, *З, 10*) выпячивается наружу и отшнуровывается, а энтодерма (рис. 7, *К, 12*) разрастается по направлению вверх и смыкается под ними, образуя крышу кишки. Типичная мезодерма при своём формировании делится на сегменты — будущие сомиты (рис. 7, *Д, Е, 6*). Самые передние из них сразу приобретают полость (миоцель, часть целома), как бы выхватывая её из полости кишки, т. е. обнаруживают энтероцельный способ формирования миоцелей (целомических полостей внутри сомитов), такой как у иглокожих, далее назад они возникают схизоцельно (т. е. путём расщепления сплошной клеточной массы). Со временем сомиты одной стороны сдвигаются на полшага назад, и возникает некоторая асимметрия, которая сохраняется пожизненно.

Нейруляция происходит под индуцирующим влиянием хордомезодермального зачатка. Значительный по площади участок эктодермы на спинной стороне зародыша, так называемая нейральная эктодерма, или нервная пластинка (рис. 7, *Ж—И, 7*), погружается под кожную эктодерму, которая отделяется от неё по краям, наползает сзади вперёд и к центру, и смыкается над ней (кроме переднего конца). После этого листок нейральной эктодермы сворачивается в продольную трубку, долго сохраняющую отверстие на переднем конце (рис. 7, *Д, Е, 5*). Задний её конец под прикрытием сомкнувшейся кожной эктодермы соединяется с бластопором, т. е. задним концом кишечника. Образуется нервно-кишечный канал (рис. 7, *Д, 9*), который позже прерывается в ходе формирования хвоста.

Передний конец первичной кишки заходит на стадии нейрулы дальше конца хорды, затем он разделяется на пару передних выпячиваний, которые могут быть наилучшим образом гомологизированы с первой парой целомических полостей. Позже у личинки левая полость образует ямку Гатчека (см. рис. 9, *1*, потом переходящую на правую сторону), а правая сливается у взрослого с общим целомом. Рот закладывается у личинки (рис. 8, *8*; рис. 9, *3*) на левой стороне тела в виде кольцевого утолщения стенки первичной кишки (личинка не имеет предротовой воронки), затем прорывается и сильно увеличивается в размерах, достигая длины 6 мускульных сегментов. После этого начинает появляться первый ряд жаберных щелей — так называемые первичные жаберные щели (рис. 8, *7*; рис. 9, *4*), принадлежащие, как показывает дальнейшее развитие, левой стороне тела. Но по-

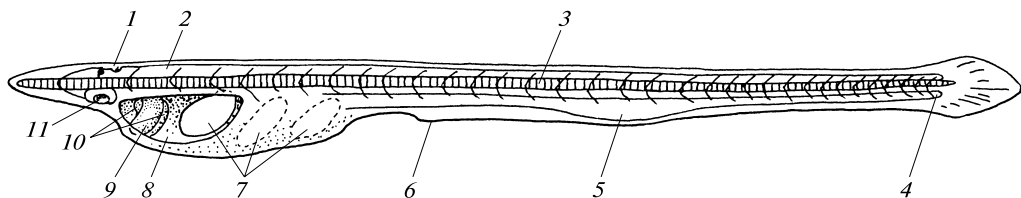


Рис. 8. Личинка ланцетника на стадии трех жаберных щелей, начавшая кормиться при помощи слизевого фильтра. Вид слева:

*1* — невропор; *2* — нервная трубка; *3* — хорда; *4* — анальное отверстие; *5* — кишка; *6* — зачаток метаплеуральной складки; *7* — жаберные щели; *8* — ротовое отверстие; *9* — зачаток эндостилия; *10* — колбовидная железа; *11* — ямка Гатчека

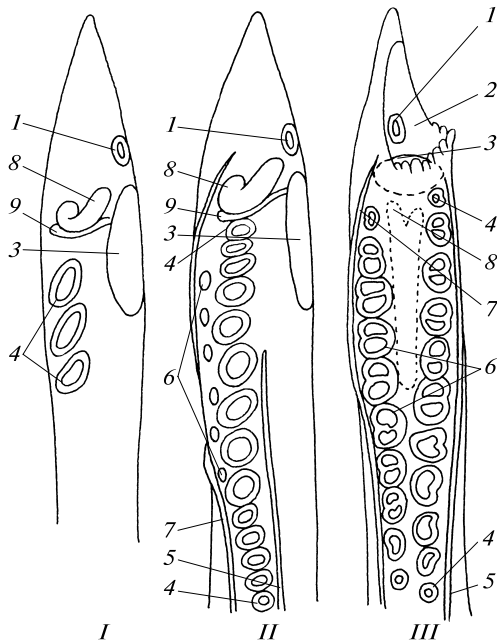


Рис. 9. Последовательные стадии развития ланцетника. Вид с брюха:

*I* — личинка (см. рис. 8); *II, III* — начало метаморфоза; *1* — ямка Гатчека; *2* — предротовая воронка; *3* — ротовое отверстие; *4* — первичные жаберные щели; *5* — левая метаплевральная складка; *6* — вторичные жаберные щели; *7* — правая метаплевральная складка; *8* — эндостиль; *9* — колбовидная железа

началу они располагаются справа, первая из них — против ротового отверстия. Поэтому передний конец тела личинки пронизан широким окном. Специальные венчики ресничек вызывают движение воды через него — широкий поперечный поток, а открывающаяся немного впереди ротового отверстия временная железа, называемая колбовидной (рис. 8, *10*), перегораживает его продольно ориентированной пеленой слизи. Эта слизь выхватывает из потока воды взвешенные микроскопические частицы и несёт их в кишечник.

Таким образом, у ранней личинки, которая плавает за счёт мерцательного эпителия покровов, уже включается питание при помощи слизевого фильтра. Плывущая планктонная личинка вращается около своей продольной оси по часовой стрелке, если смотреть сзади.

Прорываются новые первичные жаберные щели, количество их достигает 14, а в период метаморфоза выше их на правой стороне тела возникает ряд из восьми вторичных (по-настоящему правых) щелей. Постепенно первая первичная щель и последние пять закрываются, оставшиеся восемь переползают на левую сторону, устанавливается неполная билатеральная симметрия. Вблизи рта, по соседству с колбовидной железой, формируется компактное слизевое поле, с которым сливается остаток колбовидной железы. Это эндостиль (рис. 8, *9*; рис. 9, *8*), который смещается назад, продольно вытягиваясь между двумя рядами жаберных щелей. В последующем онтогенезе возникают третичные жаберные щели, формирующиеся на обеих сторонах.