

Министерство образования Республики Беларусь  
Учреждение образования «Витебский государственный  
университет имени П.М. Машерова»  
Кафедра зоологии

**С.М. Седловская**

# **ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЗООЛОГИЯ**

*Методические рекомендации*

*Витебск  
УО «ВГУ им. П.М. Машерова»  
2011*

УДК 591(075.8)  
ББК 28.6я73  
С28

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 6 от 24.10.2011 г.

Автор: старший преподаватель кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук **С.М. Седловская**

Рецензенты:

преподаватель кафедры естественнонаучных дисциплин УО «БарГУ», кандидат биологических наук *Д.С. Лундышев*; заведующий кафедрой экологии и охраны природы УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук, доцент *И.А. Литвенкова*

**Седловская, С.М.**

**С28**

Функциональная зоология : методические рекомендации / С.М. Седловская. – Витебск : УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2011. – 50 с.

В издании представлены методические материалы по курсу специализации «Функциональная зоология», примерный план лекций и лабораторных занятий, курс лекций с тестовыми заданиями, список рекомендуемой литературы.

Предназначено для студентов биологического факультета специальности «Биология (научно-педагогическая деятельность)» при изучении курса специализации «Функциональная зоология».

УДК 591(075.8)  
ББК 28.6я73

© Седловская С.М., 2011  
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2011

## СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ .....	4
ПРИМЕРНЫЙ ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН ИЗУЧЕНИЯ КУРСА.....	5
ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ЗООЛОГИИ. ПИТАНИЕ И ПИЩЕВАРЕНИЕ .....	5
ЦИРКУЛЯЦИЯ ГАЗОВ И ЖИДКОСТЕЙ. ОСМОРЕГУЛЯЦИЯ И ЭКСКРЕЦИЯ КАК ВАЖНЕЙШИЕ ГОМЕОСТАТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ .....	11
ПОДВИЖНОСТЬ КАК ХАРАКТЕРНОЕ СВОЙСТВО ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ ..	18
РАЗМНОЖЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ. РАЗВИТИЕ.....	23
СИСТЕМЫ КОНТРОЛЯ .....	32
ПОВЕДЕНИЕ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНОГО МИРА .....	40
ПРИМЕРНЫЙ ПЛАН ЛАБОРАТОРНЫХ ЗАНЯТИЙ .....	47
ЛИТЕРАТУРА .....	49

## ПРЕДИСЛОВИЕ

В издании представлены методические материалы по курсу специализации «Функциональная зоология», включающие примерный план лекций и лабораторных занятий, курс лекций с тестовыми заданиями, список рекомендуемой литературы.

Курс лекций рассчитан на 12 часов и изложен согласно учебной (базовой) программе по функциональной зоологии для высших учебных заведений по специальности 1-31 01 01 «Биология (научно-педагогическая деятельность)» (2009 г.).

Содержание методических рекомендаций включает обширные вопросы функциональной зоологии. В них рассматривается строение и функционирование отдельных систем органов животных, их физиологические особенности, связанные с обитанием в специфических средах.

Курс «Функциональной зоологии» призван обеспечить установление взаимосвязей между органами и их функционированием у различных животных, а также расширение уже имеющихся знаний студентов в области сравнительной анатомии и физиологии животных.

Для самопроверки усвоения и закрепления изученного материала после каждой лекции предусмотрены тестовые задания.

В издание включен примерный план лабораторных занятий, а также список основной и дополнительной литературы.

Методические рекомендации предназначены для использования студентами биологического факультета специальности «Биология (научно-педагогическая деятельность)» в качестве учебного пособия при изучении курса специализации «Функциональная зоология».

## ПРИМЕРНЫЙ ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН ИЗУЧЕНИЯ КУРСА

№ п/п	Темы занятий	лекции	лаборат.
1.	Общие сведения о функциональной зоологии. Питание и пищеварение	2	2
2.	Циркуляция газов и жидкостей. Осморегуляция и экскреция как важнейшие гомеостатические процессы	2	4
3.	Подвижность как характерное свойство живых организмов	2	2
4.	Размножение и жизненные циклы. Развитие	2	4
5.	Системы контроля	2	2
6.	Поведение живых организмов. Основные этапы эволюции животного мира	2	2
	ИТОГО:	12	16

### ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ЗООЛОГИИ. ПИТАНИЕ И ПИЩЕВАРЕНИЕ

#### Общие сведения о функциональной зоологии

Результатом длительной эволюции органического мира является разнообразие живых организмов, населяющих биосферу Земли. За 3,5 миллиарда лет на нашей планете возникло более 30 тысяч видов протистов, 500 видов миксомицетов, более 100 тысяч видов грибов, около 500 тысяч видов растений и более 1,7 миллиона видов животных. Несмотря на высокое видовое разнообразие, все живые организмы имеют общие черты организации и функционирования. Общие черты, свойственные всем без исключения организмам, следующие:

- ✓ высокая упорядоченность строения;
- ✓ обмен веществ и энергии;
- ✓ клеточная организация (за исключением вирусов);
- ✓ активная реакция на окружающую среду;
- ✓ развитие (онтогенез);
- ✓ размножение;
- ✓ эволюционное развитие (филогенез).

Перечисленные свойства подтверждают единство органического мира, несмотря на их разнообразие.

Характерными особенностями животных являются:

- ✓ гетеротрофность;
- ✓ клетки их тела ограничены тонкими оболочками, лишенными целлюлозы;
- ✓ их органы находятся внутри тела;
- ✓ они подвижны;
- ✓ их рост ограничен.

Комплекс этих черт (признаков) и характеризует животный организм, в отличие от всех остальных.

Рассмотрение функциональной организации животных в целом составляет предмет настоящего курса.

Задачи функциональной зоологии:

1. Углубить знания о строении тела представителей всех типов и классов животного мира, их систематическом положении и значении в природе и хозяйстве человека.

2. Уделить основное внимание процессам, протекающим в теле животных, обеспечивающим их нормальное существование в природе и продолжающимся в их потомстве.

3. Дать цельное представление о животных как об определенном уровне эволюции живого на нашей планете на основе характеристики функций живых организмов.

### **Питательные вещества как источник энергии**

Живым организмам необходима пища как источник энергии для осуществления своих функций, а также как материал для роста и обновления структур тела. Потребность в питательных веществах у всех животных почти одинакова. Животные, как гетеротрофы, должны питаться готовыми органическими веществами. Получение пищи, ее обработка в организме и удаление во внешнюю среду непереваренных остатков – одна из форм обмена веществом между организмом и средой его обитания.

Для обеспечения обмена веществ животным нужны примерно 0,25% встречающихся в природе химических элементов. Из них 11 элементов (99,9% всех атомов тела) входят в состав наиболее важных биохимических соединений. Это углерод, азот, водород, кислород, фосфор, сера, а также натрий, калий, кальций, магний и хлор, которые поддерживают электролитический баланс тканей. Необходимы и малые количества ионов металлов, имеющих в молекулах коферментов и гемоглобина.

**Питанием** называют добывание и поглощение пищи. Пища животных состоит из сложных соединений, которые не могут усваиваться и использоваться как источник энергии в целом виде. Крупные пищевые частицы должны быть расщеплены на более мелкие (вплоть до простых соединений), чтобы могли пройти через поры мембран стенок пищеварительной полости или стенки кишечника. Такое расщепление, происходящее с участием ферментов, называется **перевариванием пищи**, или **пищеварением**. В ходе переваривания органических соединений получают промежуточные вещества, или метаболиты, из которых уже синтезируются вещества собственного тела.

### **Механизмы питания животных**

Механизмы питания животных разных категорий могут значительно различаться. У простейших известны два способа приема пищи – пиноцитоз и фагоцитоз. В первом случае наблюдается «клеточное питье», а во втором – «клеточное заглатывание».

**Пиноцитоз** начинается с появления узкого впячивания клеточной мембраны – пиноцитозного канала. Затем на конце этого канала отделяется пиносомы – пузырек, окруженный мембраной и находящийся в цитоплазме. Здесь же происходит переваривание жидкого содержимого пузырька. Подобный процесс питания легко наблюдается у голых амёб.

**Фагоцитоз** очень распространен у самых разнообразных простейших. При этом заглатываются твердые кусочки пищи, такие, как одноклеточные водоросли, бактерии и т.п. В цитоплазме они также окружаются мембраной, образуя фагосомы, или пищеварительные вакуоли. Фагоцитоз считается древним способом питания, сохранившимся у простейших до нашего времени. Явления фагоцитоза, как показал еще в 1883 г. И.И. Мечников, широко распространены также у низших многоклеточных – губок, стрекающих и ресничных червей. У них отдельные клетки могут покидать стенку пищеварительной (гастральной) полости тела и внедряться в ее содержимое. Там они захватывают пищевые частицы и затем возвращаются в ткань стенки тела. Эти клетки из-за сходства с амебами получили название амебоцитов. И у высших животных есть кровяные клетки – фагоциты, которые захватывают попавших в кровь бактерий. Это открытие Мечникова легло в основу учения об иммунитете.

Фагоцитоз осуществляется либо в любом месте тела, как у голых амеб, либо в фиксированном через так называемый цитостом, или «клеточный рот», как у инфузорий. Переваривание твердой пищи проходит в пищеварительных вакуолях. Непереваренные остатки выбрасываются наружу также при помощи специальных вакуолей.

Паразитические протисты нередко питаются *осмотически*, т. е. поглощают необходимые вещества через клеточную поверхность. Крайне специализированные кишечные паразиты из ленточных червей также питаются осмотрофно. Продукты пищеварения типа молекул углеводов диффундируют из кишечника хозяина в тело червя. У таких червей пищеварительная система исчезла.

У многоклеточных характер пищи и способы ее получения очень разнообразны. Низшие имеют гастральную полость, открывающуюся наружу отверстием – устьем, или ртом. У губок стенка тела пронизана множеством каналов. У плоских червей кишечник имеет вид слепо замкнутой на конце трубки, состоящей из передней и средней кишки. Начиная с круглых червей, появляется третий отдел кишечника – задняя кишка и анальное отверстие. Каждый из отделов приобретает свои функции. Функциями передней кишки являются захват и механическая обработка пищи. Средняя кишка принимает на себя собственно пищеварительную функцию благодаря работе ферментов. Наконец, задняя кишка служит местом формирования экскрементов, откуда они выводятся через анальное отверстие.

### **Гетеротрофное питание**

Гетеротрофами называются организмы, использующие для питания готовые сложные органические соединения. Эти соединения дают гетеротрофам энергию, необходимую для их жизнедеятельности, а также служат источником веществ, идущих на поддержание и возобновление клеточной структуры и новообразование протоплазмы в процессе роста. Вместе с пищей гетеротрофы получают также коферменты и витамины, которые не синтезируются в их организме, но являются необходимыми для целого ряда клеточных процессов.

Выделяют следующие типы гетеротрофного питания:

**1. Голозойный.** Все организмы, питающиеся таким способом, захватывают пищу внутрь тела, где она подвергается перевариванию, превращаясь в небольшие растворимые молекулы, которые могут всасываться и усваиваться организмом. Свободноживущие голозойные организмы обладают специальным

пищеварительным трактом, в котором и протекают эти процессы. К голозойным организмам относятся большинство животных. Голозойный способ питания состоит из следующих этапов:

поглощение пищи → переваривание → всасывание → ассимиляция → экскреция.

**2. Сапрофитный.** Сапрофитами называются животные, питающиеся мертвым или разлагающимся органическим материалом. Все сапрофитные организмы выделяют ферменты непосредственно на потенциальный продукт питания, который под воздействием этих ферментов подвергается перевариванию. Растворимые конечные продукты такого переваривания всасываются и ассимилируются сапрофитом.

**3. Симбиоз.** Это одна из форм совместного существования двух различных организмов. Существуют две разновидности симбиоза – мутуализм и комменсализм:

– **мутуализм** — обоюдовыгодное сожительство двух разных видов, являющееся обязательным для обоих видов. Некоторые термиты (*Termitomyces*) в гнездах разводят грибы, которые не встречаются ни в окружающей почве, ни в телах термитов (в основном они используются в качестве корма для молодых личинок);

– **нахлебничество (комменсализм)** – тип пищевых взаимоотношений между двумя видами, когда один вид питается за счет другого, не нанося ему никакого вреда. Примерами являются нахлебничество песца по отношению к белому медведю, чепрачного шакала и африканского льва. Нахлебниками крупных хищных млекопитающих в разных регионах земли являются птицы-падальщики (грифы, стервятники, сипы, вороны и др.). Растительноядные животные дают приют фауне ресничных, например *Entodinium*, способных переваривать целлюлозу. Последние могут существовать в анаэробных условиях, подобных тем, которые имеются в пищеварительном тракте животных.

**4. Паразитизм.** Паразит обитает внутри или на поверхности тела другого организма и получает от него пищу и местообитание. В данном случае совместное существование выгодно только паразиту, тогда как хозяину его присутствие может приносить вред. Паразиты, обитающие на поверхности тела хозяина, называются эктопаразитами (клещи (*Acari*), блохи (*Aphanoptera*), пиявки (*Hirudinea*)); такие организмы не всегда ведут паразитический образ жизни. Паразиты, обитающие внутри тела хозяина, называются эндопаразитами (например, малярийный плазмодий (*Plasmodium vivax*), плоские черви (*Plathelminthes*). Паразитизм бывает обязательным (облигатным) и необязательным (факультативным).

Все разнообразие животного мира, исходя из места в пищевых цепях, экологи делят на фитофагов, зоофагов и сапрофагов, т.е. растительноядных, плотоядных (питающихся животной пищей) и потребляющих мертвую органику – опавшие листья, навоз или трупы животных.

В зависимости от пищи можно выделять потребителей частиц различного размера, мягких тканей, жидкостей, веществ, образуемых симбионтами, и т.д.

### Способы голозойного типа питания

Способы питания в зависимости от характера пищи показаны в таблице:

Тип пищи	Способ питания	Животные, использующие данный способ
Мелкие частицы	Питание с помощью псевдоподий	Амебы
	Питание с помощью ресничек	Инфузории
	Фильтрующий способ питания: * фильтрация с помощью щетинок * фильтрация с помощью ресничек	Мелкие ракообразные Пластинчатожаберные
	Образование слизистых ловушек	Брюхоногие моллюски
Крупные частицы или массы	Захват пищи с помощью щупалец	Кишечнополостные
	Заглатывание пассивных масс	Детритофаги, дождевые черви
	Соскабливание, перетирание	Улитки, морские ежи
	Грызущие и пережевывающие ротовые части	Насекомые
	Хватающие и заглатывающие ротовые части	Хищные плотоядные животные
Жидкости или мягкие ткани	Высасывание сока растений, нектара	Тли, пчелы, бабочки
	Наружное пищеварение	Пауки
	Поглощение через поверхность тела	Паразиты, ленточные черви
Питательные вещества, образуемые симбионтами	Использование внутриклеточных симбиотических водорослей	Инфузории, губки, коралловые полипы, плоские черви, двустворчатые моллюски

Типы питания и способы захвата пищи вырабатывались в процессе эволюционного развития. Среди животных выделяют *генералистов* и *специалистов*. Первых обычно называют *полифагами*. Они способны принимать в пищу объекты как растительного, так и животного происхождения. К этому типу можно отнести также фитофагов, которые питаются растениями из самых различных семейств. Такова, например,

саранча *Schistocerca americana*. Вторых называют **олигофагами**. Если это растительноядные животные, то круг кормовых растений у них ограничен одним семейством. К олигофагам можно отнести колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata*, грызущего листья пасленовых. Крайняя степень пищевой специализации – **монофагия** выражается в строгой приуроченности потребителя к единственному виду корма. Примером может служить гусеница тутового шелкопряда, питающаяся исключительно листьями тутового дерева (шелковицы).

### Переваривание пищи

Главная задача пищеварения состоит в расщеплении крупных и сложных молекул пищи с тем, чтобы их фрагменты могли пройти через стенку кишечника и проникнуть в полостную жидкость или в кровь.

Пищеварение может быть как внутриклеточным, так и внеклеточным. Внутриклеточное пищеварение – тот же фагоцитоз. Это более древний способ, и наблюдается он у простейших, губок (фагоцитами являются такие клеточные элементы, как хоаноциты и амебоциты) и ресничных червей. Внеклеточное пищеварение заключается в поглощении и всасывании клетками питательных веществ в жидком виде. В этом случае клетки кишечного эпителия и секретируют пищеварительные ферменты, и выполняют функцию всасывания.

В зависимости от субстрата пищеварительные ферменты подразделяются на протеазы, карбогидразы и эстеразы (главным образом липазы).

Переваривание белков в организме беспозвоночных проходит с участием протеаз, расщепляющих белки до аминокислот. Жиры расщепляются липолитическими ферментами до глицерина и жирных кислот. Особый случай переваривания пчелиного воска отмечен у гусениц восковой огневки – паразита пчелиных ульев. У морских беспозвоночных в организме также накапливаются воска, и их потребители – моллюски, актинии, креветки – способны их переваривать.

Углеводы перевариваются в организме животных с участием ферментов карбогидраз. Они расщепляют сложные сахара до моносахаридов. Особый случай представляет переваривание целлюлозы беспозвоночными. Насекомые-фитофаги, некоторые моллюски («корабельный червь»), питающиеся почти исключительно древесиной термиты постоянно сталкиваются с необходимостью переваривать целлюлозу. Ведь стенки растительных клеток содержат целлюлозу, и многие фитофаги в кишечнике имеют фермент целлюлазу. Однако большинство из них содержат в своем кишечнике симбионтов – простейших и бактерий (в отношении термитов это доказано экспериментально). Именно они ответственны за переваривание целлюлозы. Более того, в кишечной флоре термитов найдены и азотфиксирующие бактерии, которые служат добавочным источником белка.

С характером питания и переваримостью пищи коррелирует длина кишечника. У зоофагов (хищников) кишечник всегда короче, чем у фитофагов. Так, отношение длины кишечника к длине тела у хищного водного жука плавунца составляет 1:1, а у растительноядного майского жука – 7:1. Особенно длинный кишечник у сапрофагов. У навозника-скарабея он в 13 раз длиннее тела, а у других видов этой же группы средняя кишка, где проходят процессы

пищеварения, образует слепые отростки – дивертикулы, увеличивающие площадь пищеварения и всасывания.

Таким образом, пища является источником энергии и материалом для роста и развития животного организма. Потребности в питательных веществах у различных животных схожи, но выбор пищи и способы ее получения значительно различаются. Разнообразие пищи и способов ее получения является результатом длительного эволюционного развития и расхождения в разные экологические ниши.

### Тест

1. У простейших известны два способа приема пищи – пиноцитоз и фагоцитоз:  
а) да; б) нет.
2. Паразитические протисты питаются только осмотически:  
а) да; б) нет.
3. Путем соскабливания и перетирания пищи животные питаются мелкими частицами:  
а) да; б) нет.
4. Среди животных выделяют фитофагов, зоофагов и сапрофагов:  
а) да; б) нет.
5. Фильтрующий способ питания характерен для инфузорий:  
а) да; б) нет.
6. У монофагов круг кормовых растений ограничен одним семейством:  
а) да; б) нет.
7. Пищеварение может быть только внеклеточным:  
а) да; б) нет.
8. В зависимости от субстрата пищеварительные ферменты подразделяют на протеазы, карбогидразы и эстеразы:  
а) да; б) нет.
9. Карбогидразы расщепляют белки до аминокислот:  
а) да; б) нет.
10. У животных длина кишечника коррелирует с характером питания и перевариваемостью пищи:  
а) да; б) нет.

## **ЦИРКУЛЯЦИЯ ГАЗОВ И ЖИДКОСТЕЙ. ОСМОРЕГУЛЯЦИЯ И ЭКСКРЕЦИЯ КАК ВАЖНЕЙШИЕ ГОМЕОСТАТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ**

### Дыхание

*Дыханием* называют процессы поглощения кислорода и выделения углекислого газа. Это относится как к целому организму, так и к внутриклеточным процессам. Большинство водных животных (например, синий кит, плавунцы, большой прудовик и др.) извлекают кислород из воды, в которой он растворен, а наземные – дышат кислородом атмосферного воздуха. Очень мелкие животные могут получать кислород прямо через покровы тела, но большинство животных имеют специальные органы дыхания. Некоторые животные могут получать кислород из разложения органических соединений кислорода (анаэробный обмен).

Перемещение кислорода из внешней среды к клеткам организма обеспечивает **диффузия**, т.е. движение растворенного газа в направлении градиента концентрации от высоких концентраций к низким. Точно так же по градиенту концентрации, но в противоположном направлении перемещается  $\text{CO}_2$ . Диффузии часто помогает циркуляция крови. Кровь многих животных содержит специализированные белки, которые называют **дыхательными пигментами**. Они и переносят кислород, обратимо связывая его, а затем отдавая местам потребления. Это может быть гемоглобин, гемоцианин, хлоркруорин и т.д.

Большинство животных продолжают жить в той среде, в которой зародилась жизнь, т.е. в воде. Поэтому водное дыхание должно считаться первичным.

**Водное дыхание.** Многие мелкие водные животные получают кислород путем диффузии его через поверхность тела и специальных органов дыхания не имеют. Таковы, например, простейшие и мелкие свободноживущие плоские черви. Размеры их меньше 1 мм. Другой вариант – низкий уровень метаболизма у более крупных организмов, как, например, у медуз. У таких организмов тело плоское или нитевидное, или поверхность сложная (коралловые полипы), или же тело образует множество выступов – псевдоподий (ряд простейших) и т.д. Все эти особенности помогают получать кислород путем диффузии даже при увеличении размеров тела.

Более крупные животные не могут удовлетворить свои потребности в кислороде путем диффузии, поэтому имеют специализированные органы дыхания.

Если дыхательная поверхность вывернута наружу, образуя выпячивания, то такой орган называют **жаброй**. Если же дыхательная поверхность образует углубление или впячивание, то получившуюся полость называют **легким**. Этот термин употребляется независимо от того, что является дыхательной средой – вода или воздух. Только у наземных членистоногих (особенно у насекомых) дыхательная система совершенно иная. Она образована системой трубочек-**трахей**, открывающихся наружу дыхальцами, а внутри они ветвятся и подходят ко всем частям тела. Это одновременно и распределительная, и газообменная система.

Внешний вид жабр весьма разнообразен. Они могут быть перисто-разветвленными, как у многих полихет, иметь вид ктенидиев или пластинок, как у моллюсков, жаберных книжек – у мечехвостых, ножек – у иглокожих и т.д. Для снабжения кислородом важно, чтобы окружающая жаберы вода обновлялась.

Существуют различные механические устройства для перемещения воды над поверхностью жабр. У мелких организмов вентиляция осуществляется движениями самих жабр или создается работой ресничек или жгутиков, как у простейших, пластинчатожаберных моллюсков или губок. У крабов вода прогоняется над жабрами по принципу насоса, для этого есть специальные приспособления. У головоногих моллюсков газообмен сопряжен с передвижением тела. Они набирают воду в мантийную полость, где размещены жаберы-ктенидии, а затем с силой выбрасывают ее через сифон. При этом животное перемещается реактивным способом, т.е. силой обратного толчка.

Жабры могут выполнять и другие функции, не связанные с дыханием. Так, у животных-фильтраторов они играют роль сита, отсеивающего взвешенные в воде частицы пищи, которые затем поступают в рот. У личинок комаров, живущих в воде, жабры особого типа (так называемые анальные жабры) выполняют осмотическую регуляцию: всасывают из воды ионы, а дыхательная функция у них незначительная.

В природных водоемах часто наблюдается низкая концентрация кислорода. Реакция водных животных на это различна. Одни из них реагируют на низкую концентрацию  $O_2$  такой перестройкой вентиляции и кровообращения, что потребление кислорода остается на прежнем уровне. Этих животных называют *регуляторами*. У других же потребление кислорода изменяется параллельно концентрации  $O_2$  во внешней среде. Их называют *конформерами*.

**Воздушное дыхание.** Для наземных животных поддержание водного баланса – одно из условий жизни, и потеря воды в больших количествах означает гибель. Наземные животные за долгое время своей эволюции выработали ряд приспособлений, препятствующих потере влаги организмом. Одно из них связано с устройством дыхательной системы. Поверхности газообмена в ней, как правило, находятся в специализированных дыхательных полостях, а не на поверхности тела. Доступ воздуха при этом ограничивается и регулируется. Только в сырых местах возможен газообмен через поверхность тела, например, у дождевых червей. Основными органами дыхания наземных животных являются легкие и трахеи. Только у видов, недавно проникших в наземные местообитания, сохранились жабры. Таковы сухопутные крабы. У одного из них – пальмового вора имеются жесткие жабры, пригодные и для воздушного дыхания. Более того, если краба долгое время держать в воде, не давая выйти на сушу, он погибает.

Легкие беспозвоночных относятся к типу диффузионных. Они характеризуются тем, что обмен воздухом с окружающей атмосферой осуществляется только за счет диффузии, без вентиляции. Такие легкие имеют легочные моллюски, скорпионы, некоторые пауки и отдельные представители равноногих раков (*Isopoda*). Во многих случаях диффузионные легкие имеют складчатую внутреннюю выстилку («книжные легкие»), увеличивающую их активную поверхность.

У насекомых, многоножек и ряда пауков кислород воздуха поступает непосредственно к клеткам, а не переносится кровью. Эта система получила название *трахейной*. Особенно развита она у насекомых. На некоторых сегментах их тела имеются парные отверстия – дыхальца, или стигмы, по одному с каждой стороны. Они ведут в заполненные воздухом полости, от которых внутрь тела отходят трубочки – трахеи. Трахеи многократно ветвятся, постепенно уменьшаясь в диаметре, пока концевые трубочки – трахеолы не достигнут диаметра менее одного микрона. За исключением трахеол, вся система заполнена воздухом, густо оплетая органы и ткани насекомого. Трахеолы проникают даже в отдельные клетки. Кислород и углекислый газ перемещаются по трахеолярным трубочкам путем диффузии. Самые крупные воздухоносные полости нередко вентилируются с помощью движений окружающих мышц и наружного скелета, особенно во время полета. Дыхальца

же могут открываться и закрываться с помощью клапанов. Дыхание насекомых не зависит от системы кровообращения.

### Кровообращение

**Кровообращение** – один, из процессов, осуществляющих циркуляцию в организме особой жидкости – крови, или гемолимфы. Эта жидкость выполняет много важных функций, основными из которых являются:

- ✓ транспорт газов;
- ✓ перемещение продуктов пищеварения от пищеварительного тракта к тканям и местам их накопления, а затем и от них;
- ✓ транспорт метаболитов;
- ✓ движение веществ, подлежащих выделению из тканей, к выделительным органам;
- ✓ перенос кровяных клеток;
- ✓ создание силы гидростатического давления в отдельных частях тела (у насекомых это обеспечивает расправление крыльев при выходе бабочек из куколки, у пауков – разгибание ног и т.д.).

Самыми существенными функциями крови являются транспорт газов (кислорода и диоксида углерода) и поддержание внутренней среды организма, т.е. **гомеостаза**. У беспозвоночных животных кислород переносится гемолимфой, или кровью, в виде простого раствора. Так происходит у многих моллюсков (кроме двустворчатых), скорпионов, крабов, многощетинковых морских кольчатых червей. У других же дыхательные пигменты находятся внутри клеток, например у плеченогих, приапид, многих насекомых и низших ракообразных.

В качестве дыхательных пигментов у беспозвоночных служат медь или железосодержащие белки, такие, как гемоцианин, гемоэритрин, хлоркруорин или даже гемоглобин. Наиболее важным свойством крови является способность обратимо связывать кислород с молекулой дыхательного пигмента.

По мере того как кровь проходит через ткани и отдает кислород, она одновременно вбирает в себя углекислый газ, который затем выводится через кожу или органы дыхания.

У многих беспозвоночных имеются хорошо развитые системы циркуляции. Известны два их типа: **незамкнутая**, или открытая, и **замкнутая**. При незамкнутой системе, которая характерна для моллюсков, членистоногих и иглокожих, циркуляция происходит в полости тела (целоме, или гемоцеле). У животных, имеющих **замкнутую систему циркуляции**, кровь течет по сосудам со стенками и в полость тела из них не выходит. Для обеих систем необходимы пропульсаторные органы – мышечные насосы, обычно называемые сердцами, или сердечными трубками. Например, в замкнутой кровеносной системе дождевого червя различают два крупных сосуда – спинной и брюшной, проходящих над и под кишкой. По спинному сосуду кровь движется сзади наперед, по брюшному – спереди назад. В каждом сегменте червя продольные сосуды соединяются кольцевыми сосудами. Все сосуды, кроме брюшного, способны к сокращению своих стенок за счет одевающих их мышц. Эти пульсирующие сосуды получили название **сердец**.

Кровь движется благодаря сократимости отдельных участков спинного и кольцевых сосудов. В данном случае единого сердца нет.

Многие беспозвоночные имеют другой тип кровеносной системы – **незамкнутую**, или открытую. Она характерна для членистоногих, моллюсков (кроме головоногих), иглокожих. У моллюсков есть сердце, как правило, состоящее из желудочка и предсердия, имеются крупные сосуды, но капилляров нет. Конечные разветвления сосудов открываются в полость тела – щелевидные просветы ткани (синусы и лакуны), а из них гемолимфа засасывается конечными разветвлениями венозных сосудов.

У членистоногих с незамкнутой кровеносной системой гемолимфа заполняет полость тела и промежутки между органами, которые она омывает, и лишь частично заключена в пропульсаторный орган – **спинной сосуд**. Это трубка, одетая мышцами и подвешенная на коротких тяжах к спинной стенке тела. Сосуд подразделяется на заднюю часть – **сердце**, состоящее из способных к пульсации камер, и переднюю – **трубчатую аорту**, в которой нет камер. Камеры сердца имеют пару боковых отверстий – **остий**, снабженных клапанами, открывающимися внутрь. Через остии кровь из полости тела всасывается в камеры. Между камерами тоже есть клапаны. Задний конец сердца обычно замкнут, передний конец аорты открыт. С нижней стенкой сердца связаны особые крыловидные мышцы. Они расположены посегментно, и их волокна прикрепляются к стенке сердца.

Кровь движется по спинному сосуду сзади наперед благодаря последовательной пульсации камер сердца и работе мышц. При расширении камеры кровь входит в нее через остии, а при сокращении создающееся кровяное давление раскрывает передние клапаны, смыкает задние и движет кровь вперед. Аорта достигает головы, где обрывается отверстием, через которое кровь вытекает в полость тела. Здесь она движется спереди назад и затем снова поступает в сердце. Дополнительные «сердца» в виде ампул нередко расположены в придатках тела насекомых – усиках, ногах и крыльях.

Таким образом, при незамкнутой системе кровь течет медленнее, но зато она непосредственно соприкасается с клетками окружающих тканей, поскольку их не разделяют стенки сосудов. Но замкнутая кровеносная система более динамична, через обширную сеть капилляров она контактирует с большим количеством клеток, чем незамкнутая. У последней есть еще одна важная функция. Она играет роль гидростатического скелета. Только у насекомых незамкнутая кровеносная система не используется для транспорта кислорода.

### **Осморегуляция и экскреция**

**Гомеостаз** – динамическое поддержание постоянства внутренней среды – является условием независимого существования организма. Гомеостаз обеспечивается несколькими процессами, протекающими в теле животных. К ним относятся:

- ✓ осморегуляция;
- ✓ регуляция ионного состава;
- ✓ выделение конечных продуктов обмена, главным образом азотистых соединений (экскреция).

В зависимости от того, в какой среде живет животное – водной или наземной, – задачи поддержания постоянных концентраций воды и растворенных в ней веществ меняются. Они совершенно различны в морской воде, пресной и на суше.

У обитателей морей, где концентрация растворенных солей, главным образом NaCl, достигает 3,5% (в 1 л морской воды содержится 35 г солей), жидкости тела *изоосмотичны* морской воде. Эти животные являются *осмоконформерами*. Они не способны регулировать осмотическую концентрацию жидкостей тела, она изменяется так же, как в окружающей среде. Пресноводные животные по отношению к окружающей среде являются *гиперосмотичными*.

И в морской, и в пресноводной среде есть животные, по-разному относящиеся к изменению солености воды. По отношению к солености воды животных делят на *стеногалинных* и *эвригалинных*. Первые не выносят колебаний солености, вторые же могут выносить их, конечно, в определенных пределах.

Между осмо- и ионной регуляцией у животных существует тесная связь. Не менее тесна она между этими процессами и экскрецией.

*Экскреция* – это выведение из организма продуктов распада белков и аминокислот. В случае поступления с пищей слишком большого количества аминокислот, а также при катаболизме белков в организме появляется их избыток. В дальнейшем при окислении аминокислот образуются кетокислоты и аммиак. Кетокислоты могут использоваться дальше, но аммиак, как очень токсичное вещество, должен быть либо выведен из организма, либо переведен в безвредное состояние. Аммиак легко растворим в воде и у водных животных успешно выводится через покровы тела или жабры. Тип выделения, при котором главным экскретом является аммиак, называется *аммониотелией*. Он характерен для водных беспозвоночных.

У некоторых групп животных аммиак превращается в менее токсичное соединение – мочевину. Экскреция азота в виде мочевины называется *уреотелией*. Этот тип экскреции характерен для кольчатых червей и моллюсков.

У наземных беспозвоночных, как и у рептилий и птиц, основным экскретом является мочевая кислота. Основанный на ней тип выделения называется *урикотелией*. Мочевая кислота – это один из пуринов. Другим пурином, также экскреторного характера, является гуанин у пауков. Эти продукты появились в эволюции в связи с их малой токсичностью и низкой растворимостью. Поэтому они выводятся в кристаллическом состоянии.

*Органы выделения* у животных весьма разнообразны, хотя их функции во многом схожи. Только у кишечнополостных и иглокожих (из беспозвоночных) экскреторные органы не обнаружены. У простейших и губок в этой роли выступают *сократительные вакуоли*. Они гиперосмотичны по отношению к среде, и поверхность их проницаема для воды. Поэтому им постоянно приходится выводить ее из организма. При этом утрата растворенных веществ компенсируется путем активного поглощения солей из внешней среды.

Кишечнополостные не имеют специальных органов, или органелл, для выделения, и аммиак, образующийся в процессе обмена, путем диффузии выходит из клеток прямо в воду.

У плоских червей отходы метаболизма в большом количестве выходят в кишечник и выводятся из организма через ротовое отверстие. Но определенная их часть поступает в систему канальцев *протонефридиев*, выполняющих и выделительную, и осморегуляторную функцию.

У кольчатых червей присутствуют *метанефридии*, внутренние концы которых открываются воронками в полость тела – целом. Жидкость из целома попадает в метанефридии через воронку.

**Почки** моллюсков – это видоизмененные метанефридии. У них первоначальная жидкость образуется путем ультрафильтрации крови. В этой жидкости растворены те же вещества, что и в крови, за исключением белков.

У ракообразных органом экскреции служат *антеннальные*, или *зеленые, железы*. Пара этих желез расположена в голове. Каждая железа состоит из мешка, за которым следуют длинный извитый экскреторный каналец и мочевого пузыря. Выделительное отверстие открывается у основания антенны. Моча в этой железе образуется путем фильтрации и реабсорбции.

Выделительная система насекомых состоит из трубочек, так называемых *мальпигиевых сосудов*. У разных насекомых число их сильно варьирует – от двух до нескольких сотен. Каждый сосуд открывается в кишечник на границе между средней и задней кишками. Противоположный конец сосуда слепо замкнут и находится в полости тела насекомого. Функционирует мальпигиев сосуд следующим образом. В его просвет активно проникает калий, а за ним под влиянием осмотических сил вода. В результате этого в просвете накапливается много богатой калием жидкости, которая переходит в заднюю кишку. Там растворенные вещества и значительная часть воды реабсорбируются, а мочевиная кислота, проникшая в жидкость в виде растворимого в воде урата калия, выпадает в осадок. Смесь мочи и непереваренных остатков пищи через прямую кишку выбрасывается наружу. Вода вместе с растворенными веществами извлекается обратно в задней кишке и специальном приспособлении – ректальном комплексе. Таким образом, экскреция идет без значительной потери воды, что особенно важно для чисто наземных животных.

### Тест

1. Если дыхательная поверхность вывернута наружу, образуя выпячивания, то такой орган называют:  
а) жаброй; б) легким; в) трахеями.
2. Если дыхательная поверхность образует углубления или впячивания, то получившуюся полость называют:  
а) легким б) жаброй; в) трахеями.
3. Водных животных, у которых потребление кислорода изменяется параллельно концентрации кислорода во внешней среде, называют:  
а) регуляторами; б) осмоконформерами; в) конформерами.
4. В качестве дыхательных пигментов у беспозвоночных животных служат:  
а) медь; б) железосодержащие белки; в) а + б.

5. Незамкнутая кровеносная система не используется для транспорта кислорода у:  
а) насекомых; б) моллюсков; в) иглокожих.
6. Пресноводные животные по отношению к окружающей среде являются:  
а) изоосмотичными; б) гиперосмотичными; в) а + б.
7. Тип выделения, при котором главным экскретом является аммиак, называется:  
а) уреотелия; б) урикотелия; в) аммонителия.
8. Гомеостаз в организме животных обеспечивается:  
а) осморегуляцией;  
б) регуляцией ионного состава;  
в) выделением конечных продуктов обмена.
9. При урикотелии главным экскретом является:  
а) мочевины; б) аммиак; в) мочевиная кислота.
10. Тип экскреции «уреотелия» характерен для:  
а) водных беспозвоночных; б) кольчатых червей и моллюсков; в) пауков.

## ПОДВИЖНОСТЬ КАК ХАРАКТЕРНОЕ СВОЙСТВО ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

### Подвижность

**Подвижность** – одно из характерных свойств животных организмов. Даже так называемые «сидячие», или прикрепленные, животные совершают определенные движения, что выражается в сокращении или вытягивании длины тела, подвижности щупалец или биении ресничек, подгоняющих воду ко рту. Большинство же животных способны к **локомоции**, или передвижению в пространстве.

Все виды движений позволяют:

- ✓ увеличивать интенсивность питания и газообмена,
- ✓ избегать неблагоприятных условий среды,
- ✓ активизировать процессы расселения,
- ✓ повышать вероятность встречи с особями противоположного пола при половом размножении.

На клеточном уровне отмечается подвижность протоплазмы. Это подтверждается цитоплазматическими токами, которые нередко приводят к изменениям формы клеток. Токи цитоплазмы осуществляются за счет энергии внутриклеточного метаболизма, а поставщиком энергии для белкового взаимодействия, приводящего к движению, служит АТФ. В результате цитоплазматических токов у амёб выдвигаются псевдоподии, с помощью которых они захватывают пищу и участвуют в движении. Сами цитоплазматические движения зависят от свойств. Они обнаружены во всех сократимых структурах.

Основными механизмами движения у беспозвоночных являются **амебoidalное**, **мерцательное** (ресничное) и **мышечное**. Несмотря на морфологические различия между клетками, механизмы, приводящие к изменению их формы, сходны: все они включают зависимое от АТФ образование поперечных мостиков между микрофиламентами.

### Амебоидное движение

Это движение наиболее характерно для амеб. У позвоночных животных к амебоидному движению склонны лейкоциты крови. Внешне это движение выглядит как образование выростов цитоплазмы – псевдоподий, или ложноножек. Они бывают разной формы и размеров и носят названия: лобоподий, аксоподий или филоподий. У амебы протей (*Amoeba proteus*) псевдоподии лопастевидные (лобоподий). Этот вид локомоции тесно связан с токами цитоплазмы. На конце выдвигающейся псевдоподии можно различить гиалиновую шапочку. При движении по прямой внутренняя цитоплазма (эндоплазма) течет по оси псевдоподии. В это время она находится в состоянии золя, т.е. остается жидкой. Наружная часть цитоплазмы амебы плотная, т.е. в состоянии геля. Когда жидкая эндоплазма доходит до гиалиновой шапочки, она растекается подобно струйкам фонтана по наружной зоне и переходит в гель, превращаясь в эктоплазму. На заднем конце амебы все время происходит обратное превращение эктоплазмы в эндоплазму. Ток самой цитоплазмы происходит благодаря активности двух структур – актина и миозина. Это белки, которые генерируют усилие и в мышцах многоклеточных животных, что является еще доказательством общности животного мира, уже на внутриклеточном уровне.

Относительно того, как происходит ток цитоплазмы, существуют два допущения. Одно из них получило название **гипотезы тока под давлением**. Согласно этой гипотезе, в результате сокращения актомиозиновой сети, находящейся в задней части амебы, создается избыточное давление, которое гонит цитоплазму вперед. **Гипотеза сокращения фронтальной зоны** допускает, что движущая сила для тока цитоплазмы генерируется непосредственно во фронтальной (передней) зоне растущей псевдоподии. Как полагают, на конце псевдоподии золеобразная цитоплазма в процессе сокращения переходит в гелеобразное состояние, подтягивая при этом за собой следующую порцию золя. Эктоплазма остается в сократившемся состоянии до тех пор, пока снова не станет в заднем конце гелеобразной. Ни одна из гипотез пока не подтверждена экспериментально.

Движение грегаринов и спорозоитов кокцидий называют скольжением. Раньше считалось, что движущей силой перемещения грегаринов является направленное выделение слизи. Электронно-микроскопические исследования показали, что поверхность грегарины покрыта огромным числом расположенных параллельно друг другу продольных складок. За движущую силу принимали волнообразные движения этих складок. Компромиссом является утверждение, что складки лишь направляют вытекающую слизь назад, а грегарины при этом движется вперед (принцип обратного толчка).

### Мерцательное, или ресничное, движение

Такой тип движения характерен для многих простейших, в первую очередь жгутиконосцев и инфузорий, но также и для мелких многоклеточных типа ресничных червей. Локомоция обеспечивается двумя типами клеток – жгутиковыми и ресничными. Между ними есть некоторые морфологические различия. В основном это длина органоида, но внутренние механизмы у них одинаковые. Все они включают зависимое от АТФ образование поперечных мостиков между белковыми фибриллами. Как показала электронная микроскопия, реснички и жгутики имеют одинаковое строение.

**Жгутик** – это трубчатый вырост поверхности клетки, окруженный мембраной. В нем находятся две осевые микротрубочки – фибриллы, окруженные девятью периферическими двойными фибриллами (дублетами). Такое расположение (по схеме 9 + 2) свойственно всем группам животных, от простейших до позвоночных. Так же устроены и «хвосты» сперматозоидов у большинства многоклеточных. Двойные трубочки состоят из белка тубулина, к каждой А-трубочке прикреплена пара выступов, так называемых ручек, направленных в одну сторону. Они состоят из другого белка – динеина. Жгутик сгибается, когда динеиновые ручки прикрепляются к соседней трубочке, вызывая активные скользящие движения за счет энергии АТФ. Этот процесс похож на скольжение филаментов в мышце. Тот же механизм действует и в ресничках. Основные различия между жгутиками и ресничками состоят в том, что они имеют разную длину, по-разному размещены и отличаются характером биения. Жгутик совершает симметричные волнообразные колебания, которые распространяются вдоль него.

**Ресничка** же ударяет быстро, рывком в одну сторону, а затем медленно возвращается обратно в исходное положение. При движении жгутика вода отталкивается параллельно его главной оси, а при биении ресничек перемещается параллельно поверхности, несущей на себе реснички. Работа ресничек заключается в следующем. Все они обычно имеют одинаковый характер и частоту биения, но движутся в различных фазах. Координированное действие создает волну, пробегающую от одной реснички к другой. Каждая ресничка совершает удар чуть позже той, которая находится непосредственно перед ней. Поэтому отдельные реснички не гасят усилие друг друга. Такой тип координации их активности получил название **метахрональной ритмичности**. Каждая ресничка со своим базальным тельцем представляет собой автономный двигательный аппарат. Базальные тельца реснички у многих инфузорий связаны специальными фибриллами, но возбуждение типа рефлекторной дуги скорее всего передается через клеточную мембрану последовательно от одного базального тельца к другому. Образования типа жгутиков и ресничек могут использоваться для движения только в водной среде и поэтому встречаются лишь на поверхности клеток, обращенных к жидкости или покрытых жидкой пленкой типа слизи. Плавание с помощью таких органелл может осуществляться только мелкими организмами, не длиннее 1 мм. Более крупные же, типа ресничных червей (трех- или многоветвистых), не плавают, а ползают по субстрату.

### **Мышечное движение**

подавляющее большинство движений у животных связано с работой мышц. У всех животных мышцы обладают одним общим свойством – способностью развивать силу путем сокращения или укорочения.

Мышечное волокно состоит из миофибрилл – сократимых элементов в виде трубочек, образованных белковыми **филаментами**. Функциональной единицей является **саркомер**, состоящий из комплекса тонких и толстых филаментов. Различаются эти филаменты не только толщиной. Они образованы разными белками: толстые – **миозином**, а тонкие – **актином**. Тонкая структура филаментов различима даже в обычный микроскоп.

В гладкой мускулатуре расположение тонких и толстых филаментов не имеет строгой упорядоченности. Такова мускулатура мышцы замыкателя раковины у двустворчатых моллюсков. Сокращаются гладкие мышцы медленно. В поперечнополосатых и косоисчерченных мышцах (последние характерны для многих беспозвоночных – кольчецов, нематод, моллюсков) филаменты образуют правильную шестигранную решетчатую структуру. При сокращении миофибрилл актиновые филаменты саркомера двигаются между миозиновыми филаментами. И поперечнополосатые, и косоисчерченные являются мышцами быстрого сокращения. Они находятся в сердце моллюсков, в кожно-мускульном мешке кольчецов, они же образуют мускулатуру тела головоногих моллюсков. Наконец, вся скелетная мускулатура членистоногих образована именно поперечнополосатыми мышцами.

Основной функцией поперечнополосатых мышц является выполнение сложных двигательных актов, которые позволяют животному быстро перемещаться. Эти мышцы способны сокращаться целиком в течение долей секунды. Так же быстро они и расслабляются. Именно эта способность лежит в основе таких быстрых движений, как плавание, бег и полет. Конечно, животные передвигаются вовсе не за счет беспорядочного сокращения различных мышц. Мышечная активность координируется нервной системой. Эта координация заставляет многие мышцы работать совместно.

В зависимости от того, как расположена мускулатура у животных с разными планами строения, существуют различные виды движения. Локомоторная система состоит из мышц и скелетных структур. Различают *два основных типа скелетов* животных – *жидкие* и *жесткие*. Первые характерны для мягкотелых беспозвоночных, а вторые для членистоногих. Жесткие скелеты образуют наружный панцирь (экзоскелет), состоящий из отдельных склеротизованных сегментов-склеритов и гибких перепонки между ними. Мышцы прикрепляются изнутри к отдельным склеритам и могут перемещать их относительно друг друга. Примером являются сгибатели и разгибатели конечностей у членистоногих.

При отсутствии жесткого скелета, как это наблюдается у круглых и кольчатых червей, их кожно-мускульный мешок, одевающий тело снаружи, взаимодействует с гидроскелетом – внутренней полостью, заполненной жидкостью. У кольчецов это вторичная полость тела, или целом. У этих животных по телу проходят волны сокращений мышц и кольцевой мускулатуры, тело становится тоньше и длиннее, а его передний конец проталкивается вперед. При сокращении же продольных мышц тело укорачивается и утолщается, и при этом задние участки подтягиваются.

У пиявок локомоция иная, и ее обеспечивают присоски на переднем и заднем концах тела. Прикрепление к субстрату осуществляется поочередно передней и задней присосками. Такое движение называют *шагающим*.

Многощетинковые черви-полихеты используют для локомоции боковые придатки сегментов тела – пароподии. Концы пароподий двигаются назад относительно тела, перемещая его вперед по субстрату. Локомоторное устройство иглокожих – амбулякральная система – не имеет аналогов в мире животных. Это система каналов, заходящих в лучи и заканчивающихся амбулякральными ножками с ампулами. При сжатии ампул жидкость выталкивается в ножку, сильно растягивает ее и конец ножки присасывается к

субстрату. Сокращение ножки возвращает жидкость в ампулу. Амбулякральные ножки вытягиваются под действием гидравлического давления и совершают шагающие движения.

Особым разнообразием способов локомоции отличаются насекомые. Для них характерны ходьба, бег, прыжки, плавание и особенно полет. В этом отношении у них нет аналогов среди беспозвоночных. Все типы движений, за исключением полета, обеспечиваются специфическими движениями трех пар ног. Сгибание и разгибание ног осуществляется мышцами-антагонистами, которые прикрепляются к внутренней поверхности экзоскелета с обеих сторон сустава.

Для полета насекомые используют крылья – плоские выросты экзоскелета. По существу это тонкая, легкая, гибкая мембрана, укрепленная ребрами и жилками. Для приведения крыльев в движение используются два типа мышц. У примитивных стрекоз с большими крыльями работают прямые летательные мышцы, прикрепляющиеся к основанию крыла.

У более продвинутых форм с небольшими крыльями, например, у пчел, мух, жуков, способных к быстрому и сложному полету, летательные мышцы не прикрепляются к основанию крыла. Они расположены внутри грудных сегментов, и при сокращении и расслаблении двух групп мышц-антагонистов (продольных и дорзовентральных) форма груди изменяется. Ритмическая вибрация грудного отдела передается крыльям, при этом частота биения их достигает, например, у комаров, 500 Гц. Это объясняется тем, что за одним нервным импульсом следует 10–20 мышечных сокращений. При движении как вверх, так и вниз крыло создает и подъемную, и тяговую силу.

Оригинальным способом движутся головоногие моллюски. Такое движение называют *реактивным*. Оно основано на том, что вода с силой выталкивается из мантийной полости через воронку при сокращении выстилающих ее мышц. Силой обратного толчка тело моллюска движется вперед.

### Тест

1. Все виды движений позволяют животным:
  - а) увеличивать интенсивность питания и газообмена;
  - б) избегать неблагоприятных условий среды;
  - в) а + б.
2. Основным механизмом движения у беспозвоночных является:
  - а) амебоидное; б) мерцательное; в) мышечное.
3. Амебоидное движение характерно для:
  - а) амеб; б) лейкоцитов крови; в) а + б.
4. Основные различия между жгутиками и ресничками:
  - а) имеют разную длину; б) отличаются характером биения; в) а + б.
5. Тип координации активности движения «метахрональная ритмичность» характерен для:
  - а) жгутиков; б) ресничек; в) а + б.
6. Движущая сила для тока цитоплазмы генерируется непосредственно в передней зоне растущей псевдоподии согласно гипотезе:
  - а) тока цитоплазмы под давлением; б) сокращения фронтальной зоны;
  - в) а + б.
7. Функциональной единицей мышечных волокон является:
  - а) саркомер; б) актин; в) миозин.

8. К локомоторной системе животных относятся:  
а) скелетные структуры; б) мышцы; в) а + б.
9. Амбулакральная система характерна для:  
а) кольчатых червей; б) пиявок; в) иглокожих.
10. Реактивное движение характерно для:  
а) головоногих моллюсков; б) медуз; в) а + б.

## РАЗМНОЖЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ. РАЗВИТИЕ

### Размножение

Одной из основных особенностей живых организмов является их способность к размножению. Процесс размножения, или воспроизводства новых поколений своего вида, обеспечивает непрерывность существования видов на протяжении миллионов лет.

Способы размножения весьма разнообразны. Обычно выделяют *бесполое* и *половое размножение*. Бесполое размножение в свою очередь делят на:

- ✓ собственно бесполое;
- ✓ вегетативное.

Хотя оба вида размножения характеризуются отсутствием полового процесса, природа и происхождение их разные. При собственно бесполом размножении особь развивается из одной клетки, не дифференцированной в половом отношении, а при вегетативном – начало новой особи дают многочисленные зачатки разного происхождения.

### Бесполое размножение

Различные виды бесполого способа размножения характеризуются в первую очередь тем, что осуществляются без участия половых клеток. Это самый древний способ размножения, который часто встречается у простейших.

У простейших такое размножение происходит в виде деления всей особи. Самая обычная его форма – деление надвое, которое называют *простым*, или *бинарным*. При этом образуются две идентичные дочерние клетки. Бинарному делению предшествует митоз ядра материнской особи, обособление цитоплазмы вокруг ядер, их расхождение, а затем перешнуровка и отделение дочерних особей. Бинарное деление наблюдается у амёб, жгутиконосцев и инфузорий. В простейшем случае (у голых амёб) оно происходит в любом направлении, но у других простейших оно стабильно: жгутиковые делятся в продольном, а инфузории – в поперечном направлении. Органоиды клетки при бинарном размножении либо разделяются между дочерними особями, либо образуются заново у одной из них, как это бывает со жгутиками и пульсирующими вакуолями.

У некоторых простейших ядро клетки-организма делится митотическим путем многократно, а вслед за этим сама клетка разделяется на множество дочерних. Это множественное деление, или *шизогония*. Шизогония особенно характерна для представителей класса споровиков. Стадия, на которой происходит множественное деление, называется *шизонтом*. У малярийного плазмодия шизогония приводит к образованию сразу около тысячи дочерних клеток, каждая

из которых может проникнуть в эритроцит крови. Такая высокая плодовитость компенсирует большие потери, сопровождающие передачу паразита от одного хозяина к другому. В паразитологии это получило название закона большого числа потомков. У паразитических жгутиконосцев из рода трипаносом наблюдаются оба варианта деления – простое и множественное.

Особым видом размножения простейших, также бесполого, является образование спор. Оно характерно для представителей того же класса споровиков. **Споры** простейших – это одно- или многоклеточные образования, окруженные плотной оболочкой. С помощью спор организмы распространяются и переживают неблагоприятные условия, так как они отличаются большой устойчивостью.

**Вегетативное размножение** сводится к образованию новой особи из части родительской. Оно свойственно многоклеточным животным с мягким телом – губкам, кишечнополостным, червям, реже некоторым иглокожим. Формами вегетативного размножения являются почкование и фрагментация.

В наиболее простом случае при **фрагментации** организм разделяется на две части, каждая из которых восстанавливает недостающую. Предпосылкой фрагментации является способность к регенерации. Так, малощетинковый червь энхитреус при фрагментации делится на две половинки, а затем у передней (головной) части регенерирует задний конец тела, а у задней (хвостовой) – головной. При этом сначала происходит деление, а потом регенерация. Такое деление получило название **архитомии**.

Другой способ фрагментации, который называется **паратомией**, или повторным поперечным делением, также наблюдается у кольчатых червей. При этом еще до разделения особи происходят закладка и образование органов, поэтому разделившиеся особи могут сразу приступить к питанию и размножению.

**Почкование** особенно характерно для губок и кишечнополостных. Так, у пресноводного полипа – гидры (*Hydra vulgaris*) примерно на середине тела образуется бугор (почка), который постепенно растет. Постепенно на вершине почки вырастают щупальца и прорывается рот. Почка при основании отщуровывается от материнского организма, падает на дно, прикрепляется подошвой к субстрату и переходит к самостоятельной жизни. Если же почка не отрывается от материнской особи, а остается с ней, как это наблюдается у морских гидроидных полипов, то получается комплекс особей, сидящих на общем стволе, т.е. **колония**. Если все ее особи одинаковы по форме и функциям, колонию называют мономорфной. В полиморфных колониях особи не похожи друг на друга и различаются своими функциями: одни захватывают добычу, у других закладываются половые клетки, и они выполняют функцию размножения и т.д.

В последнее время многие зоологи к бесполому относят и однополое размножение, или **партеногенез**. Формально это правильно, поскольку при партеногенезе нет основного признака полового размножения – получения генетического материала с участием мужских гамет.

### **Половое размножение**

Для подавляющего большинства животных половое размножение является единственным способом воспроизведения. В этом случае происходит слияние мужской гаметы – сперматозоида с женской – яйцеклеткой. Обычно гаметы заметно различаются своими размерами, и это различие получило

название **анизогамии**. Только у некоторых простейших наблюдается отсутствие морфологической разницы между гаметам (**изогамия**).

Слияние ядер яйцеклетки и сперматозоида дает ядро зиготы. Это и есть момент оплодотворения. Сперматозоиды и яйцеклетки имеют гаплоидный набор хромосом. Этим они и отличаются от соматических, или телесных, клеток, входящих в состав тканей. Гаплоидность половых клеток достигается в процессе редукционного деления, или мейоза.

Развитие половых клеток многоклеточных называют **сперматогенезом** и **оогенезом**. Первоначально половые клетки имеют двойной набор хромосом, т.е. они диплоидны, но после многочисленных митозов наступает редукционное деление и зрелые половые клетки становятся гаплоидными. В регуляции процессов гаметогенеза у беспозвоночных большую роль играет эндокринная система.

На тип полового размножения оказывают влияние многие факторы, но главным из них является характер среды обитания. У большинства водных беспозвоночных яйца и сперматозоиды выделяются в воду, где и происходит оплодотворение: сперматозоиды плывут к яйцам, привлекаемые, вероятно, особыми химическими веществами. При этом многие сперматозоиды погибают еще до встречи с яйцами. Отсюда и высокая плодовитость животных, своего рода «страховой фонд», повышающий шансы на оплодотворение какой-то части яиц. После наружного оплодотворения из яиц морских беспозвоночных часто развиваются подвижные планктонные личинки, живущие в толще воды и питающиеся фитопланктоном, обычно мелкими водорослями. Это облегчает выживание и расселение, уменьшает конкуренцию из-за пищи и предоставляет потомству разнообразие местообитаний. При этом процесс **наружного оплодотворения** очень расточителен, поскольку животным приходится производить огромное количество гамет, чтобы гарантировать развитие немногих зигот. Поэтому в процессе эволюции животных наружное оплодотворение сменяется наружно-внутренним или внутренним. **Наружно-внутреннее осеменение** заключается в том, что самец выводит сперму в виде капелек жидкости или в виде мешочка-сперматофора в наружную среду на субстрат, после чего его захватывает самка. Такое осеменение присуще наземным членистоногим. **Внутреннее осеменение** происходит во время копуляции, при которой сперма вводится самцом в половые пути самки либо с помощью специального копулятивного органа, либо опять же посредством сперматофора, который подвешивается к половому отверстию самки или же вводится в него.

**Гермафродитизм** – способность организма продуцировать как яйца, так и сперматозоиды, что основано большей частью на присутствии мужского и женского полового аппарата в одной особи. Гермафродитами могут являться целые систематические группы, например, сосальщики и ленточные черви, или отдельные представители обоеполюх групп. Известны также случаи временного гермафродитизма, при котором один и тот же организм в молодом возрасте функционирует как самец, а в более зрелом – как самка.

С гермафродитизмом связаны следующие основные черты экологии и жизненного цикла животных:

- ✓ сидячий образ жизни;
- ✓ паразитизм;
- ✓ обитание в глубоководных зонах моря;
- ✓ особые случаи выведения потомства.

Гермафродитизм выработался в процессе эволюции таких животных, образ жизни которых затрудняет встречу разных полов. Доказано, что гермафродитные ленточные черви способны к самооплодотворению, так что одна особь может «колонизовать» организм хозяина.

Под термином «**партеногенез**» подразумевают размножение посредством неоплодотворенных яиц. Различают несколько форм партеногенеза: **облигатный**, при котором яйца способны только к партеногенетическому развитию, и **факультативный**, когда яйца могут развиваться и посредством партеногенеза, и в результате оплодотворения. В зависимости от пола потомства различают:

✓ **амфитокию** – из неоплодотворенных яиц развиваются и самки, и самцы;

✓ **аррентокию** – только самцы (например, трутни у пчел);

✓ **телиокию** – только самки.

Партеногенез может сопровождаться и живорождением, например, у тлей.

### Жизненные циклы

В жизни беспозвоночных животных наблюдается определенная цикличность, обусловленная как внутренними, так и внешними факторами. **Жизненный цикл**, или цикл развития, представляет собой совокупность всех фаз развития, пройдя которые, начиная от зиготы, организм достигает зрелости и становится способным дать начало следующему поколению. Длительность жизненного цикла определяется числом поколений (генераций), развивающихся в течение года, или числом лет, на протяжении которых осуществляется один жизненный цикл.

Жизненный цикл может быть **простым** или **сложным**. Простой жизненный цикл характеризуется прямым развитием, сложный – метаморфозом, или чередованием поколений.

Прямое развитие наблюдается, например, у пауков: после оплодотворения самка откладывает яйца, из которых выходят вполне сформировавшиеся, но очень мелкие паучки. Дальше следует рост, сопровождаемый линьками, достижение половозрелости и размножение. Личиночных стадий нет, поэтому развитие и называется прямым.

Примером цикла развития с метаморфозом служит онтогенез таких насекомых, как бабочки или жуки. Самки после оплодотворения откладывают яйца, из которых выходят личинки, затем следует куколка, из которой через определенное время появляется взрослое насекомое. В течение жизни особи разных видов животных могут размножаться один или несколько раз в году.

У насекомых можно выделить пять вариантов жизненных циклов:

✓ Личинки и взрослые используют сходные ресурсы пищи. На личиночную фазу приходится развитие и дифференцировка, а также накопление ресурсов. Подобное наблюдается у прямокрылых (кузнечик, саранча).

✓ Личинки и взрослые используют различные пищевые ресурсы. На личиночную фазу приходится развитие и накопление ресурсов. На куколочную – дифференцировка и развитие. На взрослую – накопление ресурсов, их поиск, спаривание и выбор мест для развития потомства. Таков жизненный цикл у падальных мух.

✓ Взрослая фаза живет короткое время и не может накапливать ресурсы. На личиночную фазу приходится развитие и накопление ресурсов, а на взрослую – спаривание и расселение. Примером может служить жизненный цикл бабочек.

✓ Взрослая фаза обеспечивает ресурсами свое потомство. Личинка накапливает ресурсы, а взрослые заняты расселением, поиском и накоплением ресурсов, спариванием, поиском мест для развития будущего потомства и откладкой яиц. Так происходит у дорожных ос.

✓ Функции разделены между кастами. Этот тип жизненного цикла характерен для медоносной пчелы. В семье пчел есть самцы, матки, стерильные рабочие (самки, не способные к размножению) и личинки. Функции личинок – использование ресурсов и рост, функции стерильных рабочих – накопление ресурсов, функций матки – спаривание, откладка яиц, расселение и поиск ресурсов. Самцы осуществляют только одну функцию – спаривание.

У других животных имеются свои, характерные для них циклы развития.

Так, у кишечнополостных цикл развития нередко сопровождается чередованием поколений. В частности, у представителей класса сцифомедуз цикл развития включает производящую яйца медузу, личинку-планулу, полип-сцифистому, отпочковывающую молодую медузку-эфиру и, наконец, взрослую медузу.

Очень сложные циклы развития имеют паразитические виды. Разные стадии связаны у них со сменой хозяев, например, у споровиков или ленточных червей.

### **Развитие**

Все многоклеточные животные проходят в своем развитии несколько периодов. Жизнь начинается с оплодотворенного яйца, возникшего в результате слияния двух гаплоидных гамет. Диплоидная зигота (оплодотворенное яйцо) в дальнейшем развивается во взрослый многоклеточный организм. Ход этого развития подразделяется на ряд периодов:

- ✓ эмбриональное развитие, или эмбриогенез;
- ✓ ювенильные стадии;
- ✓ взрослое состояние;
- ✓ старость.

Первый из периодов – эмбриогенез – в свою очередь включает:

- ✓ оплодотворение;
- ✓ возрастание скорости обмена в зиготе;
- ✓ трансляцию материнской РНК (мРНК);
- ✓ дробление,
- ✓ активацию ядра зиготы;
- ✓ транскрипцию новых специфичных для нее мРНК;
- ✓ органогенез;
- ✓ дифференцировку.

В период ювенильных стадий выходящая из яйца личинка постепенно или внезапно превращается в сильно отличающееся от нее взрослое животное.

## Эмбриональное развитие

Механизм оплодотворения яиц сперматозоидами – сложный процесс, включающий следующие этапы:

- ✓ физический контакт гамет;
- ✓ взаимодействие мембранной поверхности, приводящее к слиянию двух клеток;
- ✓ слияние гаплоидных ядер и формирование диплоидного ядра зиготы;
- ✓ начало дробления.

После оплодотворения в яйце начинаются быстро следующие друг за другом деления ядра и цитоплазмы. По мере такого дробления эмбриональные клетки, называемые **бластомерами**, становятся мельче (папинтомическое деление). Дробление продолжается до формирования мелкоклеточного зародыша и может быть полным и частичным.

При **полном**, или **голобластическом**, **дроблении** вся зигота или яйцеклетка делится на бластомеры. В зависимости от того, какой размер имеют получившиеся бластомеры, дробление может быть **равномерным** и **неравномерным**. При **равномерном дроблении** у гомолецитальных яиц длительное время сохраняется синхронность дробления бластомеров, поэтому они имеют одинаковые размеры и наблюдается удвоение их количества: 2, 4, 8, 16, 32, 64. При **неравномерном дроблении** синхронность дробления нарушена, так как бедные желтком бластомеры дробятся быстрее бластомеров, богатых желтком. В результате они оказываются разных размеров и последовательного удвоения их количества не происходит.

При **частичном**, или **меробластическом**, **дроблении** борозды не разделяют яйцо полностью, поэтому большая его часть не дробится.

**Поверхностное дробление** характерно для насекомых, имеющих централецитальные яйца. При этом несколько первых делений ядра, находящегося в центре яйца, происходят без деления цитоплазмы. Затем ядра окружаются небольшим слоем цитоплазмы и как бы всплывают.

В зависимости от расположения бластомеров относительно друг выделяют **три типа дробления**: радиальное, спиральное и билатеральное.

При **радиальном дроблении** два первых деления являются меридиональными, затем следуют экваториальные деления, когда плоскость деления перпендикулярна к плоскостям первых двух делений. В связи с этим четыре бластомера анимального полушария лежат над четырьмя бластомерами вегетативного полушария, что создает радиальную симметрию.

При **спиральном дроблении** анимальные клетки смещаются по отношению к анимально-вегетативной (переднезадней) оси яйца. Плоскость дробления проходит под углом к ней и к экватору яйца. Оси митотических веретен образуют спирали, и бластомеры как бы чередуются друг с другом.

**Билатеральным** называют дробление, при котором каждый бластомер правой половины бластулы соответствует подобному бластомеру левой половины.

Различные типы дробления приводят к развитию однослойного зародыша – **бластулы**. В начальных стадиях дробления зиготы образуются так называемые **морулы**, которые представляют собой плотные шары, состоящие из тесно сближенных бластомеров и не имеющие внутренней полости. В других случаях уже на ранних этапах дробления между округлыми бластомерами появляется

щель, постепенно увеличивающаяся и превращающаяся в полость бластулы – **бластоцель**, или первичную полость зародыша. Стенка такой бластулы – **бластодерма** – состоит из одного слоя клеток (бластомеров). Иными словами, такая бластула имеет вид полого шара и называется **целобластулой**.

При поверхностном дроблении бластоцель заполнена желтком. Такие бластулы называют **перибластулами**. При дроблении телolecитальных яиц в конце развития бластулы образуется многоядная бластодерма, а бластомеры на анимальном и вегетативном полюсах заметно различаются своими размерами. Если эти различия очень резки, то такая бластула именуется **амфибластулой**.

Следующая стадия эмбриогенеза называется **гаструлой**, а процесс ее образования – **гаструляцией**. Бластула, как однослойный зародыш, еще не дифференцирована на зародышевые листки, или пласты клеток. Зародыш только тогда приобретает признаки многоклеточного животного, когда его тело разделяется на наружный и внутренний зародышевые листки – **экто-** и **энтодерму**. Эктодерма образует первичный покров тела. Энтодерма дает первичную кишку. Третий зародышевый листок – **мезодерма** образует мускулатуру, скелет, выделительную систему и часть половых желез.

Существует несколько способов образования двухслойного зародыша – гаструлы. Наиболее простой путь – **иммиграция** (вползание) части клеток из поверхностного слоя в полость бластулы, размножение их там и заполнение всей бластоцели беспорядочно расположенной массой. Наружный слой клеток представляет собой эктодерму, а внутренний – энтодерму. У многих низших многоклеточных за счет внутреннего слоя образуются две основные структуры: эпителий средней кишки (собственно энтодерма) и окружающие ее ткани, составляющие третий зародышевый листок, или мезодерму. Эти два слоя (энто- и мезодерма), по предложению И.И. Мечникова, называют **фагоцитобластом**, тогда как эктодерму – **кинобластом**. Функции этих слоев различны. У менее примитивных животных гаструла образуется не вползанием клеток в бластоцель, а вворачиванием наружного эпителия, после чего ввернувшаяся часть становится энтодермой. Этот процесс носит название **инвагинации**.

Если после дробления яйца получается не полый шар, а морула, то двухслойность достигается путем **деламинации** (расщепления). Сущность деламинации заключается в том, что наружные клетки превращаются в эпителий, а внутренние остаются энтодермой. Еще один способ образования двухслойного зародыша получил название **эпиволии**, или обрастания. Эпиволия наблюдается в случае богатых желтком яиц, когда будущие клетки энтодермы оказываются внутри за счет обрастания их клетками анимального полюса.

Двухслойный зародыш на вегетативном полюсе образует первичный рот, или **бластопор**, ведущий в полость первичной кишки. В зависимости от положения первичного рта среди билатерально симметричных животных различают две основные группы: **первично-** и **вторичноротых**. У первичноротых бластопор превращается в ротовое отверстие животного, тогда как анальное отверстие возникает из вторично прогнувшейся эктодермы, соединяющейся с задней областью энтодермальной кишки. У вторичноротых

же первичный рот преобразуется в анальное отверстие, а в головной области в виде эктодермального впячивания заново образуется ротовое отверстие.

Важным моментом эмбриогенеза является образование вторичной полости тела, или целома. **Целом** – это полость тела, выстланная собственным эпителием. Он занимает все промежутки между органами и представляет собой тонкостенный мешок. В простейших случаях он функционирует как полость гонад, поскольку в его стенках залегают половые железы. Часть целома представляет собой окологердечную сумку – перикардий, чаще же целома образует общую полость тела, в которой циркулирует жидкость. Это создает гидростатическое давление, помогая сохранять форму и выполнять организму ту или иную работу (при перекачке жидкости из одного конца тела в другой), например рытье. Наконец, целомическая жидкость несет и распределительные функции: в нее попадают продукты пищеварения, диффундирующие через стенку кишки, сюда же поступают продукты метаболизма и т.д.

Эмбриональный период развития заканчивается выходом личинки (при развитии с метаморфозом) или рождением молодого животного, если развитие прямое.

### **Личиночное развитие и метаморфоз**

Жизненный цикл многих беспозвоночных характеризуется тем, что эмбриональное развитие ведет к появлению личинок, которые отличаются от взрослых своим строением и образом жизни. Совокупность процессов, ведущих от личиночной стадии к взрослой форме, называется **метаморфозом**.

В зависимости от среды, в которой обитают те или иные животные, метаморфоз может проходить по-разному. Личинки морских беспозвоночных приспособлены к жизни и к передвижениям в толще воды, их называют **пелагическими**. Плавают такие личинки с помощью ресничек, но взрослые формы не могут передвигаться с их помощью и для них характерен метаморфоз с утратой ресничек, вместо которых начинают работать мышечные клетки. Подобный процесс наблюдается у многощетинковых кольчатых червей, брюхоногих морских моллюсков, а также у иглокожих. В ходе метаморфоза исчезают такие личиночные структуры, как фильтрующие аппараты, ресничные органы, особенности пищеварительной системы. Все это замещается образованиями, необходимыми взрослым, например, органами размножения и приспособлениями для заботы о потомстве.

Различные типы метаморфоза можно наблюдать у насекомых, взрослая форма которых называется **имаго**. У первичнобескрылых насекомых – ногохвосток и щетинохвосток – развитие идет постепенно через ряд линек. Их строение при этом существенно не меняется, и от имаго они отличаются лишь недоразвитой половой системой. От линьки до линьки увеличиваются лишь размеры тела, поэтому о метаморфозе, по существу, говорить нельзя. Такое развитие получило название **аметаболии**.

У других насекомых наблюдается уже метаморфоз, так как личиночные фазы более или менее сильно отличаются от имаго и внешне. Различия между отдельными отрядами насекомых выражаются только в наличии или отсутствии такой фазы, как куколка.

У гемиметаболических насекомых (*гемиметаболия* – неполное превращение) с каждой линькой не только увеличиваются размеры тела, но развиваются зачатки крыльев и организация личинок ступенчатым образом приближается к организации имаго. Тем не менее, личинки и имаго схожи по ряду признаков, поэтому таких личинок называют *многообразными*. Последняя личиночная стадия линяет на имаго. Таков метаморфоз у кузнечиков (*Tettigonidae*), клопов (*Hemiptera*) и цикад (*Auchenorrhyncha*).

У голометаболических насекомых (*голометаболия* – полное превращение), таких, как жуки (*Coleoptera*), бабочки (*Lepidoptera*), пчелы (*Apoidea*) и мухи (*Diptera*), личинка совсем не похожа на имаго, имеет червеобразную форму, нередко другой тип ротового аппарата, у нее нет зачатков крыльев и т.д. Коренная перестройка организации происходит на стадии куколки. Эта фаза (стадия), как правило, неподвижна, совсем не питается, но перестройка организма при этом – самая кардинальная. Личиночные, или, как их еще называют, провизорные органы, исчезают, и образуются органы, присущие взрослому организму. Только после полного окончания перестройки из куколки выходит имаго. Личинка – это питающая стадия, а имаго – расселительная и размножающаяся.

У голометаболических насекомых еще в период раннего эмбриогенеза закладываются группы недифференцированных клеток, которые называются *имагинальными дисками*. В течение всей личиночной стадии эти группы клеток остаются в неизменном состоянии и только в куколочном периоде начинают оформляться в органы и структуры, свойственные взрослой стадии.

### Тест

1. Особь развивается из одной клетки, не дифференцированной в половом отношении при:  
а) собственно бесполом размножении; б) вегетативном размножении; в) а + б.
2. Шизогония характерна для:  
а) инфузорий; б) грегариин; в) кокцидий.
3. К бесполому размножению относят:  
а) бинарное деление; б) шизогонию; в) образование спор.
4. Малощетинковый червь энхитреус при фрагментации делится на две половинки. При этом сначала происходит деление, а потом регенерация. Такое деление получило название:  
а) архитомии; б) паратомии; в) почкования.
5. Наружно-внутреннее осеменение характерно для:  
а) водных беспозвоночных; б) наземных членистоногих; в) а + б.
6. Развитие самок и самцов из неоплодотворенных яиц происходит при:  
а) амфитокии; б) аррентокии; в) телитокии.
7. Жизненный цикл, при котором взрослая фаза живет короткое время и не может накапливать ресурсы; на личиночную фазу приходится развитие и накопление ресурсов; на взрослую – спаривание и расселение, характерен для  
а) прямокрылых; б) чешуекрылых; в) перепончатокрылых.
8. Вся зигота делится на бластомеры при:  
а) голобластическом дроблении; б) меробластическом дроблении; в) а + б.

9. Анимальные клетки смещаются по отношению к анимально-вегетативной оси яйца при:

а) радиальном дроблении; б) спиральном дроблении; в) билатеральном дроблении.

10. Стадии развития имаго→яйцо→личинка→куколка характерны для:

а) голометаболии; б) гемиметаболии; в) аметаболии.

## СИСТЕМЫ КОНТРОЛЯ

### Нервная регуляция

Нервная система, состоящая из высокодифференцированных клеток, в процессе эволюции многоклеточных животных впервые появилась у кишечнополостных, или кишечнополостных. В любой группе она состоит из нервных клеток – **нейронов**, являющихся функциональными единицами нервной системы. Нейроны восприимчивы к раздражению, т.е. способны возбуждаться (генерировать возбуждение), проводить возбуждение и, наконец, передавать его другим клеткам (нервным, мышечным, железистым). По нейронам проходят электрические импульсы, и это делает возможной коммуникацию между рецепторами (клетками или органами, воспринимающими раздражение) и эффекторами (тканями или органами, отвечающими на раздражение, например мышцами). Нейроны, передающие импульсы в центральную нервную систему (ЦНС), называются **сенсорными**, или **афферентными**. **Моторные**, или **эфферентные**, нейроны передают импульсы от ЦНС к эффекторам, например к мышцам. Те и другие нейроны могут связываться между собой с помощью вставочных нейронов (интернейронов). Последние еще называются контактными или промежуточными.

Нервная клетка (нейрон) состоит из тела – перикариона с ядром и нескольких отростков. Перикарион является метаболическим центром, в котором протекает большинство синтетических процессов, в частности, синтез ацетилхолина. В теле клетки есть рибосомы, микротрубочки (нейротрубочки) и другие органоиды. Нейроны формируются из клеток нейробластов, которые еще не имеют выростов. От тела нервной клетки отходят цитоплазматические отростки, число которых может быть различным. В зависимости от их числа и расположения нейроны делятся на **униполярные**, **биполярные** и **мультиполярные**. Короткие ветвящиеся отростки, проводящие импульсы к телу клетки, называются **дендритами**. Тонкие и длинные отростки, проводящие импульсы от перикариона к другим клеткам или периферическим органам, называются **аксонами**. Когда в процессе формирования нервных клеток из нейробластов происходит отращивание аксонов, способность нервных клеток делиться утрачивается.

Концевые участки аксона способны к нейросекреции. Их тонкие отростки со вздутиями на концах соединяются с соседними нейронами в специальных местах – **синапсах**. Вздутые окончания содержат мелкие пузырьки, наполненные ацетилхолином, играющим роль нейромедиатора. Есть в пузырьках и митохондрии. Разветвленные отростки нервных клеток пронизывают весь организм животного и образуют сложную систему связей.

На синапсах возбуждение передается от нейрона к нейрону или к мышечным клеткам.

Различают **несколько типов синапсов**: химический, электрический и нервно-мышечный, который часто называют нервно-мышечным соединением.

Основная функция синапсов и нервно-мышечных соединений – передача сигналов от рецепторов к эффекторам.

Проведение нервного импульса имеет следующие особенности:

✓ **однонаправленность передачи**, что обеспечивает надежность работы нервной системы;

✓ **усиление**. Каждый нервный импульс обеспечивает освобождение в нервно-мышечном синапсе определенного количества медиатора, достаточного для того, чтобы вызвать ответ в мышечном волокне. Благодаря этому нервные импульсы, приходящие к синапсу, даже если они слабые, вызывают реакцию эффектора, что повышает чувствительность системы;

✓ **адаптация**. Если стимуляция непрерывна, то количество медиатора в синапсе истощается и дальнейшая передача им сигналов тормозится. Синапс утомлен. Адаптивное значение утомления заключается в том, что оно предохраняет эффектор от повреждения вследствие перевозбуждения;

✓ **интеграция**. Постсинаптический нейрон способен суммировать сигналы от большого числа возбуждающих и тормозных пресинаптических нейронов. Эти сигналы интегрируются, и выдается координированный ответ;

✓ **дискриминация**. Из внешней среды непрерывно поступают сигналы, не имеющие значения для нервной системы. Слабые фоновые импульсы отфильтровываются в синапсе, но для нервной системы имеют значение только изменения интенсивности стимулов, вызывающие учащение импульсов. Это обеспечивает их передачу через синапс и соответствующую реакцию;

✓ **торможение**. Передача сигналов через синапсы может тормозиться определенными химическими веществами, которые действуют на постсинаптическую мембрану. Возможно и другое торможение – пресинаптическое, при котором стимуляция тормозного синапса уменьшает число синаптических пузырьков в возбужденном синапсе.

### Типы нервных аппаратов

Наиболее просто устроена **диффузная нервная система** кишечнополостных. Она имеет вид сети, состоящей из биполярных или мультиполярных нейронов. У гидроидных эта сеть расположена в эктодерме (поверх мезоглеи), а у сцифоидных медуз и коралловых полипов – в энтодерме. Особенность диффузной нервной системы заключается в том, что активность распространяется в любом направлении из любой точки стимуляции. У медуз и актиний кроме нервной сети имеется еще система длинных биполярных нейронов, образующих цепочки. Они способны быстро передавать импульсы на большие расстояния без их затухания.

**Нервные сети** встречаются также у некоторых групп типа плоских червей. Их функциональные характеристики такие же, как у кишечнополостных. В других группах беспозвоночных животных нервные сети существуют наряду с нервными стволами. Они отмечены на различных участках тела – под кожей, в

глотке или других частях кишечника, а также в ноге моллюсков или в лучах иглокожих.

Уже у кишечнополостных намечается тенденция к концентрации нейронов. У медуз образуются нервные сгущения по краю зонтика, а в определенных местах кольцевого сгущения – еще и скопления нервных клеток. Их называют **ганглии**. Краевые ганглии медуз представляют собой первый шаг к формированию центрального отдела нервного аппарата. В них сконцентрированы перикарионы нервных клеток, а сами ганглии нервными тяжами связаны между собой и с периферией – органами чувств и эффекторами. Тяжи (нервы) состоят из аксонов нервных клеток, находящихся в ганглиях.

Следующим этапом концентрации нервных элементов и усложнения нервных аппаратов является образование **ортогона** у плоских червей. Самые примитивные из них имеют рассеянное нервное сплетение. Затем в нем появляются продольные и поперечные сгущения, которые упорядочиваются и образуют прямоугольную решетку из продольных и кольцевых стволов – ортогон. Это исходная форма для большинства типов нервного аппарата низших червей.

Эволюция ортогона идет в сторону уменьшения числа стволов при смещении все большего числа нервных клеток в мозг. У более продвинутых в эволюционном отношении беспозвоночных лучше развиты передние ганглии. Это часть общего процесса дифференцировки головы, или **цефализации**. Она характерна для билатерально-симметричных животных, ведущих, как правило, подвижный образ жизни. У таких животных ротовое отверстие и чувствительные органы располагаются на переднем конце тела. В таком случае обработка сигналов от органов чувств (зрительных, обонятельных, вкусовых и т.п.) осуществляется головным, или церебральным, ганглием. В его функции входят также нервный контроль пищедобывающего поведения и контроль рефлексов. Мозг образуется либо за счет утолщения одного из первых колец примитивного ортогона, либо за счет скопления нервных клеток в переднем конце тела в толще паренхимы. Отсюда и различия в названиях: первый тип мозга называется **ортогонным**, а второй – **эндонным**.

У большинства моллюсков все клетки центрального нервного аппарата собираются в компактные, четкие ганглии, а участки стволов, соединяющие два ганглия, полностью освобождаются от нервных клеток. Нервный аппарат моллюсков образует так называемый **разбросанно-узловой тип**. Ганглии в нем расположены на разных уровнях.

У кольчатых червей нет диффузного нервного сплетения, свойственного моллюскам. Их центральный нервный аппарат состоит из мозга, или надглоточного ганглия, окологлоточных коннективов и пары нервных стволов, лежащих под кишкой и соединяющихся поперечными комиссурами. У большинства кольчатых червей нервные стволы полностью ганглионизированы, причем в типичном случае в каждом сегменте тела образуется по одной паре ганглиев. Каждая пара иннервирует свой сегмент. У примитивных кольчатых червей брюшные стволы широко расставлены и соединены длинными поперечными комиссурами так, что образуется **лестничная нервная система**. У более высокоорганизованных представителей происходит укорочение комиссур и сближение стволов, что ведет в конце концов к их слиянию. При этом ЦНС

приобретает вид цепочки, которую называют *брюшной нервной цепочкой*. Подобный тип нервного аппарата встречается и у членистоногих. Он расположен глубоко внутри тела и также состоит из мозга, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки, но в мозг включается одна пара брюшных ганглиев, образующая задний его отдел (тритоцеребрум).

У насекомых особой сложности достигает головной мозг (надглоточный ганглий). Он состоит из трех пар слившихся ганглиев – протоцеребрума, дейтоцеребрума и тритоцеребрума. Наиболее развит протоцеребрум, имеющий несколько центров, в том числе координирующие центры нервной системы. С протоцеребрумом связана пара очень крупных и сложных зрительных долей, иннервирующих сложные глаза. Дейтоцеребрум иннервирует усики, а тритоцеребрум – верхнюю губу.

Подглоточный ганглий состоит из трех пар слившихся ганглиев и иннервирует ротовые органы и передний отдел кишечника.

Концентрация нервной системы высших групп насекомых – яркое проявление *принципа олигомеризации* (уменьшения числа гомологичных органов и частей). Она улучшает нервное управление организмом и в целом способствует повышению морфофизиологического уровня насекомых.

Кроме ЦНС, у насекомых имеются также периферическая и симпатическая нервная системы. С последней связаны эндокринные железы – прилежащие и кардиальные тела.

Все рассмотренные типы нервных аппаратов характерны для так называемых первичноротых животных. К вторичноротым из беспозвоночных относятся иглокожие и погонофоры. По строению нервного аппарата низшие вторичноротые стоят на низкой ступени развития, отличаясь от кишечнополостных в основном тем, что имеют нервные сплетения не только в эктодерме, но и в эпителиях кишечника и целома (вторичной полости тела). У хордовых же ЦНС представлена нервной трубкой, проходящей по спинной стороне животного. Передний конец трубки обычно расширен и образует головной мозг.

### **Рецепторы и сенсорные системы**

Чувствительностью к воздействиям окружающей среды отличаются все живые клетки. Типы чувствительности называются *сенсорными модальностями*. Классификация сенсорных модальностей базируется на свойствах соответствующих стимулов – зрительных, слуховых, вкусовых, температурных и т.п. Выделяют оптические, механические, химические, тепловые, электрические и даже магнитные раздражители. У животных к каждой из модальностей имеются соответствующие рецепторы, обладающие повышенной чувствительностью к определенному виду поступающей энергии. Это выражается в более интенсивном ответе на стимуляцию, более низком пороге ответа на специфический раздражитель. Рецепторы любой модальности можно разделить на *специалистов* и *генералистов*. У специалистов диапазон воспринимаемых раздражителей крайне узок, а у генералистов широк. Так, у первых заметная реакция может вызываться только одним химическим соединением, например половым феромоном самки, как это бывает у бабочек. Специалистами являются и рецепторы кузнечиков, самки которых реагируют исключительно на «песню» самца своего вида, игнорируя стрекотание самцов

других видов. Животные также способны воспринимать и количество информации, что закодировано в частоте импульсов, генерируемых в нервных волокнах.

Рассмотрим основные сенсорные модальности животных.

**Фоторецепция (восприятие света).** Относится к числу важнейших биологических реакций живых организмов. Животным зрение дает наибольшую информацию об окружающем мире.

Чувствительность к свету обусловлена зрительным пигментом. Этот пигмент – родопсин – поглощает кванты света и в ответ выделяет свободную энергию. Родопсин – сложное соединение, состоящее из каротиноида ретиналя и белка опсина. При воздействии света происходит расщепление родопсина, что влияет на ионные каналы фоторецепторной мембраны и синтез новых веществ. Ретиналь и опсин существуют в разных формах, и это позволяет определенным видам животных воспринимать свет различной окраски, т.е. различать цвета.

Глаза животных представлены двумя основными типами – *ресничными* и *рабдомерными*. В первом случае фоторецепторные органоиды представлены ресничками (у позвоночных животных мембранами, т.е. модифицированными микроворсинками), а во втором – рабдомами – микроворсинками, образующими правильные ряды. Есть также животные, имеющие и ресничные, и рабдомерные рецепторы (некоторые моллюски и черви).

Органы зрения беспозвоночных по уровню своей организации различны. Самые простые из них способны давать информацию только об интенсивности и направлении света. Это так называемые *глазки*. Образование и эволюция органов зрения сопровождаются концентрацией зрительных клеток в отдельные скопления, уходом их вглубь, созданием пигментных экранов, диоптрических и защитных приспособлений и, наконец, возникновением аккомодационных и глазодвигательных приспособлений.

Глаза, формирующие хорошо сфокусированные (четкие) изображения, называются *камерными*. Они имеют большой слой рецепторных клеток, образующих сетчатку, или ретину. Сетчатка может быть прямой и обращенной (инвертированной). Это зависит от того, как направлены рецепторные концы клеток – к источнику света или от него. Кроме того, такие глаза имеют фокусирующие устройства. Хорошо развитое зрение характерно для хищных животных.

Особенно сложное строение имеют глаза насекомых. Они состоят из одинаковых зрительных элементов – омматидиев. В таком зрительном элементе различают роговицу (линзу), кристаллический конус, клетки сетчатки (ретины), рабдом и окружающие омматидий пигментные клетки. Каждый омматидий работает как отдельная трубка бинокля. Он воспринимает кусочек общего изображения, поэтому такое зрение называют *мозаичным*.

**Хеморецепция.** Восприятие вкуса или запаха широко распространено в животном мире. Даже простейшие проявляют хемотаксис, выражающийся в движении к области воды определенной кислотности, в которой они находятся. Хеморецепцию обычно подразделяют на *обоняние* и *вкусовое восприятие*. Правильнее говорить о *контактной* и *дистантной* рецепции.

У многих беспозвоночных хеморецепторную функцию осуществляют *сенсиллы*. В частности, у насекомых рецепторные нейроны связаны с

кутикулярными волосками, шипиками, пластинками, ямками и другими подобными образованиями. Именно эти сенсорные органы называются сенсиллами. Большое их количество располагается на усиках и лапках. У медоносной пчелы на каждом усике находится 14–15 тыс. сенсилл. Специализированные органы химического чувства (*осфрадии*) у моллюсков расположены в обонятельных ямках или отдельных участках мантийной полости. Полихеты имеют так называемые *нюхальные ямки*, помогающие находить и узнавать добычу.

Запахи играют очень важную роль в жизни наземных животных. По запаху они находят пищу, партнеров для спаривания, места для откладки яиц и т.п. Запах – средство информации и общения.

Контактными рецепторами у насекомых являются *вкусовые волоски*, особые сенсиллы в виде трубчатых кутикулярных щетинок, расположенных на ротовых частях или на подошвах лапок, например у мух и бабочек. Сенсилла состоит из нескольких сенсорных клеток, дендриты которых доходят до отверстия на вершине щетинки. Эти рецепторы избирательно раздражаются различными растворами – сахарозы, поваренной соли, хинина и тому подобных веществ. Установлено, что при попадании одной молекулы-раздражителя на акцептор открывается один ионный канал в мембране сенсорной клетки.

Вкусовые и обонятельные рецепторы у разных животных очень схожи. Дендрит каждого биполярного рецепторного нейрона направлен к основанию этого органа, где образует реснички. Проходя через многочисленные отверстия в волоске или щетинке, т.е. в сенсилле, химические вещества достигают этих ресничек, вызывая импульс.

**Механорецепция.** Раздражение механорецепторов происходит вследствие физической деформации – движения или давления в их различных проявлениях (вибрации, изгибе, растяжении, звуке). Независимо от вида раздражения процессы механорецепции похожи. Во всех группах механорецепторов «эффективное» раздражение заключается в смещении видоизмененной ресничной структуры. Ее называют сдвиговой деформацией. Эффективные раздражения вызывают возбуждение в сенсорных клетках (рецепторный потенциал). Это возбуждение превращается затем в последовательность потенциалов действия (спайков) и уже в этом виде направляется в афферентные центры ЦНС.

Несмотря на сходство первичных механизмов раздражения, структуры (органы), воспринимающие раздражения, весьма разнообразны. Так, звуковые колебания воспринимаются у беспозвоночных кутикулярными сенсиллами или сколопидиями насекомых: гравитация – статоцистами, давление – свободными нервными окончаниями и кутикулярными сенсиллами, растяжение – рецепторами растяжения и хордотональными органами у членистоногих. Нужно отметить тот факт, что механорецепторные органы могут выполнять одновременно и другие функции. К примеру, сколопидии насекомых воспринимают звук и вибрацию, а также контролируют положение тела в пространстве. Более того, у насекомых одни и те же сенсиллы могут являться и механо- и хеморецепторами.

**Статоцисты** имеются у многих первичноводных животных – медуз, морских кольчатых червей и ракообразных. Они отсутствуют только у

наземных насекомых. Статоцисты считаются органами равновесия. Однако животные, снабженные статоцистами, реагируют и на сотрясения, поэтому эти образования можно считать сейсморецепторами. Располагаются статоцисты в теле у радиальносимметричных животных (например, у медуз) – по радиусам, на краях зонтика, у высших раков – в первом членике первых антенн, у моллюсков – в ноге или голове.

У наземных животных имеются органы, воспринимающие звуковые колебания. Это прежде всего *хордотональные органы*, состоящие из связки (типа струны), натянутой между двумя участками под покровами. Сенсорные клетки одним концом присоединяются к покровам, а другим – к связке. Колебание связки вызывает раздражение сенсорной клетки. Затем импульс передается на веточки соответствующего нерва. Значительно сложнее устроены органы слуха таких насекомых, как сверчки, кузнечики и цикады. Эти органы носят название тимпанальных (от греч. тимпанум – барабан). В *тимпанальном органе* кузнечика тонкая кутикулярная перепонка натянута на прочную рамку. Под перепонкой, играющей роль барабанной, лежит трахейный ствол, а между ним и перепонкой располагаются группы чувствительных клеток. У ночных бабочек-совок орган слуха настроен на звуки высокой частоты, издаваемые охотящейся летучей мышью. На третьей паре ног у них расположена ребристая кутикулярная пластинка – генератор ультразвуковых помех, сбивающих со следа летучих мышей, которые используют при ночном ориентировании эхолокацию.

### Гуморальная регуляция

Кроме нервной регуляции деятельности органов и систем у животных существует еще и гуморальная, или гормональная, регуляция. Гомеостаз организма поддерживается координированной работой обеих систем. Нервная система передает сигналы в виде нервных импульсов, а эндокринная использует для этого внутренние секреты – гормоны, которые поступают в кровь или другую внутреннюю жидкость. Железы, выделяющие гормоны, называются *эндокринными*, или *железами внутренней секреции*. Сами гормоны могут рассматриваться в качестве химических посредников, целенаправленно влияющих на отдаленные клетки определенных органов.

Несмотря на различия в механизме передачи информации общим для нервной и эндокринной систем является высвобождение химических веществ в качестве средств сообщения между клетками. Гормоны могут продуцироваться и в специализированных нервных клетках, так называемых нейросекреторных, проходить по аксонам до их вздутых окончаний и выделяться затем в кровь. Такие процессы характерны для насекомых, у которых нейросекреторные клетки находятся в головном ганглии ЦНС. Большинство гормонов беспозвоночных являются нейросекретами, а по своей химической природе – пептидами или белками. Действие гормона может сказываться сразу на целом организме, но чаще его активность высокоспецифична. Результат гормонального сигнала зависит от рецепторов на клетках-мишенях.

Хорошо изучены эндокринная система и внутренняя секреция насекомых. Удобными моделями их делает своеобразный характер развития, включающий линьки и метаморфоз. Гормоны эндокринных желез регулируют

обмен и развитие насекомых, а также связанные с ними процессы – личиночный рост, линьку, диапаузу (прекращение развития), половое созревание, поведение и т.д. Наиболее изучены четыре вида эндокринных желез: нейросекреторные клетки ЦНС, прилежащие тела, кардиальные тела и проторакальные (переднегрудные) железы. Кардиальные и прилежащие тела вместе составляют так называемый **ретроцеребральный комплекс**.

Нейросекреторные клетки находятся в разных ганглиях ЦНС. Они вырабатывают нейрогормоны. Мозговые нейросекреторные клетки выделяют активационный гормон, управляющий активностью проторакальных желез. Ретроцеребральный комплекс состоит из двух пар мозговых желез, называемых кардиальными и прилежащими телами. Функции ретроцеребрального комплекса состоят в запасании материала, который поступает из мозговых нейросекреторных клеток, и в продуцировании собственных гормонов, регулирующих обмен веществ, поведение, развитие и размножение насекомых. Органы, запасающие нейросекреторные продукты и выделяющие их в гемолимфу, называются **нейрогемальными**. У большинства насекомых главными нейрогемальными органами являются кардиальные тела. В них различают два отдела – запасующий и железистый. Именно во втором отделе синтезируются собственные гормоны.

Основная функция прилежащих тел заключается в синтезе и выделении ювенильных гормонов, которые у личинок насекомых задерживают метаморфоз, а у взрослых – стимулируют развитие половых желез.

Проторакальные железы имеют вид тяжей, расположенных в переднегрудном отделе тела. Они являются источниками гормонов, вызывающих линьку насекомых. Вся эта система работает слаженно.

У насекомых есть и другие гормоны. Гормон эмбриональной диапаузы продуцируется нейросекреторными клетками подглоточного ганглия и там же накапливается. Этот процесс характерен для гусениц старших возрастов и куколок бабочек. В конце кукольного развития выделенный в гемолимфу гормон переходит в яйцеклетки, а его присутствие в яйцах вызывает эмбриональную диапаузу. Если в гемолимфе этого гормона нет, яйца развиваются без задержки. Еще один нейрогормон – бурсикон – действует на покровные ткани и вызывает затвердение кутикулы во время линьки. Он продуцируется нейросекреторными клетками, расположенными в разных ганглиях ЦНС – брюшных, грудных и даже головных. Гормоны, выделяемые нейросекреторными клетками, могут стимулировать также деятельность сердца, вызывать сокращение задней кишки или (у неоплодотворенных самок) выделение феромонов.

Гормональная регуляция обнаружена у многих беспозвоночных, таких, как кольчатые черви, моллюски, ракообразные и др. В частности, у раков обнаружен и личиночный, и ювенильный гормоны.

### Тест

1. Нейроны, передающие импульсы в ЦНС, называются:  
а) афферентными; б) эфферентными; в) униполярными.
2. Основная функция синапсов:  
а) передача сигналов от ЦНС к эффекторам;  
б) передача сигналов от рецепторов к эффекторам;  
в) передача сигналов в ЦНС.

3. Диффузная нервная система характерна для:  
а) губок; б) кишечнополостных; в) а + б.
4. Нервная система типа ортогон характерна для:  
а) сцифоидных медуз; б) кишечнополостных; в) плоских червей.
5. Если головной мозг образуется за счет скопления нервных клеток в переднем конце тела в толще паренхимы, такой тип мозга называется:  
а) ортогонным; б) эндонным; в) а + б.
6. Нервный аппарат моллюсков называется:  
а) лестничная нервная система;  
б) брюшная нервная цепочка;  
в) разбросанно-узловая нервная система.
7. Если фоторецепторные органы животных представлены микроворсинками, образующими правильные ряды, такие глаза являются:  
а) ресничными; б) рабдомерными; в) камерными.
8. У беспозвоночных хеморецепторную функцию осуществляют:  
а) сенсиллы; б) осфрадии; в) а + б.
9. У беспозвоночных гравитация воспринимается:  
а) сколоподиями; б)статоцистами; в) хордотональными органами.
10. В состав ретроцеребрального комплекса насекомых входят эндокринные железы:  
а) кардиальные тела; б) прилежащие тела; в) а + б.

## **ПОВЕДЕНИЕ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНОГО МИРА.**

### **Поведение живых организмов.**

**Поведение** – это направленные во вне действия организма в ответ на стимулы, возникающие в той или иной ситуации. Подобные действия изменяют взаимоотношения организма с внешней средой и имеют приспособительное значение. Все формы поведения можно разделить на два типа – *врожденное* (стереотипное) и *приобретенное*.

**Врожденное поведение** характеризуется тем, что определенный стимул вызывает у животного одну и ту же реакцию. Такое поведение развивалось на протяжении огромного числа поколений путем отбора и поэтому является адаптивным, способствуя выживанию вида. К стереотипным формам поведения относятся таксисы, кинезы, рефлексy и инстинкты. В одних случаях можно наблюдать простую реакцию на стимул, в других (например, инстинкты) мы встречаем очень сложные акты, включающие территориальное поведение, ухаживание, спаривание и даже общественную организацию.

**Таксисы** – направленные движения всего организма в целом, вызванные и направляемые внешним стимулом. В том случае, если ориентация направлена к источнику стимуляции, говорят о положительном таксисе, если от него – об отрицательном. По характеру вызывающих таксисы стимулов их делят на фототаксис, хемотаксис, гигротаксис и т.д. Примером таксисов может служить ориентация по источникам света или запаха. Эти таксисы используются человеком для привлечения и истребления вредных насекомых.

**Кинезы** – ненаправленные двигательные реакции, при которых скорость движения зависит не от направления действия, а от его интенсивности. Так, щупальца полипа-гидры в поисках пищи медленно перемещаются без определенного направления, но если рядом с гидрой окажется мелкий рачок – дафния или циклоп, начинают двигаться быстрее. Другой пример. Если чашку Петри разделить на две половины полоской пластилина и в одну половину поместить пропитанный водой комок ваты, а в другую – гранулы хлористого кальция, то запущенные в чашку мокрицы через некоторое время соберутся в той половине, где находится мокрая вата. Проявился положительный гигротаксис. Но до этого мокрицы, находящиеся в сухой половине чашки, быстро и беспорядочно двигались, пытаясь найти оптимальные условия. Когда они эти условия находят, их подвижность уменьшается. Такая реакция называется ортокинезом. Подобные реакции могут обуславливаться зависимостью от других факторов, например, от степени жажды и голода, освещенности, тепла или холода и т.д.

**Рефлексы** – произвольная стереотипная двигательная реакция какой-то части организма на тот или иной стимул. Существует два вида рефлексов – тонические и фазические. **Тонические рефлексы** – это относительно медленные, длительно продолжающиеся установки, которые поддерживают мышечный тонус, позу и равновесие. **Фазические рефлексы** – быстрые, короткие ответы. Многие акты поведения являются совокупностью ряда простых рефлексов, но далеко не все. Инстинктивные акты охватывают нечто большее, чем комплексную цепь простых рефлексов, для которых существует неизменное взаимоотношение типа «стимул–реакция».

**Инстинкты** – сложные, генетически запрограммированные, стереотипные формы поведения, возникающие в ответ на определенные изменения окружающей среды и имеющие большое значение для выживания организма. Они не связаны с обучением, специфичны для каждого вида и от простых рефлексов отличаются степенью сложности. Один из основоположников этологии – науки о поведении – К. Лоренц определил инстинкты как врожденные видоспецифичные комплексы двигательных реакций. У беспозвоночных животных инстинктивное поведение играет главную роль. Связано это с коротким сроком жизни большинства видов.

Типичным примером инстинктивного поведения являются действия роющей осы. Самка отрождается весной из подземной куколки. Ей предстоит встреча с самцом, а затем выполнение целого ряда действий: рытье гнездовой норки, постройка в ней камер, охота и обездвижение добычи. Далее самка должна положить в каждую камеру добычу, отложить яйца и зарыть гнездо. На все это уходит несколько недель, после чего самка погибает. Поскольку родители этой самки погибли еще прошлым летом, научить ее никто не мог. У высших позвоночных охотиться или летать учат родители. Лыенок, например, только в двухлетнем возрасте может самостоятельно охотиться, а до этого он наблюдает, как это делают родители, и подражает им.

**Обучение** – альтернативный путь приспособления к среде обитания – состоит в изменении животным своего поведения в процессе обучения и накопления опыта. И в том, и в другом случае имеет место отбор. Но в первом случае отбор производился на протяжении истории вида, а во втором – на

протяжении истории особи. Большим преимуществом обучения по сравнению с инстинктом является способность изменять поведение при столкновении с изменившимися обстоятельствами. Среди беспозвоночных хорошую способность к обучению (дрессировке) демонстрируют медоносные пчелы. За короткий срок (3 недели) работы в качестве сборщицы нектара пчела запоминает точное расположение своего улья и цветущих растений, на которых она кормится. Она запоминает также, в какое время дня, на каких цветках выделяется больше нектара. В опытах этолога К. Фриша с кормушками, помеченными определенным цветом, пчела-сборщица запоминает этот цвет на весь оставшийся период жизни.

**Ориентация** в пространстве и **коммуникация** между особями одного вида хорошо изучены на общественных насекомых – муравьях и пчелах.

Для многих насекомых важнейшим средством ориентации являются зрительные стимулы, причем их замечательная особенность состоит в способности ориентироваться по плоскости поляризации света. При такой ориентации поляризация света, воспринятая фоторецепторами, позволяет определить положение солнца на небе даже в облачный день. Для медоносной пчелы солнце – основной компас, по которому она ориентируется в пространстве. Однако при этом пчела еще и корректирует направление, учитывая путь, пройденный солнцем за определенное время.

Пчелы способны не только строго следовать усвоенному в процессе обучения азимуту в разное время дня, но и передавать эти знания другим пчелам-сборщицам своего улья. Это осуществляется с помощью так называемого «виляющего танца» на сотах.

У общественных насекомых передача информации внутри семьи или колонии (например, у муравьев) может осуществляться путем **трофаллаксии**. Трофаллаксия называется передача пахучих веществ, в том числе пищи, при облизывании одной особью другой. Муравьи с зобиком, переполненным пищей, при встрече с голодным «собратом» из одной колонии отпрыгивают капельку пищи, которую выпрашивает голодный муравей. При этом вместе с пищей распространяется информация о ее свойствах и характере, что побуждает других особей искать именно эту пищу.

Особым видом коммуникации является **биолюминесценция**, т.е. испускание видимого света живыми организмами. Примером могут служить световые сигналы жуков-светляков, с помощью которых обеспечивается взаимное узнавание особей одного вида, но разных полов. Естественно, они должны быть строго специфичными. Неоплодотворенные самки светляков испускают присущие только этому виду комплексы вспышек света в ответ на сигналы самцов, которые приближаются к ним для спаривания. В некоторых случаях у светляков одного вида уже оплодотворенная самка на следующую ночь начинает испускать сигналы, характерные для другого, более мелкого вида, и когда «чужой» самец приближается к ней, она убивает и съедает его.

**Феромоны.** Для регуляции поведения используется выделение особями малых количеств химических веществ, вызывающих специфическую реакцию поведения или развития у других особей того же вида. Такие вещества называются феромонами. Различают половые феромоны, феромоны следа, агрегационные феромоны, феромоны тревоги, феромоны-метчики территории

и т.д. Феромоны секретируются различными типами клеток или специализированными железами, а затем выделяются наружу.

Иногда феромон может иметь несколько функций. Так, мандибулярные железы пчелиной матки выделяют биологически активные вещества многостороннего действия. Этот секрет, во-первых, привлекает рабочих пчел к матке. Во-вторых, они облизывают тело матки и при этом поглощают активные вещества, в том числе специфическое «царское вещество» – органическую кислоту, в результате чего у них подавляется развитие яичников. Поэтому во всей пчелиной семье только матка (царица) способна откладывать яйца. В-третьих, «царское вещество» подавляет у рабочих пчел рефлекс строительства крупных ячеек для выкармливания будущих маток. И, наконец, это же вещество привлекает самцов к молодой матке во время ее брачного вылета. Таким образом, «царское вещество» является одновременно и половым, и общественным феромоном, а также обладает антигормональным характером. Передача сигнала происходит через обмен пищей (трофаллаксис). Слизывая с тела матки феромон, рабочие пчелы затем разносят его по всей пчелиной семье.

Феромоны тревоги отмечены у многих насекомых – от тлей и клопов до пчел и муравьев. Потрясенный муравей выпускает из отверстий желез небольшое количество феромона, который немедленно вызывает чувство беспокойства у других особей. Привлекаемые феромоном, они приближаются к подавшему сигнал муравью, и при этом выпускают тот же феромон. Этот сигнал распространяется от муравья к муравью с быстротой цепной реакции, и вскоре весь муравейник приходит в боевую готовность.

У пчел действие феромона тревоги проявляется при ужалении противника. При этом одновременно с ядом пчела впрыскивает ему смесь изоамилацетата, изоамилпропионата и изоамилбутирата. Запах ее (напоминает запах банана) побуждает других пчел лететь на помощь и жалить того же противника. Этим объясняется массовое нападение пчел на потревоживших их животных или людей.

Феромоны следа входят в состав пахучих смесей, которыми насекомые метят пищу или дороги, ведущие к этой пище. Такого типа феромоны выделяют термиты, муравьи и пчелы.

Агрегационные феромоны побуждают насекомых к скоплению в большие стаи. Они отмечены у жуков-лубоедов и короедов, а также у долгоносиков и мертвоедов. Действие их достаточно сложно и зачастую неотделимо от действия половых феромонов.

Поскольку феромоны обладают привлекающим (аттрактивным) действием, они применяются для борьбы с вредными насекомыми. Созданы так называемые феромонные ловушки, в которые заманиваются насекомые, уничтожаемые затем пестицидами или другими способами. Скопление вредителей на ограниченной площади, вызванное действием полового феромона, позволяет снизить расход ядохимикатов и удешевить борьбу.

### **Основные этапы эволюции животного мира.**

Животные прошли долгий эволюционный путь развития, во время которого происходили морфологические и функциональные изменения. По данным палеонтологии, возраст древнейших найденных остатков животных

составляет более 2 млрд лет. Это были простейшие с минеральным скелетом, губки, трилобиты и ракоскорпионы, гидроидные полипы и ряд других.

В процессе эволюции организмов их пассивное усложнение сопровождается усложнением взаимоотношений между ними и средой. Эволюция животных идет по линии морфофизиологического прогресса.

Выдающийся русский ученый А.Н. Северцов обосновал пути биологического прогресса, который выражается в возрастании приспособленности организма к окружающей его среде. Приспособленность проявляется в увеличении численности и расширении занятой его потомками площади.

Наряду с этим он показал и противоположную сторону эволюции – биологический регресс, означающий снижение приспособленности организма, отставание в темпах эволюции от изменений во внешней среде и в результате уменьшение численности, а в перспективе – вымирание.

Биологический прогресс достигается несколькими путями. Первый из них – морфофизиологический прогресс, который А.Н. Северцов назвал ароморфозом. При этом жизнедеятельность организмов поднимается на более высокую ступень. Организмы получают возможность выйти за пределы той среды, в которой жили их предки, и захватить новые области обитания. При крупных ароморфозах четко выражено преобразование всей организации животных.

К числу ароморфозов следует отнести:

- ✓ возникновение многоклеточной организации животных;
- ✓ появление разнополости и развитие двух типов гамет;
- ✓ образование фагоцитобласта у беспозвоночных;
- ✓ возникновение билатеральной организации и др.

Другой путь, ведущий к биологическому прогрессу, – это *идиоадаптации*, или – *идиогенезы*. Под этим понимаются ограниченные приспособления к среде, при которых организмы не испытывают ни значительного усложнения строения, ни упрощения. В данном случае эволюция часто направлена в сторону специализации и адаптации к конкретной экологической обстановке. У насекомых к числу идиогенезов можно отнести варианты строения ротовых аппаратов, позволяющие использовать разные источники питания.

Особенно часты случаи биологического регресса среди сидячих форм или паразитических организмов. К упростившим свою организацию потомкам более сложно организованных животных можно отнести класс мшанок, отряд усоногих раков, червецов и щитовок среди насекомых. При переходе к паразитическому образу жизни нередко утрачиваются многие органы чувств, иногда весь пищеварительный тракт, локомоторные органы и т.п.

Эволюция животного мира базируется на определенных закономерностях. Прежде всего, что было четко отмечено еще Ч. Дарвином, эволюционные изменения всегда являются приспособлениями к изменившимся условиям среды, то есть эволюция – адаптивна.

Как было установлено Ж. Кювье, части и органы организма взаимозависимы и изменения одних влекут за собой изменения других. Эта закономерность получила название принципа корреляции.

Основным принципом прогрессивного усложнения организации является установленный Г. Мильн-Эдвардсом принцип дифференциации, основанный на разделении труда. Целое, несущее общие жизненные функции, расчленяется на части с разными, более специализированными функциями. Дифференцировка тела на слои – эктодерму (покровы) и энтодерму (первичную кишку) – и разделение «труда» между ними означает одновременно централизацию питания. Образование мезенхимы с широкими межклеточными пространствами в среднем слое позволило обеспечить более равномерное распределение пищевого материала по клеткам тела.

Зоолог В.А. Догель установил правило, согласно которому в процессах филогенетического развития наблюдается широко распространенное явление изменения числа гомологичных органов. Хотя это явление может идти как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения их числа, основное значение в эволюции животных имеет процесс олигомеризации (уменьшения), который обычно связан с рудиментацией и полной редукцией таких органов. Явления олигомеризации прослеживаются, например, в изменении числа парных конечностей у членистоногих или уменьшении числа гонад у ресничных червей.

Еще один закон природы получил название закона неограниченности эволюционного процесса. Он проявляется в непрерывном обновлении форм жизни в филогенетических ветвях.

Очень важно обратить внимание на связь между индивидуальным и историческим развитием животных, иначе говоря, между онтогенезом и филогенезом. Еще в XV и начале XIX в. натурфилософы говорили о «параллелизме» между индивидуальным развитием животных и «лестницей» живых существ. Анализ этого параллелизма позволил российскому академику К. Бэр сформулировать закон зародышевого сходства. Согласно этому закону, чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами. Иначе говоря, зародыши разных групп животных на ранних стадиях развития чрезвычайно схожи. Различия формируются впоследствии. Процесс повторения филогенетических признаков в онтогенетическом развитии называется рекапитуляцией.

Недостаток биогенетического закона в трактовке Геккеля заключался в том, что он историю взрослого организма отрывал от истории эмбриона. Этот недостаток был устранен в теории филэмбриогенеза Северцова. Под филэмбриогенезами он понимал такие изменения в онтогенезе, которые переходят во взрослое состояние и служат материалом для новых направлений филогенеза. Способов филэмбриогенетических изменений несколько. Это анаболии, или надставки конечных стадий зародышевого развития, девиации – отклонения от типичного развития на одной из средних стадий эмбриогенеза, архаллакисы – изменения на начальных стадиях эмбриогенеза. Рекапитуляции четко выявляются при анаболиях, захватывают лишь часть онтогенеза при девиациях и совсем не обнаруживаются при архаллакисах.

В 1927 г. русский биолог Ю.А. Филипченко предложил разделить эволюцию на два процесса – микроэволюцию и макроэволюцию. Микроэволюция – это дивергенция от популяционного до видового уровня, а макроэволюция – дивергенция на уровне выше вида. В основе макроэволюции –

мутационная изменчивость под контролем естественного отбора. На характер процессов микроэволюции могут оказывать влияние колебания численности популяции (волны жизни), обмен генетической информацией между ними, их изоляция и дрейф генов. Микроэволюция лежит в основе процесса видообразования. Макроэволюция, согласно современным представлениям, не имеет специфических механизмов и осуществляется только посредством процессов микроэволюции, являясь их совокупным выражением. Накопление микроэволюционных процессов внешне выражается в макроэволюционных явлениях. Только на уровне макроэволюции обнаруживаются общие тенденции, направления и закономерности эволюции органического мира, которые не поддаются наблюдению на уровне микроэволюции.

### Тест

1. Все формы поведения животных можно разделить на два типа – стереотипное и приобретенное:  
а) да; б) нет.
2. Врожденное поведение характеризуется тем, что определенный стимул вызывает у животного одну и ту же реакцию:  
а) да; б) нет.
3. Таксисы – это направленные движения всего организма в целом, вызванные и направляемые внешним стимулом:  
а) да; б) нет.
4. Таксисы, кинезы, рефлексy, инстинкты – это формы приобретенного поведения:  
а) да; б) нет.
5. Существует два вида рефлексов – тонические и фазические:  
а) да; б) нет.
6. Обучение, ориентация и коммуникация – это формы стереотипного поведения:  
а) да; б) нет.
7. Трофоллаксис – это передача пахучих веществ, в том числе пищи, при облизывании одной особью другой:  
а) да; б) нет.
8. Феромон может выполнять только одну функцию:  
а) да; б) нет.
9. Согласно А.Н. Северцову, биологический прогресс может достигаться только путем морфофизиологического прогресса:  
а) да; б) нет.
10. В.А. Филипченко разделил эволюцию на два процесса – микроэволюцию и макроэволюцию:  
а) да; б) нет.

## ПРИМЕРНЫЙ ПЛАН

лабораторных занятий по функциональной зоологии для студентов биологического факультета  
по специальности «Биология» (научно-педагогическая деятельность)»

№ п/п	Тема занятий	К-во часов	Задание	Вопросы для изучения
1	2	3	4	5
1.	Питание и пищеварение животных	2	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Зарисовать схему внутриклеточного пищеварения у <i>Paramecium</i>.</li> <li>2. Зарисовать строение железистых клеток поджелудочной железы морской свинки.</li> <li>3. Зарисовать типы стрекательных клеток гидры.</li> <li>4. Зарисовать строение мандибул насекомых.</li> <li>5. Рассмотреть под микроскопом строение ротовых аппаратов шмеля, бабочки, мухи, комара. Определить тип ротового аппарата у каждого насекомого. Указать отличия в строении ротовых аппаратов различных типов.</li> <li>6. Зарисовать некоторых внутренних симбионтов животных.</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Типы гетеротрофного питания.</li> <li>2. Классификация животных в зависимости от выбора пищи и способов ее получения.</li> <li>3. Способы питания животных в зависимости от характера пищи.</li> </ol>
2.	Циркуляция газов и жидкостей в организме животных	2	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Зарисовать строение трахейной дыхательной системы насекомых.</li> <li>2. Зарисовать строение жаберного лепестка костных рыб.</li> <li>3. Зарисовать строение легких и воздушных мешков птиц.</li> <li>4. Зарисовать строение легких человека.</li> <li>5. Зарисовать схему замкнутой кровеносной системы дождевого червя.</li> <li>6. Зарисовать схему циркуляции крови рыб, птиц и млекопитающих.</li> <li>7. Зарисовать схему открытой кровеносной системы насекомых.</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Водное дыхание.</li> <li>2. Воздушное дыхание.</li> <li>3. Типы кровеносных систем.</li> <li>4. Движение жидкости в организме животных.</li> </ol>
3.	Осморегуляция и экскреция у животных	2	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Зарисовать схему движения ионов и воды через мембраны.</li> <li>2. Зарисовать схему функционирования сократительной вакуоли у амёбы.</li> <li>3. Зарисовать строение органов выделения у разных групп животных.</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Осмотическая и ионная регуляция гомеостаза у животных.</li> <li>2. Типы выделения конечных продуктов обмена у разных групп животных.</li> </ol>

4.	Движение животных. Контрольная работа	2	1. Зарисовать схему механизма амебоидного движения. 2. Зарисовать схему строения реснички. 3. Зарисовать схему движения жгутика и реснички. 4. Зарисовать схему строения поперечнополосатой мускулатуры. 5. Зарисовать схему локомоции дождевого червя. 6. Зарисовать схему работы летательных мышц у насекомых.	1. Амебоидное движение. 2. Мерцательное движение. 3. Мышечное движение. 4. Типы движения в зависимости от расположения мускулатуры у животных.
5.	Системы контроля. Нервная и гуморальная регуляция	2	1. Зарисовать схему типичного нейрона позвоночных и беспозвоночных животных. 2. Зарисовать строение различных типов глаз животных. 3. Зарисовать строение различных типов сенсилл животных. 4. Зарисовать строение статоцистов. 5. Зарисовать строение хордотонального органа. 6. Зарисовать строение тимпанального органа. 7. Зарисовать схему строения эндокринной системы насекомых и переднего отдела ЦНС.	1. Нервная регуляция. 2. Типы нервных аппаратов. 3. Рецепторы и сенсорные системы. 4. Гуморальная регуляция.
6.	Поведение животных (самостоятельно)	2		1. Стереотипное (врожденное) поведение животных. 2. Приобретенное поведение животных.
7.	Размножение и жизненные циклы (самостоятельно)	2		1. Способы размножения животных. 2. Жизненные циклы животных.
8.	Развитие животных. Контрольная работа	2		1. Эмбриональное развитие. 2. Личиночное развитие и метаморфоз. 3. Регенерация. 4. Старение и смерть.

## ЛИТЕРАТУРА

### Основная

1. Грин, Н. Биология / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор. – М.: Мир, 1990. – Т. 2. – 323 с.
2. Константинов, В.М. Зоология позвоночных / В.М. Константинов, С.П. Наумов, С.П. Шаталова. – М.: Издательский центр «Академия», 2000. – 496 с.
3. Лопатин, И.К. Зоология беспозвоночных / И.К. Лопатин, Ж.Е. Мелешко. – Минск: БГУ, 2009. – 247 с.
4. Лопатин, И.К. Общая зоология / И.К. Лопатин. – Минск: Высш. шк., 1984. – 256 с.
5. Лопатин, И.К. Функциональная зоология / И.К. Лопатин. – Минск: Высш. шк., 2002. – 150 с.
6. Хадорн, Э. Общая зоология / Э. Хадорн, Р. Венер. – М.: Мир, 1989. – 528 с.

### Дополнительная

1. Наумов, Н.П. Экология животных / Н.П. Наумов. – М.: Высш. шк., 1963. – 578 с.
2. Де Дюв, К. Путешествие в мир живой клетки / К. Де Дюв. – М.: Мир, 1987. – 110 с.
3. Шмидт-Ниельсен, К. Физиология животных / К. Шмидт-Ниельсен. – М.: Мир, 1982. – 800 с.
4. Гриффин, Д. Живой организм / Д. Гриффин, Эл. Новик. – М.: Мир, 1973. – 273 с.
5. Ньют, Д. Рост и развитие животных / Д. Ньют. – М.: Мир, 1973. – 87 с.
6. Росс, Г. Энтомология / Ч. Росс, Д. Росс. – М.: Мир, 1985. – 386 с.
7. Жизнь животных / под ред. Л.А. Зенкевича. – М., 1968, 1969. – Т. 1, 2, 3.
8. Жизнь животных / под ред. М.С. Гилярова, Ф.Н. Правдина. – 2-е изд. – М.: Просвещение, 1984. – Т. 3.
9. Жизнь животных / под ред. Ю.И. Полянского. – 2-е изд. – М.: Просвещение, 1987. – Т. 1.
10. Жизнь животных / под ред. Р.К. Пастернак. – 2-е изд. – М.: Просвещение, 1988. – Т. 2.

Учебное издание

**СЕДЛОВСКАЯ** Светлана Михайловна

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЗООЛОГИЯ**

Методические рекомендации

Технический редактор

*Г.В. Разбоева*

Корректор

*Ф.И. Сивко*

Компьютерный дизайн

*Е.В. Малнач*

Подписано в печать . Формат 60x84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 2,90. Уч.-изд. л. 3,64. Тираж экз. Заказ .

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования

«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова».

ЛИ № 02330 / 0494385 от 16.03.2009.

Отпечатано на ризографе учреждения образования

«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова».

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.