

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное агентство по образованию
Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова

О. А. Ботязова

**Сравнительная
и экологическая
физиология животных**

Учебное пособие

*Рекомендовано
Научно-методическим советом университета для студентов,
обучающихся по специальностям Биология, Экология*

Ярославль 2009

УДК 612
ББК Е 903я73
Б 86

*Рекомендовано
Редакционно-издательским советом университета
в качестве учебного издания. План 2009 года*

Рецензенты:

Кузьмина В. В., доктор биологических наук, профессор,
главный научный сотрудник лаборатории экологии рыб
ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН; кафедра нормальной физиологии
Ярославской государственной медицинской академии

Б 86 **Ботяжова, О. А. Сравнительная и экологическая физиология животных:** учеб. пособие / О. А. Ботяжова; Яросл. гос. ун-т им. П. Г. Демидова. – Ярославль : ЯрГУ, 2009. – 112 с.
ISBN 978-5-8397-0726-9

В настоящем учебном пособии приведены современные данные о механизмах участия отдельных физиологических звеньев в процессе адаптации организма как единого целого. Показаны изменения функций и поведения, возникающие в процессе экологических адаптаций и представляющие ответ эффекторных систем (дыхания, крови и кровообращения, пищеварения, теплообмена и т. д.) на воздействие факторов внешней среды. Рассмотрены сравнительные и эволюционные аспекты основных приспособительных реакций к постоянно меняющимся условиям окружающей природной среды у организмов, обитающих в разных средах жизни.

Учебное пособие предназначено для студентов, обучающихся по специальностям 020201.65 Биология (дисциплина «Сравнительная и экологическая физиология животных», блок СД) и 020801.65 Экология (дисциплина «Экологическая физиология», блок СД), заочной формы обучения. Может быть использовано студентами при изучении общепрофессиональных и специальных эколого-физиологических дисциплин, а также в процессе выполнения курсовых и дипломных работ.

Рис. 5; библиогр.: 15 назв.

УДК 612
ББК Е 903я73

ISBN 978-5-8397-0726-9

© Ярославский
государственный университет
им. П. Г. Демидова, 2009

Глава 1. Жизненная среда организмов

Слой поверхностных оболочек нашей планеты, охваченный активной деятельностью живых организмов, называется биосферой. Он составляет примерно $1/320$ радиуса Земли и с геологической точки зрения делится на три оболочки: газовую – атмосферу, твердую – литосферу и жидкую – гидросферу. Каждая среда жизни обладает специфическими свойствами и жизненными формами соответственно наземных, почвенных и водных животных. Свойства среды и организмы ее населяющие находятся в тесной связи и взаимозависимости. Это проявляется в том, что, с одной стороны, свойства среды, во-первых, определяют генеральные пути эволюции обитающих в ней животных и, во-вторых, обуславливают формирование эколого-физиологических и морфологических особенностей организмов, населяющих ту или иную жизненную среду. С другой стороны, живые организмы не только приспособляются к особенностям среды их обитания. Но их совокупная деятельность оказывает свое влияние на среды жизни. Накапливаясь на протяжении геологической истории развития жизни, эти влияния во многом определили современный химический состав, структуру и свойства биосферы в целом и ее составляющих.

Рассмотрим свойства различных сред жизни, которые имеют наибольшее эколого-физиологическое значение для жизнедеятельности животных.

Характеристика гидросферы как среды жизни водных животных

Гидросфера занимает около 71% поверхности Земли, так что на 1 см^2 приходится 273 л воды. Гидросфера образована водоемами нескольких типов (океан, подземная вода, озера, почвенная влага, речные воды, ледники, пары атмосферы). Распределение запасов воды в них неравномерно и неодинаково. Основная

масса воды на планете сосредоточена в водах океанического типа (269 л из 273). Количество пресной воды (подземная вода, озера, почвенная влага, речные воды) около 100 мг/см^2 , континентальный лед – 4,5 л и пары воды – 3 мг/см^2 .

Гидросфера – среда для жизни огромного числа организмов, а сам океан, по-видимому, место, где впервые зародилась жизнь. Именно на водную среду приходится 60% активной протоплазмы. Свойства водной среды в морских водоемах во многом определили физико-химическую эволюцию форм жизни, в том числе эволюцию животных. Пригодность воды в качестве среды обитания различных организмов, ее уникальное значение как внешней, так и внутренней среды для жизни определяют: 1) физико-химические свойства самой воды и 2) особенности физико-химических явлений, возникающих в результате взаимодействия гидросферы с другими оболочками Земли, ее вращения и влияния космических факторов.

Вода как физико-химическое тело оказывает непрерывное воздействие на жизнь гидробионтов. Она удовлетворяет физиологические потребности организмов: 1) служит им опорой; 2) доставляет кислород и 3) пищу; 4) уносит метаболиты; 5) переносит половые продукты; 6) перемещает самих водных животных и т. д. Поэтому свойства воды – важнейший фактор абиотической среды водного населения.

Рассмотрим физико-химические свойства воды, определяющие ее пригодность для жизни организмов.

1. Химический состав воды и ее строение имеют большое значение для жизнедеятельности водных животных, т. к. обуславливают осмотические отношения живых организмов со средой разной солености. У первичноводных позвоночных животных эти условия предопределили принципиальные пути эволюции органов выделения, а у вторичноводных – серию адаптаций, направленных на ограничение осмотического обмена с окружающей средой.

2. Высокая плотность воды не менее важное ее свойство, влияющее на процессы жизнедеятельности организмов. Плотность воды при $t 3,98^\circ\text{C}$ составляет 1 г/см^3 , причем она может повышаться до $1,347 \text{ г/см}^3$ за счет растворения в ней различных со-

лей. Плотность воды приближается к плотности тела многих животных, что в процессе эволюции открыло возможность ния и закрепления форм, «парящих» в водной среде и не имеющих необходимой связи с субстратом. В результате этого в толще воды сложились целые сообщества живых организмов, вполне самостоятельно поддерживающие круговорот веществ, т. е. биогеоценозы, содержащие все три крупные экологические категории организмов: продуцентов, синтезирующих органическое вещество из неорганического с использованием внешних источников энергии; консументов – потребителей готового органического вещества и редуцентов, разлагающих мертвые органические остатки до неорганических продуктов. Благодаря этому современная гидросфера пронизана жизнью на всю ее толщу, живые формы найдены в самых глубоких океанических впадинах – порядка 11000 м.

3. Вязкость воды. По сравнению с другими жидкостями вода имеет сравнительно небольшую вязкость, что обуславливает ее подвижность и облегчает плавание гидробионтов. Вязкость воды заметно снижается с повышением температуры, но несколько возрастает с увеличением солености. Изменение вязкости сильно влияет на условия передвижения особенно мелких организмов, которые, обладая сравнительно маломощной локомоторной системой, преодолевают силу трения воды со значительными энергетическими затратами.

Огромное влияние оказывает вязкость воды на скорость погружения организмов. При отсутствии трения водные животные, не обладающие локомоторной системой, лишились бы способности удерживаться в толще воды, а подвижным формам пришлось бы тратить много дополнительной энергии, чтобы избежать погружения на дно. Вязкость воды облегчает организмам парение в ее толще, поэтому у многих гидробионтов выработались специальные адаптации, направленные на увеличение сил трения с водой, особенно летом, когда ее вязкость в связи с повышением температуры снижается.

4. Коэффициент поверхностного натяжения сравнительно высокий для воды. В зависимости от температуры и солености лежит в пределах $0,771-0,765\text{Н/м}^2$. Межмолекулярные силы, дей-

ствующие перпендикулярно к поверхности и вызывающие образование пленки поверхностного натяжения, играют существенную роль в жизни нейстонов – жизненных форм поверхностного слоя воды. К ним относятся микроскопические или мелкие формы, обитающие на поверхностной пленке – эпинейстон или непосредственно под нею – гипонейстон. Поверхностная пленка предоставляет организмам своеобразную опору, для использования которой вырабатываются специфические адаптации, в частности смачиваемость или несмачиваемость покровов тела. Организмы с несмачивающимися («не прилипающими» к пленке) покровами, находясь на пленке, поддерживаются ею и, даже будучи тяжелее воды, не тонут. Гидробионты более легкие, чем вода, могут удерживаться в ней, упираясь в находящуюся над ними пленку. Нейстоны со смачивающимися покровами могут подвешиваться к пленке снизу и не тонут, если даже их плотность заметно выше единицы.

5. Термические свойства воды. Вода отличается гораздо большей термостабильностью, т. е. постоянством температуры, по сравнению с воздухом и почвой, что благоприятно для существования жизни. Сохранению температурного постоянства воды способствуют: ее необычайно высокая теплоемкость, равная $4,9 * 10^3$ Дж/кг на 1 К; крайне высокая теплота парообразования $+ 2,26 * 10^6$ Дж/кг (539 кал/г) при 100° С и высокая теплота плавления льда – $3,35 * 10^5$ Дж/кг (80 кал/г). Когда поступление тепла в водоемы усиливается и вода начинает нагреваться, возрастает испарение, вследствие чего повышение температуры замедляется. При охлаждении воды ниже 0° С и образовании льда выделяющееся тепло тормозит дальнейшее понижение температуры. В результате вода медленно охлаждается и нагревается при смене времени суток и сезонов года.

6. Оптические свойства воды. Вода гораздо менее прозрачна по сравнению с воздухом, и падающий в нее свет довольно быстро поглощается и рассеивается. Коэффициент поглощения света, зависит от длины волны и заметно увеличивается для всех лучей в природных водах, содержащих большое количество различных взвешенных частиц. Вследствие этого спектральный состав света по мере прохождения его сквозь толщу воды резко ме-

няется. Очень быстро в нем исчезают инфракрасные лучи (длиннее 820 нм), затем красные (680 нм) и оранжевые (620 нм). более далеко проходят зеленые (520 нм) и особенно синие (460 нм) и фиолетовые (400 нм).

В соответствии с постепенным угасанием солнечного света по мере продвижения вглубь водоемов в них различают три зоны. Верхняя зона, где освещенность достаточна для обеспечения фотосинтеза растений, носит название эвфотической, далее простирается сумеречная, или дисфотическая, зона и еще глубже – афотическая, куда дневной свет не проникает. Изменение спектрального состава света при прохождении толщи воды существенно влияет на условия фотосинтеза и, следовательно, пищевое поведение гидробионтов и их вертикальное распределение.

Наряду с особенностями физико-химических свойств воды существование гидробионтов в огромной степени определяется особенностями физико-химических явлений, возникающих в результате взаимодействия гидросферы с другими оболочками Земли, ее вращения и влияния космических факторов. К экологически наиболее важным относятся создаваемые водой 1) давление, 2) гидродинамика, 3) динамика температуры, 4) динамика освещенности, 5) акустические эффекты (звуковые явления), 6) колебания уровня ионизирующей радиации, 7) изменчивость электрических и магнитных полей и т. д.

1. Давление воды для гидробионтов имеет значительно большее экологическое значение, чем давление воздуха для аэробиев, т. к. барические константы в гидросфере выражены гораздо сильнее, чем на суше. Гидробионты, способные существовать в широком диапазоне давлений, называются **эврибатными** (bathus – глубина), а не выдерживающие больших колебаний давления, – **стенобатными**.

Какой-либо корреляции между сложностью организации водных животных и их толерантностью к колебаниям давления нет. Реакция на его повышение сверх приспособительных возможностей у всех водных животных сходна: сначала наблюдаются возбуждение и усиление двигательной активности, затем тетанус, потом следует инактивация и гибель организма.

Гидростатическое давление влияет на распределение гидробионтов в толще воды. Величина давления сигнализирует животным глубину их нахождения, и они выбирают ее, подчиняясь барическому градиенту. У многих гидробионтов повышение давления вызывает положительный, а снижение давления – отрицательный фототаксис. Особенно важно это для гидробионтов, регулярно совершающих значительные вертикальные миграции. Изменяются также метаболизм и состояние различных физиологических систем, причем действие давления усиливается с понижением температуры и достигает максимума в морских глубинах, где вода холоднее (в придонных слоях Мирового океана давление может превышать 10^8 н/м²).

2. Гидродинамика. К ее основным элементам относятся течения, волнения и перемешивание вод. Движение воды имеет для гидробионтов прямое и косвенное значения. В 1 случае речь идет о переносе пелагических организмов в горизонтальном направлении и перемещении их по вертикали, а во втором – о вымывании бентосных форм из грунта, что часто сопровождается их сносом токами воды, как это наблюдается в ручьях и реках. Косвенное влияние движения воды на водных животных сказывается через: 1) доставку пищи и 2) кислорода, 3) унос метаболитов, 4) выравнивание температурных, газовых, солевых и др. гидрологических градиентов; 5) воздействие на формирование грунтов.

Движение воды гидробионты воспринимают с помощью различных рецепторов. Рыбы оценивают скорость и направление течения органами боковой линии, ракообразные – антеннами, моллюски – рецепторами в выростах мантии. У очень многих беспозвоночных есть виброрецепторы, воспринимающие колебания воды: у гребневиков – в эпителии, у раков – веерообразные органы, находящиеся в углублениях поверхности тела, у личинок насекомых – волоски и щетинки.

3. Динамика температуры. Экологическое значение температуры исключительно велико, т. к., с одной стороны, гидробионты весьма чувствительны к ее изменениям, а с другой – крайне разнообразны термические условия, в которых существуют водные организмы. Температурный режим неодинаков в водоемах разного типа и географического положения, в различные сезоны

года и время суток. В пределах одного водоема или его участка существуют температурные градиенты, выраженные (иногда очень резко) во всех направлениях. Каждое передвижение гидробионтов автоматически сопровождается новой термической обстановкой.

Как экологический фактор температура влияет на географическое распространение и зональное распределение гидробионтов, на скорость и характер протекания различных процессов жизнедеятельности, а также может иметь сигнальное значение.

Отношение водных животных к перепадам температур довольно сильно отличается. Виды, адаптированные к существованию в широком температурном диапазоне (более 10–15°C), называются **эвритермными** (например, моллюск *Hydrobia anopensis* живет при температуре от –1 до 60°C). Гидробионты, обитающие в узком температурном диапазоне, относятся к группе **стенотермных** организмов (например, термофильные *Thermosbena mirabilis* обитают при +45 – +48°C, не выдерживая охлаждения до +30°C; криофильные – приполярные организмы – при плюсовых температурах не встречаются вообще). Установлено, что чем изменчивее термические условия в местах обитания организмов, тем они эвритермнее. Чем чаще и сильнее периодические изменения температуры среды, тем выше устойчивость гидробионтов к холодным и тепловым повреждениям. Обычно морские организмы менее эвритермны, чем обитатели континентальных водоемов, где температурные колебания выражены резко.

Адаптация пойкилотермных животных к вариабельности температурных условий в гидросфере идет по двум линиям: 1) выработка эвритермности, 2) выбор мест обитания с устойчивым температурным режимом. Так, многие беспозвоночные и рыбы уходят осенью из охлаждающихся вод побережья в открытые зоны водоемов, а весной мигрируют в обратном направлении. С той же целью могут совершаться и вертикальные перемещения для нахождения оптимальных температурных условий на той или иной глубине. В связи с неодинаковой чувствительностью и устойчивостью к температуре на разных стадиях онтогенеза может наблюдаться пространственная разобщенность мест нахождения молодых и взрослых стадий.

Не только в целом организмы имеют различную чувствительность к температуре, но и ткани одного организма обладают разной теплоустойчивостью. Наименьшую теплоустойчивость имеет нервная ткань, именно ее терморезистентность определяет верхний температурный порог жизни водных организмов.

У многих гидробионтов, периодически подвергающихся действию отрицательных температур, развились адаптации, предупреждающие замерзание жидкостей тела. Это достигается выработкой специальных антифризов – гликопротеидных молекул. Установлено, что концентрация антифриза в крови рыб пропорциональна опасности замерзания. У некоторых беспозвоночных роль антифриза выполняет глицерин, который снижает точку замерзания и переохлаждения. Большое экологическое значение температура имеет как фактор, влияющий на скорость протекания различных процессов, в частности дыхания, роста, развития. Существенную роль для стабилизации метаболизма при изменении температуры играет способность мембран изменять свой жирнокислотный состав, так с похолоданием возрастает доля моно- и полиненасыщенных кислот.

Влияние температуры на распространение водных животных определяется не только терморезистентностью особей. Крайние температуры могут нарушать процессы воспроизводства, отрицательно сказываться на конкурентоспособности вида и соответственно на особенностях его распространения.

Говоря о значении непостоянства температуры воды для жизнедеятельности гидробионтов, следует подчеркнуть, что организмы, исторически адаптированные к экологическому разнообразию, не только устойчивы к нему, но и нуждаются в нем. Экологическое однообразие в своем высшем (предельном) выражении, создаваемом в искусственных условиях, не соответствует физиологическим потребностям организмов, угнетает их жизнедеятельность.

4. Динамика освещенности. Большинству животных свет нужен для распознавания среды и ориентации движений. Свет определяет многие стороны поведения гидробионтов. Под контролем светового фактора происходят грандиозные миграции зоопланктона и многих рыб, когда каждые сутки миллиарды тонн

живых организмов перемещаются на сотни метров с поверхности в глубину и обратно.

Сигнальное значение света проявляется через фотодинамический эффект, т. е. те или иные двигательные реакции. У многих гидробионтов четко выражен фототаксис, причем у планктонных форм он часто положительный, у бентосных – отрицательный. При этом у подавляющего числа бентосных животных – личинки светолюбивы, благодаря чему они некоторое время держатся в толще воды, где находят для себя более благоприятные условия (пищу, кислород). Перемещение личинок токами воды обеспечивает малоподвижным бентосным формам возможность широко расселяться в водоеме. С возрастом личинки становятся фотонегативными и, опускаясь на дно, переходят к бентосному образу жизни.

Знак фототаксиса может зависеть от состояния внешней среды. В условиях резкого дефицита кислорода очень многие представители пресноводного бентоса из фотонегативных становятся фотопозитивными и, ориентируясь на свет, всплывают к поверхности, где респираторные условия лучше. Сходная картина наблюдается в случае резкого повышения концентрации ряда вредных веществ. Высокая освещенность как бы символизирует для животных чистоту воды, поскольку у дна она содержит больше растворенных веществ, чем у поверхности.

В условиях сильного освещения фотопозитивные организмы могут менять направление фототаксиса и уходить от света, т. к. излишняя радиация может оказывать повреждающее действие. Таким образом, знак фототаксиса не представляет собой постоянного свойства организмов, а имеет приспособительное значение.

Ориентируясь на свет, гидробионты находят для себя наиболее выгодное положение в пространстве. Особенно большое значение это имеет для морских планктонных организмов, которые, совершая регулярные суточные миграции, ночью поднимаются к поверхности воды, а днем опускаются на глубину 100–200 м. В большинстве случаев начало подъема и спуска определяется временем наступления той или иной освещенности, и таким образом свет приобретает для организмов сигнальное значение. Значительную роль играет свет и в вертикальных миграциях бентосных

форм, когда они всплывают в толщу воды ради расселения, размножения и др. потребностей.

Таким образом, свет имеет огромное значение и как источник информации о среде и для ориентации движений гидробионтов. В связи с этим у них хорошо развиты различные фоторецепторы.

Видимый свет вызывает ряд отчетливых изменений не только в поведении гидробионтов, но и в клетках живых организмов: меняется вязкость протоплазмы, меняется величина электрического заряда цитоплазмы, нарушается проницаемость мембран, изменяется движение токов цитоплазмы. Свет влияет на состояние коллоидов белков, воздействуя на ход энергетических процессов и фотосинтеза. В ряде случаев обнаружено непосредственное действие света на гидробионтов как фактора, влияющего на жизненно важные биохимические процессы, в частности на выработку некоторых витаминов. В очень большой степени зависит от света окраска гидробионтов, которая у ряда животных может даже меняться, обеспечивая маскировку на том или ином фоне. В том случае, когда световое излучение вызывает биологические сдвиги, они являются следствием: а) качества светового излучения (длина волны или цвета), б) его интенсивности, в) его продолжительности (длительности воздействия, например, светового времени суток). Для коловраток *Branchionus tubens* прослежено влияние светового фактора на смену форм размножения. У каракатицы *Sepia officinalis* сменой светового режима контролируется срок полового созревания и откладки икры. У моллюсков-прудовиков недостаток освещенности вызывает снижение плодовитости. У солнечника *Actinophrys sol*, культуры которого освещались разным светом, численность особей снижалась с переходом от коротких волн к длинным. Сильное, в большинстве случаев неблагоприятное воздействие оказывает УФ-облучение. Асцидии, мшанки, губки и др. животные быстро погибали в аквариумах, не экранированных от естественного света, но хорошо чувствовали себя, когда пластиковый экран предохранял их от лучей короче 400 нм.

Многие морские формы способны к свечению или биолюминесценции. На глубине более 700 м она свойственна подавляющему большинству гидробионтов – от простейших до рыб вклю-

чительно. Биolumинесценция осуществляется благодаря окислению кислородом люциферина в присутствии фермента люциферазы. У бактерий и простейших свечение, по-видимому, неспецифично, являясь побочным эффектом окислительных процессов. Биологическое значение биolumинесценции разнообразно: привлечение особей другого пола (многие полихеты), защита от врагов (светящаяся завеса многих каракатиц), подманивание добычи (многие рыбы).

Способность многих организмов к биolumинесценции вызывает своеобразное явление свечения моря. Особенно ярко море вспыхивает при механическом раздражении светящихся микроорганизмов, поэтому ночью хорошо виден свет, оставляемый движущимся кораблем; интенсивное свечение моря в зоне прибоя видно с большого расстояния и может предупредить ночью о близости берега.

5. Акустические эффекты. В отличие от других выше рассмотренных факторов звук играет в жизни гидробионтов в основном сигнальную роль как средство общения, ориентации и оценки среды.

Восприятие звука у водных животных развито лучше, чем у наземных организмов. Если свет в воде угасает намного быстрее, чем в воздухе, то звук, наоборот, быстрее и дальше распространяется в воде. Некоторые гидробионты могут улавливать инфразвуковые колебания, благодаря чему «слышат» звуки, возникающие от трения волн о воздух (8–13 Гц). Вследствие этого животные заранее узнают о приближении шторма и отплывают от берегов, где могли бы пострадать от ударов волн (медузы). Для сравнения: у человека нижняя частотная граница воспринимаемого звука составляет 16 гц.

Известное значение в жизни гидробионтов имеют шумовые нагрузки, связанные с деятельностью человека, – работа лодочных и корабельных моторов, турбин, подводное бурение, сейсмологическая разведка и др. Например, звуковое давление земснаряда в 36 дБ уже на расстоянии 150 м вызывает уход рыбы от источника шума. Экскреция NH_4 и интенсивность дыхания креветки *Crangon crangon* при 32 дБ в условиях круглосуточного воздействия была приблизительно в 1,4 раза выше, чем у живот-

ных в звуконепроницаемых бассейнах. Одновременно снижались скорость дыхания, темпы роста и доля яйценосных самок; а привыкание не наблюдалось даже после месячного содержания животных в таких условиях.

б. Электричество, магнетизм. Очевидно, весьма значительную, но пока еще малоизученную роль играют в жизни гидробионтов электрические и магнитные поля, имея в основном сигнальное значение как средство общения, ориентации и оценки среды.

В 1951 г. Г. Лиссман предсказал, а в 1958 г. открыл у водных животных электрические рецепторы (ампулы Лоренцини, расположенные в боковой линии). Предсказание было основано на том, что практически любые процессы, происходящие в воде, генерируют электрические поля, распространяющиеся в проводящей среде на значительные расстояния. И действительно, электрические поля 1) возникают в результате перемещения в геомагнитном поле Земли водных масс, различающихся по температуре, солености, содержанию кислорода и т. д., 2) генерируют и сами гидробионты. Как показали исследования на круглоротых и рыбах, их электрорецепторы обладают почти фантастической чувствительностью, воспринимая изменения в напряжении электрического поля до $10^{-7} - 10^{-8}$ В/см. Для сравнения укажем, что электрические поля, создаваемые морскими течениями и неровностями рельефа дна, имеют напряжение $1-5 * 10^{-6}$ В/см, т. е. в десятки и сотни раз выше тех, которые воспринимаются рыбами. Благодаря такой высокой чувствительности электрорецепторов, многие гидробионты воспринимают богатейшую информацию, в частности: различают особей своего вида и врагов, скорость и направление течений, температурные, солевые, газовые и др. гидрологические градиенты, изменение солнечной активности, течение времени, а также улавливают сигналы, предшествующие аномальным природным явлениям. За 6–8, а иногда за 20–24 часа до наступления землетрясения рыбы (японский и туркестанский сомики) становятся беспокойными, усиленно плавают, иногда выпрыгивают из воды, реагируя на его приближение в радиусе до 2 тыс. км, когда самые чувствительные сейсмографы не регистрируют каких-либо сигналов.

В настоящее время электрорецепторы обнаружены примерно у 300 видов рыб. В опытах на акулах и скатах показано, что эти рыбы безошибочно находят добычу (камбалу), зарытую в песок или заключенную в агаровую (токопроводящую) камеру, но не обнаруживают жертву, если она экранирована электроизолирующей (полиэтиленовой) пленкой. Пищевая реакция наблюдалась и на скрытую в песке пару электродов, имитирующих электрическое поле добычи.

Электрорецепция известна и для многих беспозвоночных, в том числе простейших. Некоторые из них (парамеции, амёбы) при пропускании слабого тока движутся к катоду, другие (*Cryptomonas*, *Polutoma*) – к аноду, третьи – перпендикулярно к направлению силовых линий электрического тока (*Spirostonum*). Отрицательный электротаксис установлен у червей, моллюсков, ракообразных. Это свойство используют для предупреждения их оседания на днище кораблей и др. объекты, охраняемые от обрастания.

Земной шар обладает магнитным полем, которое может изменяться как по величине, так и в пространстве. Вопрос о биологической значимости геомагнитного поля (ГМП) является до сих пор дискуссионным. Дело в том, что большинство исследований посвящены влиянию на биологические объекты искусственных магнитных полей, которые возникают в бытовых и производственных условиях и в десятки, и сотни раз превосходят естественный фон. Работ, посвященных действию ГМП на живые организмы, сравнительно мало. Магнитобиологи впервые экспериментально показали значение геомагнитного поля для ритмики процессов ориентации животных в пространстве. Ориентация в ГМП была обнаружена у насекомых, птиц, рыб и др. животных. В настоящее время существует немалое количество данных, подтверждающих, что при движении рыб в однородной среде, при дальних миграциях большое значение имеет ориентация по ГМП. Какие-либо рецепторы магнитного поля у гидробионтов неизвестны. Вероятно, водные животные, имеющие электрорецепторы, могут ориентироваться в магнитных полях с их помощью.

Периодические колебания магнитного поля Земли (повышение напряжения в периоды равноденствий и в полдень, измене-

ние угла склонения в течение суток) служат гидробионтам хорошим датчиком времени. Рецепция напряженности и направления магнитного поля Земли имеет место при выборе рыбами миграционных путей. В магнитном поле способны ориентироваться моллюски, одноклеточная водоросль *Volvox* и др. организмы. У некоторых гидробионтов изменяются процессы жизнедеятельности в МП. Например, с увеличением напряженности постоянного магнитного поля у инфузорий-туфелек повышалась фагоцитарная активность, некоторые моллюски (*Helisoma duryi*) проявляют большую двигательную активность, а у *Artemia salini* повышается выклев личинок.

Исследование влияния уменьшения ГМП показали, что при длительном нахождении биологических объектов, в том числе и гидробионтов, в условиях полного экранирования резко нарушаются физико-биохимические свойства, наблюдается атипический рост клеток и тканей, нарушается морфология и функционирование внутренних органов, в ряде случаев наблюдается преждевременная смерть.

Полагают, что на протяжении эволюции биологические системы приспособились к определенному диапазону интенсивности магнитного поля, т. к. этот физический фактор имеет большую экологическую ценность.

Экологическое значение этих факторов многогранно и затрагивает разнообразные функции водных организмов. Они непосредственно 1) влияют на метаболизм гидробионтов, как и вещества, находящиеся в воде; 2) дают им информацию о времени и пространстве; 3) играют огромную роль в ориентации организмов.

Характеристика наземно-воздушной среды жизни: почва и атмосфера

Газовая оболочка Земли – **атмосфера** – характеризуется гораздо менее равномерным распределением жизни по вертикали. В первую очередь это определяется **малой плотностью воздуха**. Все живые организмы воздушной среды неизбежно привязаны к субстрату; форм, «взвешенных» в атмосфере на протяжении всей

жизни или хотя бы в течение значительной ее части, нет. В силу этого основная масса жизни в воздушной среде сосредоточена у поверхности земли, не проникая в атмосферу выше нескольких десятков метров (высота крон деревьев, имеющих постоянных обитателей в виде эпифитов и некоторых видов животных).

В ряде случаев живые организмы встречаются и на большей высоте (американский гриф – 12 150 м, бородач – 7 900 м, пролетные стаи гусей – 9 500 м). Все это, однако, исключительные явления.

Особый случай проникновения живых организмов в высокие слои атмосферы – обитание их в высокогорных районах. Для животных такие условия прежде всего связаны с ухудшением условий дыхания в **разреженной атмосфере**. Видимо, это главная причина заметного уменьшения числа видов животных в высокогорных районах. Среди позвоночных в наименьшей степени от этого страдают птицы, дыхательная система которых позволяет эффективно извлекать кислород из воздуха даже при низком парциальном давлении (см. в лекции по адаптации дыхания). Высокое (20,95% атмосферного воздуха) и относительно постоянное содержание кислорода в воздухе направляет эволюцию на путь резкой интенсификации метаболизма. Поэтому именно в воздушной среде появились и достигли расцвета гомойотермные животные, отличающиеся наиболее высоким уровнем энергетики.

Наряду с этим в воздушной среде свойственна **низкая и неустойчивая влажность** – особенность, которая заметно лимитирует возможности водного обмена животных и послужила причиной сходных комплексов адаптаций, возникавших параллельно в разных группах животных при освоении ими наземной среды.

Поверхность **литосферы**, измененная в результате выветривания и деятельности живых организмов, образует **почву** – среду жизни многих животных. Почва – сложная среда, состоящая из твердой, жидкой и газообразной фаз. Твердая фаза представлена минеральными частицами, обычно образующими более или менее крупные агрегации. Пространство между минеральными частицами заполнено водой или воздухом. Структура почвы определяется величиной минеральных частиц (или их агрегатов) и промежутков между ними. **Механический состав и структура**

почвы – важные факторы, определившие эволюционное формирование роющих животных, приспособленных к передвижению в разных типах почв.

Для распределения животных в толще почв существенное значение имеет **содержание органического вещества**, составляющего основу питания многих почвенных животных. Происхождение органического вещества в почве связано в первую очередь с обитателями наземной среды: в почву попадает много растительного опада, трупов и экскрементов животных, большое количество органики дают корни наземных растений. Поэтому органического вещества особенно много сосредоточено в верхнем горизонте почвы (горизонт A_1 , или перегнойно-аккумулятивный). Здесь начинается разложение и минерализация органики и вымывание растворенных веществ просачивающимися в почву водами. В следующем горизонте (A_2 – элювиальный) органики мало, почва здесь постоянно дренируется. В этом горизонте находится основная масса корней растений, так как здесь много доступных растворенных минеральных веществ. Переотложение органического вещества иногда происходит в нижнем почвенном горизонте (горизонт В – иллювиальный), граничащем с почвообразующими геологическими породами (горизонт С).

Наибольшая биомасса животных сосредоточена в верхних горизонтах почвы. Это определяется, с одной стороны, высоким содержанием органического вещества, с другой – **проникновением достаточного количества кислорода**. С увеличением глубины количество кислорода в почве убывает, соответственно уменьшается и количество животных. В целом глубина проникновения живых организмов в почву обычно не превышает нескольких метров. В подземных водоемах, расположенных на глубине 100 м и более находили рыб; еще глубже в водоносных слоях обнаруживали бактерий. Однако в обоих случаях это не почвенные организмы, а обитатели водной среды.

Как среда обитания почва обладает свойствами, в известной степени переходными между водной и воздушной средами, что особенно относится к **режиму влажности**. **Относительная устойчивость температурного режима** в глубине почвы создает равномерно благоприятные условия даже в областях с сущест-

венными сезонными перепадами температуры. Поэтому, помимо постоянных обитателей, почва используется для устройства убежищ и переживания неблагоприятных сезонов года многими наземными животными.

Таким образом, каждая среда жизни обладает специфическими свойствами, комплекс которых определяет генеральные пути эволюции обитающих в них животных и формирование эколого-физиологических и морфологических особенностей, которые в сумме можно охарактеризовать как жизненные формы водных, наземных и почвенных животных.

Глава 2. Газообмен и дыхание

Для осуществления всех функций организма животных необходима энергия, которая образуется в результате окислительных процессов, связанных с постоянным притоком O_2 и удалением CO_2 . Комплекс механизмов, обеспечивающих поступление в организм O_2 и вынос CO_2 , образующегося в результате окисления различных веществ, принято называть внешним газообменом (внешним дыханием). Процессы внешнего дыхания представляют большой интерес с экологической точки зрения, т. к. в значительной степени зависят от разнообразия условий среды обитания, влияющих на обеспеченность организма кислородом.

Механизм газообмена заключается в диффузии газов по градиенту их концентрации. Это во многом определило и генеральные пути эволюции системы газообмена у животных в разных средах жизни, и механизмы экологических адаптаций этой системы к среде обитания. У большинства многоклеточных животных сформировались специализированные участки покровных тканей, через которые осуществляется диффузия O_2 из внешней среды в организм и CO_2 из организма во внешнюю среду. Они и представляют собой органы внешнего дыхания.

Внешнее дыхание водных животных

Гидробионты используют для дыхания кислород, растворенный в воде, содержание которого зависит от ряда условий. **Растворимость O_2** – величина непостоянная и изменяется при разной температуре, парциальном давлении и в присутствии других растворенных веществ. Так, при 15 C^0 и давлении сухого газа над водной поверхностью в 1 атмосферу (101,3 кПа) в 1 л воды растворяется 34 мл O_2 . На содержание кислорода в воде влияют и экологические факторы. Так, **перемешивание воды и наличие зеленых растений** способствуют увеличению количества кислорода в воде: например, быстрые течения, водопады, пороги, волнения, штормы повышают насыщение воды кислородом, а в штилевую погоду или в замкнутых стоячих водоёмах наблюдается противоположная ситуация. **Большое количество органики** (ил, детрит) снижает содержание кислорода в воде. Расход кислорода на ее разложение может даже превышать его поступление в водоём. Это явление особенно выражено при высокой температуре и в зимний период, когда водоемы покрыты льдом и поступление кислорода в воду приостанавливается. Таким образом, количество кислорода, растворенного в естественных водах, не только мало, но и изменчиво: для хорошо аэрированных водоемов характерна концентрация $7 - 11\text{ см}^3/\text{л}$, но нередко эта величина может снижаться до десятых долей см^3 на 1 л воды.

Принцип водного дыхания

Перечисленные особенности водной среды обуславливают соответствующее строение и функции дыхательной системы гидробионтов. Специализированными органами водного дыхания являются жабры. У всех рыб жаберный аппарат устроен так, что вода активно прокачивается через систему жаберных лепестков, через поверхность которых и происходит газообмен. У круглоротых этот механизм выражен менее эффективно. У костных рыб в результате движений ротового и жаберного аппаратов, сочетающих нагнетательный (ротовая полость) и всасывающий (жаберная полость) принципы, обеспечивается более интенсивное про-

движение воды сквозь жабры. У хрящевых рыб (акуловые) из-за отсутствия жаберных крышек этот механизм выражен слабее, но при быстром движении, сопряженном с большими затратами энергии, для прокачивания воды через жабры используется активное движение самой рыбы: рыба плывет с открытым ртом, и вода проталкивается через жабры тем интенсивнее, чем выше скорость движения. Это так называемый «пассивный» тип жаберной вентиляции. Его также используют и быстро плавающие костистые рыбы (тунец). Вероятно, при большой скорости этот тип создания потока воды через жабры оказывается более экономным. Есть рыбы, которые при плавании с крейсерскими скоростями используют как активную, так и пассивную жаберную вентиляцию, а при более форсированном движении – только пассивную. Показано, что это дает значительный (до 30%) энергетический выигрыш при критических скоростях.

Во всех приведенных примерах **вода проходит сквозь жабры в одном направлении**, а движений типа «вдох – выдох» у водных животных нет. Соотношение дыхательных движений ротовой полости и жаберной крышки таково, что **вода прокачивается через жабры практически непрерывно**: давление в ротовой полости на протяжении всего дыхательного цикла выше, чем в жаберной полости. Это способствует значительному увеличению количества кислорода, извлеченного из воды в жабрах рыб. Существенное усиление этого механизма связано также с тем, что направление движения потока воды сквозь жаберные лепестки и тока крови в капиллярах, проходящих по вторичным жаберным пластинкам, противоположны. Такая **противоточная система** способствует тому, что на протяжении всей длины жаберной пластинки сохраняется градиент концентрации O_2 (и CO_2) в крови и воде, благодаря чему процесс диффузии идет непрерывно. Вследствие этого отходящая от жабр кровь имеет почти тот же уровень насыщения O_2 , что и поступающая в жабры вода. Математический анализ принципов газообмена подтвердил, что именно противоточная система обеспечивает наибольшую эффективность утилизации O_2 .

Благодаря всем рассмотренным особенностям дыхания некоторые костистые рыбы могут извлекать до 85% O_2 , растворенного

в омывающей жабры воде. Степень утилизации O_2 , поступившего в кровь, также велика: у костистых рыб она в 2,5–3 раза выше, чем у млекопитающих. У хрящевых рыб эффективность извлечения O_2 составляет 70–77%, а у миног с их малоэффективным типом жаберного аппарата – всего лишь 10–25%.

Приспособления к изменению содержания кислорода в воде

Они проявляются как на морфологическом, так и на физиологическом уровнях. Интенсивность дыхания зависит от ряда морфологических особенностей строения жабр (число и величина жаберных лепестков, количество вторичных жаберных пластинок), которые определяют общую площадь поверхности газообмена. Установлено, что эти показатели довольно широко варьируют у рыб и хорошо согласуются с экологическими особенностями разных видов. Уровень дыхательной функции у рыб коррелирует и со способностью к активному движению. Так, у быстро плавающей макрели общая жаберная поверхность в пять с лишним раз больше, чем у придонной рыбы – удильщика, почти не совершающего активных движений. Дыхательная поверхность жабр трески и щуки примерно в полтора раза больше, чем у камбалы. Морфологические адаптации отмечены и в связи с кислородным режимом водоемов: в условиях пониженного содержания O_2 у ряда видов происходит увеличение числа жаберных пластинок, удлинение жаберных лепестков и в целом возрастание суммарной дыхательной поверхности.

Колебания концентрации растворенного в воде кислорода вызывают адаптации и на физиологическом уровне. В экспериментальных условиях было установлено, что на снижение количества кислорода рыбы реагируют компенсаторным увеличением частоты дыхательных движений и (или) увеличением объема воды, пропускаемой через жаберный аппарат. При гипероксии (повышении содержания растворенного в воде кислорода) дыхание, напротив, замедляется. Такая реакция отмечена у разных видов хрящевых и костных рыб, а также у круглоротых.

Обычно реакция гипервентиляции жабр сопровождается замедлением сердечного ритма (брадикардия), что указывает на некоторое снижение уровня метаболизма, а следовательно, и потребности в кислороде. Таким образом, вероятно, «борьба за кислород» в условиях его временного дефицита идет в двух направлениях: повышение интенсивности работы газообменного аппарата и некоторое уменьшение кислородного запроса ввиду снижения его затрат в организме.

Существенные адаптации к колебаниям напряжения O_2 обнаруживаются в транспортной функции крови. Способность крови к переносу кислорода обеспечивается, во-первых, растворением его в плазме, во-вторых, обратимым связыванием кислорода с дыхательным пигментом крови (у всех позвоночных животных – это гемоглобин). Количество O_2 , которое может быть растворено в плазме, ограничено, поэтому у большинства рыб этот путь транспорта кислорода имеет подчиненное значение. Известно лишь небольшое число преимущественно антарктических видов рыб, у которых кровь полностью лишена гемоглобина и весь O_2 транспортируется плазмой крови. Как правило, эти рыбы (например, ледяная рыба) обитают в хорошо аэрированных холодных водах, обладают низким уровнем обмена веществ и ведут малоподвижный образ жизни. Для них также характерны обильное кровоснабжение жабр и расширение сердца, увеличение скорости кровотока в жаберных сосудах и повышение роли кожного газообмена. Однако даже при этих свойствах устойчивость к гипоксии у рыб, лишенных гемоглобина, значительно ниже, чем у видов, имеющих гемоглобин.

Способность крови переносить кислород в связанном с гемоглобином состоянии определяется общим количеством гемоглобина и его химическими свойствами. Количество гемоглобина зависит от числа эритроцитов. Из химических свойств наиболее важным является сродство гемоглобина к O_2 , что означает способность гемоглобина к насыщению O_2 при данном его парциальном давлении. Степень насыщения гемоглобина кислородом при различном его парциальном давлении можно отобразить графически в виде линии, называемой «кривая диссоциации оксигемоглобина». У наземных позвоночных она имеет сигмовид-

ную форму, а у рыб – чаще гиперболическую, что свидетельствует о большем сродстве к кислороду. Сродство гемоглобина к O_2 – величина непостоянная и зависит от условий, в которых происходит газообмен. Кроме парциального давления, влияние оказывает температура, при повышении которой связи гемоглобина с кислородом ослабевают. Сродство гемоглобина к O_2 также зависит от величины рН и с повышением кислотности уменьшается. Такая реакция называется эффектом Бора. Она имеет очень большое значение при тканевом газообмене: именно в тканях в кровь поступает большое количество CO_2 , при этом рН понижается и гемоглобин начинает легче отдавать O_2 тканям.

Свойства гемоглобина очень широко варьируют у разных видов рыб и отражают приспособления к кислородному режиму водоемов, в которых они обитают. У рыб, живущих в стоячих, богатых органикой водоемах, сродство гемоглобина к кислороду, как правило, выше, чем у обитателей быстротекучих вод или у неглубоководных морских рыб, которые не лимитированы количеством растворенного в воде кислорода.

Гематологические отличия связаны и с подвижностью гидробионтов. Обитатели хорошо аэрированных водоемов обычно высокоподвижны, при этом пониженное сродство гемоглобина к кислороду, при котором он быстрее отдается в ткани, биологически оправдано. Рыбы из водоемов с низким содержанием кислорода, наоборот, обычно ведут малоподвижный образ жизни, при котором быстрота отдачи кислорода в ткани менее существенна. Кроме того, у таких видов обычно хорошо выражен эффект Бора, облегчающий процесс тканевого дыхания.

Экологические корреляции дыхательных свойств крови с естественными условиями кислородного режима прослеживаются не только на межвидовом уровне, но и в пределах одного вида, особенно в зависимости от возрастных особенностей. Например, личинки речной миноги отличаются более высоким сродством гемоглобина к кислороду ($P_{50} = 0,25$ кПа), чем взрослые формы ($P_{50} = 1,43$ кПа), что связано с обитанием личинок в грунте, т. е. в условиях дефицита кислорода. В реакциях на гипоксию существенную роль играет численность эритроцитов. При появлении признаков кислородной недостаточности происходит выброс

эритроцитов из депо в кровь, что увеличивает ее кислородную емкость. Отмечено, что рыбы, испытывающие в естественных условиях недостаток кислорода, резко реагируют на возникновение гипоксии.

Воздушное дыхание у рыб

Некоторые виды костных рыб используют в качестве дополнительного источника кислорода атмосферный воздух. Среди рыб с воздушным дыханием преобладают обитатели пресных вод или эстуариев тропической зоны. Донные отложения этих водоемов богаты органикой, интенсивное разложение которой при высокой температуре усугубляет недостаток растворенного в воде кислорода. В таких условиях возможность использования атмосферного воздуха как источника кислорода – важный экологический фактор выживания вида.

Наиболее приспособленными к воздушному дыханию являются легкие, морфологически и физиологически подобные легким наземных позвоночных. Настоящие легкие свойственны африканскому многоперу, который обитает в мелких болотистых водоемах тропической Африки, и двоякодышащим рыбам. Установлено, что в благоприятных респираторных условиях многопер может обеспечить себя кислородом исключительно с помощью жабр, а при низком содержании кислорода в воде воздушное дыхание обязательно, при этом рыба часто всплывает на поверхность и захватывает воздух через брызгальца. Группа двоякодышащих рыб неоднородна по экологии. Виды, практически не подверженные гипоксии в естественных условиях, например, австралийские представители этого подкласса, обитающие в реках и медленно текучих водоемах, используют воздушное дыхание как дополнительный источник кислорода при повышенной активности. Американский и африканские виды, заселяют стоячие водоемы, подверженные регулярному пересыханию. Во время засухи эти виды впадают в «спячку» и воздушное дыхание для них – обязательный процесс, стимулируемый снижением содержания кислорода в воде, и особенно четко выраженный во время «спячки», когда водное дыхание полностью исключено. Установ-

лено, что в период «спячки» интенсивней проявляется и транспортная функция крови, а именно: почти вдвое увеличивается количество эритроцитов, количество гемоглобина и сродство к кислороду. В связи с этим примерно на 50% возрастает и общая кислородная емкость крови. Таким образом, экологическая значимость легочного дыхания неодинакова у разных двоякодышащих рыб.

Кроме легких, для воздушного дыхания рыбы используют и другие органы: жабры, кишечник, плавательный пузырь, кожу, а также слизистые оболочки ротовой и околожаберной полостей. Перечисленные органы у рыб функционально не уступают легким.

Использование жабр для воздушного дыхания возможно только при сохранении их во влажном состоянии, что связано с иным по сравнению с водой типом дыхательных движений. Некоторые рыбы, обитающие в болотах Южной Америки, подвергающихся пересыханию, периодически заполняют воздухом околожаберное пространство, удерживая его там 12–15 минут. За это время из воздуха извлекается до 50% кислорода. Более того, если при водном дыхании насыщение артериальной крови кислородом составляет у этих видов 50–60%, то при воздушном доходит почти до 100%. При этом повышается и концентрация углекислого газа в крови, избыток которого быстро выводится при переходе на водное дыхание.

Сходный тип дыхания свойствен американскому сомику и рыбе-ползуну, только у них газообмен происходит не в жабрах, а в складчатых выростах эпителия околожаберной полости, пронизанных сетью кровеносных капилляров. Показано, что у сомика при смешанном дыхании 54% O_2 утилизируется из воздуха, а основная масса CO_2 выводится через жабры и кожу. Рыба-ползун получает из воздуха до 80% кислорода (при $25^{\circ}C$), а без доступа воздуха газообмен понижается в 5 раз.

У ряда гидробионтов в дыхании участвуют различные отделы пищеварительного тракта. Например, у вьюна эта функция осуществляется в заднем и частично в среднем отделах кишечника (кишечное дыхание), где слизистая имеет гладкую поверхность и утонченный эпителий, пронизанный густой сетью капил-

ляров. Многие виды используют для воздушного дыхания плавательный пузырь (панцирная щука, ильная рыба амия), в стенке которого имеется хорошо сформированная газообменная система сосудов, связанная с регулирующей гидростатической функцией. Эта же система используется для воздушного дыхания. У панцирной щуки путем воздушного дыхания в организм поступает 70–80% кислорода. У амии соотношение водного и воздушного дыхания сильно зависит от температуры: при 10⁰С происходит только водное дыхание; с повышением температуры увеличивается активность животного и дополнительно включается воздушное дыхание; при 30⁰С воздушным путем обеспечивается также 75% всего потребляемого кислорода. СО₂ у этих рыб выделяется через жабры.

Хорошо известен своим «наземным» образом жизни илистый прыгун, обитающий в болотистых эстуариях тропической зоны. Эта рыба подолгу может находиться вне воды, передвигаясь с помощью грудных плавников. Органом воздушного газообмена у нее служит кожа. Эффективность кожного дыхания у прыгуна так велика, что при принудительном погружении в воду, у рыбы появляются признаки асфиксии. Преимущественно через кожу осуществляется газообмен и у обыкновенного угря, который способен к длительным перемещениям из одного водоема в другой по суше. Интересно, что у угря в воздушном дыхании принимают участие также и жабры, а на начальном этапе адаптации к дыханию атмосферным воздухом – плавательный пузырь. Относительная роль кожи в дыхании зависит от среды. В воде через кожу потребляется 10% О₂, а в воздухе этим путем поступает до 2/3 его общего объема.

Физиологические механизмы регуляции дыхания у рыб изучены еще недостаточно. Ритм дыхательных движений поддерживается стимулами, идущими от клеток дыхательного центра, расположенного в продолговатом мозге. На фоне автономной активности этих клеток действуют механизмы, изменяющие ритм дыхания под влиянием динамики концентрации О₂ и СО₂ в крови. Эти же механизмы определяют изменение дыхательных функций в связи с колебаниями концентрации кислорода в воде. Показано, что рыбы реагируют не на состав воды, а на изменение напряже-

ния O_2 в крови. Локализация кислородных рецепторов точно не выяснена. Скорее всего, они расположены не только в самих жабрах, но и на их поверхности, в спинной аорте и в ротовой полости, т. к. брадикардия (снижение частоты сердечных сокращений) возникает и при отключении тока крови через жабры.

Принцип воздушного дыхания

Морфологические принципы воздушного дыхания строятся на том, что поверхность газообмена размещается внутри тела и не граничит непосредственно с окружающим воздухом. Высокую влажность в дыхательной полости поддерживает большое число слизистых клеток; дыхательные пути, связывающие органы внешнего дыхания с окружающей средой, также снабжены слизистым эпителием, что способствует увлажнению воздуха, поступающего в легкие. У позвоночных животных увлажнение вдыхаемого воздуха начинается уже в носовой полости, стенки которой выстланы слизистым эпителием, и поддерживается большим числом слизистых желез, расположенных в трахее и бронхах. У наземных беспозвоночных строение органов дыхания также подчинено этому принципу: дыхательная поверхность расположена внутри тела, отграничена от непосредственного соприкосновения с окружающим воздухом и соединена с ним узкими ходами. И у них поддерживается высокая влажность внутренних дыхательных поверхностей.

У большинства наземных животных механизм дыхания представлен чередующимися фазами вдоха и выдоха. Такой тип дыхания, вероятно, также обусловлен задачей сохранения высокой влажности в дыхательной системе, иначе однонаправленный поток сухого воздуха приводил бы к высыханию дыхательного эпителия и нарушению газообмена. В процессе эволюции дыхания у наземных животных решались также задачи усиления внешнего газообмена, которая связана с увеличением дыхательной поверхности, и формирования механизма активной вентиляции легких. У первых наземных позвоночных – амфибий – эти стороны дыхательной адаптации развиты слабо. Легкие земноводных представляют собой небольшие мешковидные образования, внутрен-

ная поверхность которых гладкая или слегка ячеистая. Общая дыхательная поверхность легких невелика: например, у лягушки она составляет $0,25 \text{ м}^2/\text{кг}$ (для сравнения: у мыши – около $5 \text{ м}^2/\text{кг}$). Недостаточное развитие специализированных органов воздушного дыхания у амфибий компенсируется существенным участием кожи в этом процессе. Соотношение легочного и кожного дыхания у разных видов амфибий неодинаково и связано с их экологией: чем более сухие места обитания занимает тот или иной вид, тем большую относительную роль в газообмене играют легкие. Например, у прудовой лягушки *Rana esculenta* поступление O_2 через кожу и легкие примерно одинаково (соответственно 51,2 и 48,8%), а CO_2 выделяется преимущественно через кожу (86,2% от общего количества). У более наземной *Rana fusca* роль легких в потреблении O_2 значительно выше (66,9%), тогда как CO_2 и в этом случае в большем количестве (74,1%) выделяется через кожу.

Легочное дыхание у амфибий более лабильно. Об этом свидетельствует связь сезонных изменений общего уровня газообмена и динамики легочного дыхания, тогда как кожное остается практически неизменным, при этом в холодное время года у лягушек преобладает кожное дыхание, а в теплое – легочное. Неодинакова и роль двух дыхательных систем в обмене газов. CO_2 всегда интенсивнее выводится через кожу, тогда как O_2 подчиняется этому правилу лишь при низких температурах, а при высоких (выше 10°C) интенсивнее потребляется легочным путем.

У хвостатых амфибий кожа представляет собой основной орган внешнего дыхания, т. к. именно через кожу организм получает большую часть O_2 и выделяет почти весь объем диоксида углерода. Легкие и ротоглоточная полость играют подчиненную роль, потому что этим путем компенсируется недостаточное поступление O_2 в условиях, когда кожное дыхание затруднено. У видов, полностью перешедших к водному образу жизни, кожа выступает как основной орган водного дыхания.

Дыхательные движения земноводных хорошо изучены у бесхвостых амфибий. Они представляют собой довольно простую и не очень мощную систему всасывания воздуха в ротовую полость (где он перемешивается со смесью газов, выходящих из легких) и

последующего проталкивания его в легкие. В этих движениях принимают участие мускулатура дна ротовой полости, связанная с подъязычным аппаратом, мышцы глотки, пережимающие её в определенные моменты дыхательного цикла, и ноздри которые могут открываться и закрываться. Вытеснение воздуха из легких происходит вследствие их эластичности.

У рептилий строение легких в разных группах варьирует, но по сравнению с амфибиями отличается усложнением внутренней структуры и соответственно увеличением суммарной дыхательной поверхности. Тип дыхательных движений у этих животных определяет более интенсивную, чем у амфибий, легочную вентиляцию, т. к. в их осуществлении активно участвует грудная клетка. Лишь у некоторых форм, претерпевших вторичные изменения морфологии, эта схема несколько видоизменяется. Например, у черепах в связи с появлением панциря, легкие вентилируются путем сокращения «диафрагмы» и мышц, окружающих отверстия панциря.

У млекопитающих легкие имеют альвеолярное строение. Размеры альвеол невелики. Например, у крысы их радиус в среднем составляет 20 мкм, тогда как у двоякодышащих рыб (африканский протоптерус) минимальный радиус альвеол – 50 мкм. Общая дыхательная поверхность органов газообмена у млекопитающих оказывается очень большой, и во много раз превосходит площадь поверхности тела.

Легочная масса состоит не только из альвеол, но и из подводящих структур (bronхи, бронхиолы). Объем этих структур, в которых остается часть отработанного воздуха, образует так называемое «мертвое пространство». Вдыхаемый воздух смешивается с воздухом «мертвого пространства», поэтому газовый состав воздуха в альвеолах отличается от газового состава вдыхаемого атмосферного воздуха. Состав альвеолярного воздуха довольно постоянен, и у человека включает около 14% O_2 и 5,5% CO_2 . Для сравнения заметим, что в атмосферном воздухе содержится 20,93% O_2 и 0,03% двуокиси углерода (Косицкий, 1985).

Наряду с большой дыхательной поверхностью газообмен у млекопитающих усиливают и мощные дыхательные движения, которые осуществляются хорошо развитой грудной клеткой и

диафрагмой. Все это создает возможность интенсивного дыхания и, следовательно, повышения уровня метаболизма. В свою очередь высокий уровень окислительно-восстановительных реакций в организме в значительной степени определяет гомойотермию млекопитающих животных.

Дыхание у птиц

Внешний газообмен у птиц принципиально отличается от внешнего дыхания других наземных позвоночных, что во многом определяется особенностями строения дыхательной системы. Легкие этих животных не имеют альвеол и отличаются малой растяжимостью. Их ткань представлена системой воздухоносных трубочек, открытых с обоих концов и потому допускающих возможность однонаправленного потока воздуха и соответственно непрерывного процесса газообмена.

Дыхательная система, как и у других животных, начинается трахеей и бронхами. Первичные бронхи входят в легкие, где дают ряд ответвлений (вторичные и третичные бронхи) и в конце концов открываются в воздушные мешки (тонкостенные полые образования, формирующиеся как выросты бронхов и располагающиеся между внутренними органами). У птиц имеется пять пар воздушных мешков, которые функционально составляют две группы: передние (шейные, межключичные и переднегрудные) и задние (заднегрудные и брюшные). Воздушные мешки существенно увеличивают общий дыхательный объем и принимают активное участие в системе «воздушного насоса», прокачивающего воздух через легкие. Газообмен на внутренней поверхности воздушных мешков отсутствует.

Достаточно долго существовало мнение, что у птиц в полете дыхательные движения определяются взмахами крыльев. Старые представления базировались на результатах экспериментов с голубями, у которых взмахи крыльев действительно всегда синхронны с дыхательными движениями. Поскольку голубь – обычный объект физиологических исследований, то выводы о зависимости дыхательных движений и взмахов крыльев были распространены на всех птиц. На самом деле эти представления

не соответствуют действительности. Точные эксперименты показывают, что в большинстве режимов полета взмахи крыльев и дыхательные движения не синхронизируются. Дыхательный акт происходит с участием подвижных рёбер и грудины и в принципе не отличается от грудного дыхания рептилий и млекопитающих.

Как уже говорилось выше, мезобронхи образуют в легких многочисленные ответвления. От заднего их отдела отходят несколько вторичных бронхов, соединяющихся с передними воздушными мешками. В свою очередь, вторичные бронхи соединяются между собой многочисленными третичными бронхами (парабронхи). Каждый парабронх представляет собой тонкую трубочку (у цыпленка, например, диаметр ее составляет около 0,5 мм), от центрального канала которой отходят еще более тонкие каналы – бронхиолы, делящиеся на воздухоносные капилляры диаметром 3 – 10 мкм. Бронхиолы и воздухоносные капилляры оплетены густой сетью кровеносных капилляров. Комплекс воздухоносных и кровеносных капилляров, образующих вокруг парабронхов сеть толщиной 50 – 200 мкм, представляет собой аппарат газообмена между воздухом, проходящим через лёгкие, и кровью.

Подсчитано, что суммарная дыхательная поверхность лёгких составляет у курицы $2,5 \text{ м}^2$ ($1,1 \text{ м}^2 / \text{кг}$). Относительно меньшая, чем у млекопитающих (для сравнения: у мыши – около $5 \text{ м}^2 / \text{кг}$), дыхательная поверхность определяется, видимо, большей эффективностью функции лёгких у птиц. Детальное изучение дыхательного акта показало, что при вдохе наружный воздух поступает в задние воздушные мешки и частично в лёгкие. Передние воздушные мешки в этой фазе дыхательного цикла заполняются воздухом из парабронхов, т. е. из собственно лёгких, а вдыхаемый воздух в переднюю группу мешков не попадает. Во время выдоха мешки сжимаются и воздух из задних мешков выталкивается в лёгкие, т. е. в систему парабронхов, а из передних мешков – в трахею и через неё наружу. На этой фазе дыхательного цикла воздух из задних мешков не попадает в мезобронхи, а из передних в лёгкие. Таким образом, через структуры лёгочной ткани воздух и при вдохе, и при выдохе идет в одном направле-

нии (от задних мешков к передним), что обеспечивает непрерывность процесса газообмена.

Респираторная система птиц не имеет никакого клапанного аппарата, поэтому направление воздушного потока по различным путям определяется другими факторами, в частности относительной ориентацией входных отверстий различных воздухоносных путей, степенью их кривизны, а также изменением диаметра при вдохе и выдохе. Внутренние стенки парабронхов содержат гладкие мышечные волокна, сокращение которых и регулирует диаметр третичных бронхов. Считается, что автоматические изменения диаметра воздухоносных путей на разных фазах дыхательного цикла играют существенную роль в регуляции воздушного потока в респираторной системе птиц.

Важное преимущество проточной дыхательной системы птиц заключается в том, что существенно повышается эффективность газообмена. В легких млекопитающих и других наземных позвоночных диффузия газов по градиенту парциального давления прекращается при выравнивании парциальных давлений газов в крови и в лёгочных альвеолах. В результате концентрация O_2 и CO_2 в артериальной крови всегда оказывается такой же, как в выдыхаемом воздухе. У птиц же напряжение CO_2 в артериальной крови отличается большим постоянством и поддерживается на уровне более низком, чем содержание этого газа в выдыхаемом воздухе. Для кислорода характерны обратные соотношения: птицы извлекают его из воздуха эффективнее, чем млекопитающие, и напряжение этого газа в артериальной крови выше, чем в выдыхаемом воздухе. Все это означает, что газообмен между воздухоносными и кровеносными капиллярами в лёгких птиц не ограничивается выравниванием напряжений этих газов в воздухе и крови. Расположение воздухоносных и кровеносных капилляров в лёгких птиц таково, что каждый парабронх пересекается большим числом кровеносных капилляров, сеть которых оплетает его на всем протяжении. При такой системе перекрестного газообмена градиент парциального давления газов сохраняется по всей длине парабронха, что обеспечивает высокую эффективность извлечения O_2 из воздуха.

Таким образом, именно однонаправленный и непрерывный поток воздуха в лёгких птиц при перекрёстном типе газообмена между лёгочными и кровеносными капиллярами определяет возможность даже при низком давлении извлекать из воздуха такое количество O_2 , которое обеспечивает поддержание нормальных (или близких к норме) функций организма.

Приспособления к гипоксии

Дыхание наземных позвоночных, в отличие от гидробионтов, практически не лимитируется недостатком кислорода, т. к. состав атмосферного воздуха постоянен. В связи с этим появление специальных адаптаций было вызвано некоторыми специфическими экологическими условиями, влияющими на величину парциального давления кислорода. Таковы норы, дупла и другие закрытые убежища, в которых накапливается CO_2 (гиперкапния) и соответственно снижается парциальное давление кислорода. Например, содержание CO_2 в относительно неглубоких подземных ходах кротов колеблется в среднем от 0,3 до 3,8% (максимум 5,5%), а количество O_2 – в пределах 15–20%.

В дуплах деревьев воздух также обеднен кислородом, тогда как содержание двуокиси углерода в нем повышено. Так, в период насиживания воздух в дуплах зеленого дятла, поползня и гачки содержал менее 20% O_2 и до 0,7% CO_2 . После вылупления птенцов состав воздуха менялся еще заметнее: у поползня к концу гнездового периода содержание O_2 снижалось до 17–19%, а концентрация CO_2 возрастала до 2–4%.

Неблагоприятная респираторная ситуация складывается зимой под толщей снега. При высоте снежного покрова 45–80 см содержание CO_2 в приземном слое воздуха составляет 2,8–4,0%. При этом высокостебельные травы и кустарники улучшают газовый режим, действуя как «воздухопроводы». Показано, что млекопитающие, живущие в подземных убежищах, легче переносят гиперкапнию и гипоксию, чем виды, не сталкивающиеся с такими условиями в природе. Адаптивные механизмы связаны в первую очередь с повышением дыхательных свойств крови.

Адаптивные механизмы к таким условиям, в первую очередь, связаны с повышением дыхательных свойств крови, в частности с увеличением сродства гемоглобина к кислороду. Кроме того, для большинства норников и землероев отмечается несколько пониженный уровень метаболизма, уменьшающий потребность в кислороде, а также большая толерантность дыхательного центра к накоплению CO_2 в крови.

Наиболее часто встречающаяся естественная ситуация, когда происходит уменьшение газообмена, – это снижение общего атмосферного давления, а с ним и парциального давления кислорода в высокогорье. Высотные адаптации достаточно хорошо изучены у млекопитающих. У них описаны несколько типов приспособительных реакций к газообмену в условиях сниженного парциального давления O_2 . Эти реакции принято разделять на две группы: «борьба за кислород» и адаптация к гипоксии. Под адаптацией к гипоксии подразумеваются реакции, протекающие на тканевом уровне и обеспечивающие устойчивость к недостаточному снабжению тканей O_2 . Сюда относится неспецифическая реакция повышения тканевой устойчивости к гипоксии, а также усиление анаэробного гликолиза, позволяющего осуществлять энергетические процессы при недостаточном поступлении O_2 к тканям.

Реакции, характеризующиеся как «борьба за кислород», по своей экологической направленности представляют компенсаторные механизмы, нацеленные на поддержание нормального снабжения тканей O_2 в условиях затрудненного поступления его в кровь. Эти реакции протекают на разных уровнях и с неодинаковой скоростью. Наиболее быстро включаются механизмы учащения дыхания и сердцебиения, которые направлены на компенсацию недостаточного поступления O_2 в кровь усилением легочной вентиляции и циркуляции крови в организме. Параллельно этому нередко наблюдается и усиление кислородной емкости крови путем увеличения числа циркулирующих эритроцитов, а соответственно и количества гемоглобина. При «экстренной адаптации» увеличение числа эритроцитов идет путем мобилизации их из кровяных депо, причем в наиболее «острых» случаях захватываются даже не вполне зрелые (содержащие ядра) клетки.

При более стабильном действии гипоксии «срочные» реакции типа гипервентиляции и усиления сердечной деятельности сменяются более устойчивыми, среди которых отмечаются и повышение числа эритроцитов, и общего количества гемоглобина в крови, что определяется уже не просто использованием депонированных клеток, а общей перестройкой системы эритропоэза. В результате горные виды (и горные популяции широко распространенных видов) нередко характеризуются более высоким содержанием эритроцитов и гемоглобина в крови по сравнению с близкими формами, обитающими на меньшей высоте. Нередко характерной чертой горных животных является увеличение относительных размеров сердца и гипертрофия миокарда, что в значительной степени связано с устойчивым усилением его функции в условиях горной гипоксии.

Наиболее стабильные приспособления, повышающие дыхательную функцию крови, связаны со структурными изменениями гемоглобина, приводящими к увеличению его сродства к кислороду. У постоянных обитателей гор кривая диссоциации оксигемоглобина свидетельствует о способности гемоглобина насыщаться O_2 при меньшем парциальном давлении, чем у животных равнинных территорий.

Эффективная устойчивая высотная адаптация обязательно сочетается с приспособлениями на тканевом уровне, направленными на использование кислорода при его пониженном напряжении в крови. Такие адаптации связаны с изменением активности ферментных систем, а также с увеличением количества тканевого дыхательного пигмента – миоглобина, что характерно для многих горных животных. Миоглобин обладает значительно большим сродством к O_2 , чем гемоглобин, и служит для запасания O_2 в мышцах. Благодаря высокому сродству O_2 , миоглобин легко отбирает его из крови и передает в систему окислительных ферментов ткани. Перечисленные приспособления (относительная роль каждого из них варьируется у разных видов) привели к тому, что горные формы оказались способны поддерживать нормальную жизнедеятельность в условиях устойчивого действия пониженного парциального давления кислорода.

Своеобразные условия газообмена складываются у наземных животных, вторично перешедших к водному образу жизни или экологически связанных с регулярным нырянием либо погружением головы в воду. Все эти виды животных имеют легочный тип дыхания. У всех процесс внешнего газообмена происходит в нормальных атмосферных условиях. Однако во время пребывания под водой резко изменяются условия снабжения тканей O_2 : поступление O_2 в организм прекращается и возникает состояние функциональной асфиксической гипоксии. У наиболее специализированных ныряльщиков остановка дыхания может быть довольно длительной, хотя у подавляющего большинства видов продолжительность пребывания под водой не превышает нескольких минут. Ныряние вызывает довольно быстрое уменьшение содержания O_2 и нарастание CO_2 в крови. Устойчивость ныряющих животных к такой функциональной гипоксии определяется рядом физиологических адаптаций, направленных, с одной стороны, на увеличение запасов O_2 в организме перед нырянием, а с другой – на более экономное расходование этих запасов во время погружения.

Глава 3. Циркуляторные системы организмов

Основные жизненные функции клеток, такие как питание, дыхание и выделение, невозможны без постоянного перемещения веществ внутри самого организма. В результате эволюции у всех ныне живущих животных выработались те или иные механизмы, обеспечивающие перенос определенных газов, питательных веществ и продуктов метаболизма из одной части организма в другие. Уровень развития этих механизмов, а по сути, циркуляторных систем, находится в соответствии с уровнем общей организации тех или иных живых существ.

Типы циркуляторных систем

В простейшем случае у низших животных проведение питательных веществ и кислорода от места восприятия к месту потребления, а также проведение продуктов выделения (экскретов) от клеток к наружной среде происходит путем **диффузии** токов в тканевых жидкостях. Скорость диффузии вещества от одной точки до другой прямо пропорциональна разнице концентраций данного вещества в этих двух точках и обратно пропорциональна квадрату расстояния между ними. Из этого следует, что достаточное снабжение кислородом и питательными веществами путем лишь одной диффузии возможно только при малых размерах тела животного. У крупных животных вещества должны переноситься на значительные расстояния и перенос с помощью одного механизма диффузии происходил бы слишком медленно. Необходимость транспортной системы определяется не только размерами тела, а также его формой и активностью самого животного, поэтому в процессе эволюции у крупных животных для снабжения клеток O_2 , питательными и другими веществами должна была выработаться специальная система внутреннего транспорта веществ – циркуляторная система (ЦС).

Наряду с механизмами диффузии у ныне живущих животных выделяют еще несколько типов систем циркуляции.

Внутриклеточный транспорт

У одноклеточных организмов (Простейшие) диффузия обычно дополняется **интенсивным движением цитоплазмы**. Токи протоплазмы могут иметь определенное направление, как, например, при движении пищеварительных вакуолей у парамеций. Токи протоплазмы наблюдаются также почти во всех клетках и многоклеточных организмов.

Некоторые животные, в частности губки и кишечнополостные, используют для переноса различных веществ воду, в которой обитают. Она протекает по определенным каналам и приводится в движение ресничками, жгутиками и т. д. Кроме того, у кишечнополостных передача питательных веществ отдельным

частям тела облегчается тем, что пищеварительная полость дает многочисленные выросты и каналы, по которым пищевые вещества доставляются по возможности ближе к месту потребления. Каждый участок тела получает питание от ближайшей ветви кишечника и отдает ей свои экскреты.

У нематод, коловраток и др. наблюдается циркуляция жидкости в псевдоцеломической полости (первичная полость тела – схизоцель). Жидкость, заключенная в этой полости, омывает все органы тела и служит посредником между ними и внутренней средой. Питательные вещества и газы, диффундирующие из внешней среды, легко перемещаются по таким полостям, благодаря простому перебалтыванию без всякой направленной циркуляции.

Системный уровень организации движения жидкости

Становление системы циркуляции как самостоятельного звена в организме стало возможным лишь с появлением третьего зародышевого листка и образованием тканей мезодермального происхождения.

Примером являются немертинуы – самые примитивные из современных животных, обладающих специальной транспортной системой веществ в организме. У них впервые происходит разделение пищеварительной и циркуляторной функций и появляется, хотя и в зачаточном виде, система кровообращения. Эта система состоит из спинального и двух боковых сосудов, идущих вдоль тела. По боковым сосудам кровь поступает из средней части тела к головной – в большие лакунарные пространства, являющиеся как бы резервуаром питательных веществ для органов головы. Имеются все основания полагать, что именно цефализация (процесс образования головы) явилась ведущим моментом в появлении кровеносной системы. У турбеллярий, находящихся примерно на одном с немертинуами уровне развития, сильное ветвление кишечника позволяет подводить пищевой материал непосредственно к органам и их частям. А у немертин эволюция пошла другим путем. По Н. А. Ливанову (1955), дифференцировка сосуди-

стых образований прежде всего служит для питания головного мозга, а именно: при стабилизации рта и образовании трубчатого кишечника у немертин обособившаяся головная часть с ее чрезвычайно выраженными для животного органами чувств попадает в малоблагоприятные условия в отношении получения питательного материала от кишечника, т. к. его усваивающий энтодермальный отдел расположен на значительном расстоянии от ротового отверстия. В связи с этим у немертин повысилась возможность ткани транспортировать питательные вещества от кишечника к местам потребления, благодаря выработке подвижности основного вещества мезенхимы. В результате этого у немертин появляется жидкая часть основного вещества – кровь и создается кровеносная система как система лакун и каналов, наполненных жидким содержимым «золом крови в неизменном геле основного вещества мезенхимы». Сначала движение жидкости в мезенхиме совершенно неправильное, но затем обозначаются определенные пути, по которым происходит более свободная циркуляция. Немертины не имеют сердца, поэтому движение крови по сосудам у них крайне нерегулярно и достигается, главным образом, давлением со стороны сокращающейся мускулатуры тела и кишечника.

Появление у животных вторичной полости тела (целом) с собственными кишечными стенками, формирующейся в онтогенезе за счет третьего зародышевого листка, обусловило еще более переменчивую структуру сосудистой системы. В частности, у вышестоящих на эволюционной лестнице аннелид за счет клеток целомического эпителия образуется мускулатура сосудов. У них уже существует правильная циркуляция крови по сосудам, хотя единого сердца, обеспечивающего продвижение крови, еще нет. Кровь движется благодаря сократимости большинства участков продольных сосудов. Ритмы отдельных участков согласованы очень несовершенно, и работа всего кровеносного аппарата мало интегрирована. Артериальное давление в покое всего на 1,0–1,5 мм рт. ст. выше давления целомической жидкости, при движении червя разница поднимается до 6 мм рт. ст. У дождевого червя и других кольчатых червей кровеносная система устроена достаточно сложно. Она состоит из спинного сосуда, по которому

течет кровь из заднего конца тела к переднему, брюшного и субневрального сосудов, по которым она течет назад. Кроме того, имеются пять пар пульсирующих трубок («сердец»), расположенных в переднем конце тела и перегоняющих кровь из спинного сосуда в брюшной. В других сегментах тела имеется сеть капилляров, соединяющих брюшной и спинной сосуды и разветвляющихся в стенках тела, кишке и некоторых секреторных органах. Появление капилляров, соединяющих артерии с венами, обеспечило замкнутость всей системы кровообращения. Таким образом, кровеносная система дождевого червя, так же как и всех позвоночных, становится замкнутой, поскольку вся циркулирующая кровь находится в сосудах. Однако функция кровеносного аппарата аннелид остается, как и у немертин, в основном трофической. Их кровь богата растворенными белками и сравнительно бедна форменными элементами. Наряду с этим кровь аннелид может играть роль в газовом обмене – нередко они содержат в растворенном виде кровяные пигменты. Некоторые исследователи считают, что первоначальной функцией дыхательных пигментов является не перенос O_2 от органов внешнего газообмена к тканям, а накопления его на время периодических остановок дыхательных движений. Увеличение количества дыхательных пигментов ведет к расширению их функции в сторону участия в переносе O_2 , что и становится в дальнейшем их основным назначением.

У моллюсков, стоящих на более высокой ступени организации, кровеносная система выполняет не только трофическую функцию, но также функцию газового обмена в связи с появлением типичных жабр. В целом у моллюсков система кровообращения уже достаточно сильно отличается от таковой у аннелид. У них оформляются типичные кровеносные сосуды, в стенках которых у некоторых моллюсков описывают и эндотелий. Однако наиболее значительным прогрессивным шагом у моллюсков в этом плане является возникновение типично пропульсаторного органа – сердца, соединяющего в себе две основные камеры – толстостенный желудочек и тонкостенное предсердие. Физиологический смысл этого преобразования, широко распространенного в животном мире, заключается в следующем. Для создания

кровотока в артериальной системе необходима камера (желудочек) с достаточно толстыми мускулистыми стенками, т. к. растяжение желудочка в диастоле требует определенного давления, которого не может быть в венозной системе. Предсердия же обладают мускулатурой, достаточно сильной, чтобы растянуть ослабленные стенки желудочка, и достаточно тонкой, чтобы быть способной растягиваться под влиянием венозного давления. Появление центрального пропульсаторного органа привело к созданию высокого давления в кровеносных сосудах у моллюсков, что обеспечило эффективную циркуляцию в их разветвленной системе кровообращения. Например, у крупного осьминога системное давление крови может достигать 60/30 мм рт. ст., тогда как даже в замкнутой системе кольчатых червей (у гигантского дождевого червя) оно достигает 24/14 мм вод. столба. Наибольшего совершенства среди моллюсков система кровообращения достигает у головоногих. У них кровь частично проходит по капиллярам, минуя лакунарные полости. В связи с этим интересно отметить, что такая совершенная система кровообращения, в частности наличие сердца и тонкое разветвление сосудов, доходящее до частичного перехода к замкнутому кровообращению, состоит в связи с общим высоким уровнем организации головоногих и является одним из факторов, дающих некоторым из них возможность достигать гигантских размеров. В. Н. Беклемишев (1964) указывает, что только при наличии системы капилляров возможно существование очень крупных животных, так как только при этих условиях обеспечено питание и дыхание массовых органов. Вообще, пишет автор, максимальные размеры тела, которых могут достигать представители какой-либо группы животных, больше всего зависит от степени совершенства распределительного аппарата. Позвоночные с их высокосовершенным кровеносным аппаратом, с капиллярным кровообращением дают наиболее крупных животных, существующих на Земле. Головоногие, обладающие частично капиллярным кровообращением и достаточно совершенной циркуляцией крови, занимают второе место.

У членистоногих кровеносный аппарат устроен совершенно иначе, чем у моллюсков. Членистоногие происходят от аннелидообразного прототипа с хорошо развитой замкнутой крове-

носной системой. Но все членистоногие утратили замкнутое кровообращение. У многих из них системы циркуляции представляют различные степени упрощения, а иногда и редукцию кровеносной системы. Из кровеносного аппарата аннелид членистоногие сохранили лишь магистральные сосуды: спинной сосуд, иногда брюшной и боковые дуги; в то же время они утратили капилляры и мелкие сосуды. Все крупные сосуды приобрели значение артерий, по которым кровь расходится из спинного сосуда или возникшего за его счет сердца. Из последних разветвлений этих сосудов кровь изливается в лакунарные пространства, по которым и возвращается к сердцу, поступая в него через остии – входные отверстия, снабженные клапанами. Сердце прогоняет кровь по аорте в голову, где расположен мозг и жевательная мускулатура. Под влиянием созданной таким образом разности давления кровь из головы стекает в грудь, где омывает локомоторную мускулатуру.

Как и моллюскам, членистоногим свойственна корреляция между величиной тела и степенью развития кровеносного аппарата: чем меньше организм, тем меньше разветвлена его артериальная система. У мелких членистоногих от всего кровеносного аппарата остается только сердце, или даже исчезают всякие следы кровеносной системы (клещи). Слабое развитие или полная редукция кровообращения у мелких членистоногих, как и у мелких моллюсков, связана с тем, что у таких форм все органы лежат близко друг от друга и функция распределения может полностью осуществляться при посредстве лакунарных полостей и того передвижения жидкостей в этих полостях, которое достигается при движении тела. У насекомых за кровеносным аппаратом остается участие в несении трофической и экскреторной функций и обеспечение газообмена только небольших органов; газообмен крупных и массивных органов обслуживается трахейной системой. Воздухоносные трубочки трахейной системы пронизывают все тело и доставляют O_2 непосредственно к местам потребления, т. е. к тканям и клеткам, как бы заменяя кровеносные сосуды. Система трахей в основном обеспечивает тканевое дыхание так же, как упрощенный кровеносный аппарат насекомых при малых размерах тела обеспечивает питание тканей и удаление экскре-

тов. Питание массивных органов при таком типе кровообращения вряд ли было бы возможно, с чем и связаны скромные размеры даже крупных членистоногих (мечехвосты, скорпионы и др.).

Наибольшего развития и самостоятельности достигает кровеносная система в ряду хордовых. В особенности это относится к сосудам, которые приобретают собственную эндотелиальную выстилку. Кровеносная система хордовых животных в основных чертах имеет тот же тип строения, что и кровеносная система высших червей. Однако, начиная с ланцетника, происходит дальнейшая дифференциация соотношений между спинным и брюшным сосудами и возникает ряд новых образований сосудистой системы, которых нет у червей. Значение кровеносной системы, указывает Н. А. Ливанов, у позвоночных возрастает как бы в противовес ослаблению значения целома и целомической жидкости. Целом все суживается и ограничивается в своих функциях и строении. Его антипод – кровеносная система – усложняется и дифференцируется. В едином круге кровообращения от лимфатической системы обособляется система, содержащая красную кровь с эритроцитами и несущая, наряду с трофической, функцию газообмена. При этом лимфатическая система, теряя функцию газообмена, но, усложняясь (появляются лимфатические сердца, лимфатические узлы с образующимися клеточными элементами и др.), переходит к выполнению трофической функции. Далее в круге кровообращения, содержащем кровь с эритроцитами, происходит дифференцировка, возникающая в связи со снабжением различных органов кровью, в разной степени насыщения O_2 . Образуется малый, связанный с легкими, и большой системные круги кровообращения. В связи с этим происходит разделение предсердия на правое и левое – трехкамерное сердце амфибий, а затем и желудочка на правый и левый – четырехкамерное сердце птиц и млекопитающих.

Таким образом, у всех позвоночных – рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих – система кровообращения построена одинаково, а именно имеется сердце, аорта, артерии, капилляры и вены, организованные по единому плану. Главные эволюционные изменения в системе кровообращения у позвоночных связаны с переходом от жаберного дыхания к легочному и обра-

зованию отдельных кругов кровообращения, позволяющих отделить артериальную кровь от венозной крови.

У ланцетника роль сердца выполняет пульсирующий участок брюшного сосуда, в отличие от высших червей, у которых пульсирующий орган по преимуществу является участком спинного сосуда.

У рыб сердце состоит в основном из трех камер: синуса, предсердия и желудочка. В сердце рыб имеются клапаны. Они расположены на границах отделов сердца, между синусом и предсердием, между предсердием и желудочком и в месте перехода крови из желудочка в артериальный конус или луковицу аорты. Кровь из желудочка переходит в крупный сосуд, начальная часть которого у хрящевых рыб обозначается как артериальный конус. У костистых рыб артериальный конус редуцируется и заменяется артериальной луковицей. Свидетельством усложнения функции системы кровообращения у позвоночных становится и появление нервной регуляции кровообращения. Уже у рыб сердце иннервируется блуждающими и симпатическими нервами, а сосуды имеют сосудодвигательную иннервацию.

У современных амфибий, стоящих в эволюционном ряду вслед за рыбами, сердце и сосудистая система претерпели ряд изменений. В связи с исчезновением жаберного дыхания одна пара жаберных артерий преобразовалась в парную дугу аорты, а другая пара – в легочные артерии, несущие кровь для окисления в легкие. Артериальная кровь возвращается по легочным венам назад в сердце, и таким образом устанавливается малый круг кровообращения. В предсердии амфибий возникла перегородка, разделившая этот отдел на правую и левую половины. Место впадения венозного синуса передвинулось, и он стал открываться только в правое предсердие. В целом схема кровообращения у амфибий допускает смешивание аэрированной и неаэрированной крови в желудочке трехкамерного сердца, но мозг амфибий получает более аэрированную кровь.

Эволюционный переход от амфибий к рептилиям сопровождался образованием в сердце еще двух перегородок: одна из них дошла до середины желудочка, другая разделила артериальный конус. У всех рептилий, исключая крокодилов, перегородка меж-

ду желудочками неполная. В силу этого у них все еще происходит смешивание аэрированной и неаэрированной крови, хотя и не в такой степени, как у лягушек.

У птиц и млекопитающих произошло окончательное разделение правой и левой сторон сердца. Это привело к тому, что теперь насыщенная O_2 кровь из легких не смешивается с кровью, поступающей из остальных частей тела. Венозный синус перестал существовать как отдельная камера, но остаток его сохранился в виде ритмогенной структуры – синусного узла сердца, расположенного в месте соединения верхней полой вены с предсердием.

Абсолютное отделение правого сердца от левого привело к тому, что кровь в аорте млекопитающих и птиц содержит больше O_2 , чем в аорте нижестоящих на эволюционной лестнице животных. Благодаря лучшему снабжению O_2 ткани тела млекопитающих и птиц способны поддерживать высокую интенсивность обмена веществ, что обуславливает гомойотермность этих животных, т. е. относительно постоянное сохранение высокой температуры тела. Рыбы, амфибии и рептилии остаются пойкилотермными, главным образом потому, что кровь их не может доставлять тканям то количество O_2 , которое требуется для поддержания активного обмена на высоком уровне, необходимом для сохранения высокой температуры тела.

Резюмируя, можно сказать, что при всем разнообразии циркуляторных систем у животных организмов, находящихся на разных ступенях эволюции, эти системы должны удовлетворять определенным общим требованиям. Чтобы обеспечить приспособление организма к изменяющимся условиям, циркуляторная система должна адекватно реагировать на эти условия: она должна обеспечивать доставку крови туда, где это в данный момент необходимо. Незамкнутые кровеносные системы (целом или гемоцель), лишённые сердца, оказываются достаточными в условиях низких респираторных потребностей. Увеличение размеров тела и повышение двигательной активности в процессе эволюции привело к появлению сердца в некоторых незамкнутых системах, например, у ракообразных и моллюсков. Однако в таких системах сердце еще не способно создавать высокое давление и циркуляция осуществляет-

ся отчасти благодаря сокращениям соматической мускулатуры, объем крови велик и перенос O_2 от жабр к мышцам происходит сравнительно медленно. У кольчатых червей имеются замкнутые системы кровеносных сосудов, которые служат для переноса O_2 . Но главным циркуляторным механизмом, обеспечивающим питание и выделение, остается целомическая полость. У насекомых, имеющих незамкнутую систему, эти функции выполняет гемоцель, а воздух доставляется непосредственно к тканям по трахеям. У головоногих моллюсков и позвоночных циркуляторная система замкнутая. Для нее характерны высокое системное давление и большая скорость кровотока при малом объеме крови. У позвоночных животных имеется лимфатическая система, которая также играет важную роль в адаптации организма.

Показатели сердечной деятельности у разных животных

Таблица 1

Частота сокращений сердца и сосудов у различных животных

<i>Объект исследования</i>	<i>Частота сокращений / мин.</i>	
	<i>сосудов</i>	<i>сердца</i>
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
Беспозвоночные животные		
дафния (при 15°C)		250
дождевой червь	15–20	
нереида	15–30	
пиявка	10–15	
мидия		30–40
гребешок		22
анадонта		24
виноградная улитка		20–40
кальмар		70–80
каракатица		40
осьминог		35–40
речной рак (при 20°C)		34–40
черный таракан (при 18°C)		60–90

Продолжение табл. 1

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
Позвоночные животные (млекопитающие)		
мышь (0,03 кг)		500–700
кошка (2–3 кг)		126–140
лошадь (400 кг)		34–36
ёж (0,25 кг)		280–320
свинья (100 кг)		60–80
слон (2000 кг)		25–28

Исследования, проведенные на представителях различных животных, показали, что частота сокращений пульсирующих образований, которые продвигают кровь (сердце, сосуды), колеблется в весьма широких пределах (см. табл. 1).

У животных с непостоянной температурой тела (пойкилотермных) частота сердечных сокращений находится в большой зависимости от температуры окружающей среды, причем наблюдаются весьма значительные колебания частоты сокращений. Например, у виноградной улитки при 1°С сердце сокращается 1 раз в минуту, при 5°С – 4 сокращения в 1 минуту, при 15°С – 17 сокращений в 1 минуту, при 25°С – 30 сокращений в 1 минуту, при 30° – 54 сокращения в минуту.

Автоматия сердца. Эволюционные аспекты организации автоматической деятельности

Гемодинамическая функция сердца как насоса основывается на его способности ритмично сокращаться. Мышечные структуры сердца могут выполнять эту функцию только в режиме одиночных сокращений. В соответствии с этим структурно-функциональная организация сердца подчинена необходимости обеспечить регулярность ритма, предотвратить возможность тетануса и организовать из одиночных сокращений огромной совокупности отдельных сократительных элементов рабочего миокарда гемодинамически эффективные систолы. Важнейшей характеристикой такой организации сердца является его способность к самовозбуждению, к автоматической ритмике и автоматии сердца.

Вообще, в организме животных ритмичность возникновения или усиления функций свойственна многим органам. Она может быть нейрогенного или миогенного происхождения, в зависимости от тканевого субстрата, который служит источником ритмических возбуждений. В свою очередь из-за различия в природе и механизме генерации возбуждения миогенная ритмика сердца разделяется на **автоматическую** и **реактивную** (М. Г. Удельнов, 1975).

Автоматическим сердцам свойственны: ритмогенная структура и развитая проводящая система. Ритмогенная структура представляет собой относительно небольшой по размерам единичный пейсмекер (водитель ритма) со строго постоянной локализацией в венозной части сердца. Развитая проводящая система обеспечивает быстрый охват возбуждением структур сократительного миокарда. Все эти свойства возникают и развиваются в восходящем ряду позвоночных животных.

Способность к самовозбуждению установлена уже на сердцах рыб. Лишенные крови и растяжения сердца рыб продолжают сокращаться. Однако их сокращения в этих условиях аритмичны. Следовательно, сердцам рыб свойственны автоматические возбуждения, но регулярный ритм устанавливается только в ответ на механическое растяжение поступающей в предсердие под определенным давлением крови. Сочетание некоторой способности к повторным самовозбуждениям с реактивно ритмическими свойствами указывает на несовершенство автоматической ритмогенной функции рыб. Деятельность сердца рыб, так же как и млекопитающих, состоит из двух фаз: систолы и диастолы. Ход систолы у различных видов рыб весьма разнообразен. У некоторых рыб, ведущих подвижный образ жизни (например, у форелей), сокращение сердца происходит очень быстро. Различные отделы сердца имеют неодинаковую быстроту сокращения. Всего быстрее сокращается предсердие, на втором месте по скорости сокращения стоит желудочек и медленнее всего сокращается синус. У рыб, имеющих артериальный конус, сокращение последнего происходит еще медленнее, чем сокращение синуса.

Возбудимость сердечной мышцы у рыб во время возбуждения изменяется фазно, так же как и у высших животных. Разли-

чают те же фазы – абсолютной и относительной рефрактерности. Передача возбуждения в мышце сердца может совершаться в обе стороны от места раздражения. Если у акулы остановить сердце путем наложения лигатуры Станниуса между синусом и предсердием, то при раздражении желудочка можно наблюдать передачу возбуждения в обратном направлении. В этом случае не сокращение предсердия предшествует систоле желудочка, как это бывает в норме, а, наоборот, возбуждение передается с желудочка на предсердие. Скрытый период возбуждения для сердца рыб менее значителен, чем для сердца лягушки, и различен для разных отделов сердца. Так, например, для синуса сердца угря он равен 0,15 с, для предсердия 0,05–0,1 с, для желудочка 0,1–0,2 с. Примерно те же величины имеет скрытый период и у хрящевых рыб (например, у *Scyllium canicula*). У форели скрытый период возбуждения весьма короток: для предсердия – 0,02 с, для желудочка – 0,05 с. Хронаксия различных отделов сердца рыб занимает время от 0,004 до 0,007 с. Время проведения возбуждения от одного отдела сердца к другому неодинаково. В противоположность тому, что известно о сердце лягушек и рептилий, в сердце рыб проведение в обратном направлении происходит быстрее, чем в обычном. Например, у хрящевых рыб (*Scyllium* и др.) время проведения возбуждения от синуса к предсердию занимает 0,25–0,44 с, а от предсердия к желудочку 0,33–0,50 с, в обратном же направлении соответственно время проведения возбуждения будет 0,14–0,22 с и 0,35–0,40 с. У костистых рыб время проведения между предсердием и желудочком в нормальном направлении 0,13–0,51 с, а в обратном 0,14–0,33 с. Вследствие этого, например, у линя сердце в нормальном направлении проводит 30 импульсов в минуту, а в обратном – 40 импульсов. Скорость проведения не является постоянной величиной, а зависит от многих факторов, и прежде всего от температуры и состояния питания.

Каждый отрезок сердца рыб способен к автоматической деятельности, однако в различных отделах эта способность выражена неодинаково. Имеется несколько мест, которые обладают особенно высоким автоматизмом и способны навязывать свой ритм остальным участкам сердца.

В сердце рыб таких пейсмекеров имеется два или три. По месту расположения пейсмекеров в сердце различные виды рыб можно разделить на 3 типа – А, В и С. К типу А относятся речной и морской угри, имеющие в сердце три пейсмекера, из которых один находится в синусе, другой – в ушковом канале и третий – на границе между предсердием и желудочком. Тип В, к которому относятся все хрящевые рыбы (акулы, скаты, и др.), имеет только два пейсмекера, причем один находится в синусе, а другой – на границе между предсердием и желудочком. Возможно, что имеется еще третий подчиненный пейсмекер – в артериальном конусе.

Рыбы, относящиеся к типу С (все костистые рыбы, за исключением угрей), также имеют два пейсмекера, но один из них расположен в ушковом канале, другой же, как и у других типов рыб, на атриовентрикулярной границе.

Дальнейшее совершенствование автоматического механизма сердца животных идет в следующих направлениях: пейсмекер сосредоточивается в одном ограниченном в размерах тканевом участке с постоянной локализацией. Параллельно развивается и совершенствуется проводящая система, состоящая из разнородных (по физиологическим свойствам) клеток и тканевых образований. Клеточная и тканевая гетерогенность проводящей системы обеспечивает в одних участках крайне замедленное и ориентированное проведение (атриовентрикулярный узел), а в других – с повышенной скоростью (пучок Гиса, периферические разветвления). Эти особенности проводящей системы обуславливают автоматическую, т. е. полностью основанную на свойствах составляющих ее клеток и тканей, координацию активности отделов сердца и частотную организацию сокращений.

Единый пейсмекер появляется в сердце амфибий. Однако у этих животных пейсмекер относительно обширен (располагается в венозном синусе и корнях полых вен). Регулярный ритм у амфибий наблюдается даже при опустошении сердца, хотя частота сердцебиений еще в некоторой степени зависит от растяжения стенок синуса.

У рептилий венозная пазуха уменьшается в размерах, вместе с этим уменьшается и величина пейсмекера. У птиц и млекопитающих остаток венозного синуса включается в стенку правого

предсердия. Происходит еще большее ограничение относительных размеров пейсмекера (у кролика – 2 x 3 мм). У всех млекопитающих пейсмекер располагается неизменно у базальной стенки верхней поллой вены. Частота сердечных сокращений высших позвоночных становится практически независимой от непосредственных влияний изменения объема сердца и внутрисердечного давления. Независимость процесса генерации истинно автоматического ритма от непосредственных "внешних" воздействий создает возможность подчинения частоты сердцебиений исключительно регуляторным влияниям центральной и внутрисердечной нервной системы. А они уже обеспечивают адаптивные изменения в деятельности сердца в строгом соответствии с потребностями целого организма (М. Г. Удельнов, 1975). Параллельно формируется специализированная предсердная и атриовентрикулярная проводящие системы. Интенсивное ветвление проводящей системы и высокие скорости проведения возбуждения обеспечивают быстрое включение в активность всех структур сократительного миокарда (около 30 мс у собаки). Кроме основного пейсмекера, генерирующего доминантный ритм, в автоматических сердцах имеются другие специализированные ткани, потенциально способные при определенных условиях генерировать ритмические возбуждения. Такими свойствами обладают атриовентрикулярный узел и концевые образования проводящей системы. В соответствии с различиями в частоте импульсов, генерируемых в ритмически активных тканях, предполагают, что они составляют определенный автоматический градиент сердца. Показано, что ритмическая активность потенциальных водителей ритма заторможена более высокой ритмикой синусного пейсмекера и при нормальной его активности не может появиться. Но при снижении и дезорганизации генераторной функции пейсмекера синусного узла ведущее значение приобретает атриовентрикулярная ритмика. Атриовентрикулярный ритм в той или иной форме может в этом случае интерферировать с синусным ритмом. Потенциальные ритмические образования обнаружены во всех автоматических сердцах, начиная с амфибий.

В отличие от автоматической миогенной ритмики сердец позвоночных животных у беспозвоночных организмов обнаружена

миогенная ритмика, которая по своему происхождению является реактивной.

Для возникновения и поддержания ритмической активности такое реактивно-ритмическое сердце нуждается в растяжении его стенок внутрисердечным давлением. В ходе экспериментов установлено, что ритмическая активность сердца моллюсков появляется после того, как внутрисердечное давление достигнет порогового уровня. Пороговое давление, с которого начинаются сокращения, составляет 5 мм вод. ст., а при давлении 37 мм ритмика исчезает. При этом частота сердцебиений нарастает пропорционально повышению давления. Удаление перфузата или снижение внутрисердечного давления ниже порогового уровня сопровождается прекращением сокращений. Эти данные показывают, что ритмика подобных сердец по своему происхождению представляет тонический ритмический ответ на действие стационарного раздражителя – внутрисердечное давление. Следовательно, природа этого ритма реактивная. Реактивная ритмика довольно широко распространена в природе и является основой активности всех миогенных сердец беспозвоночных. Сердцам с реактивной ритмикой свойственны примитивные черты функциональной организации, которые предопределены отсутствием спонтанно раздражающегося ведущего пункта – пейсмекера. Исходным пунктом возбуждения в таких сердцах может оказаться практически любой участок сердечной ткани, если он оказывается растянутым в большей мере, чем другие области миокарда. Вследствие этого распространение возбуждений по миокарду закономерно может меняться вплоть до противоположных направлений, что регистрируется на ЭКГ в виде противоположно направленных комплексов (М. Г. Удельнов, 1975). При отсутствии локализованного пейсмекера реактивно-ритмические сердца не имеют и проводящей системы. Поэтому, несмотря на массивность сократительного миокарда у некоторых моллюсков, их сердца не могут иметь столь высокую гемодинамическую активность, как автоматические сердца с их развитой проводящей системой.

Таким образом, сердца рыб, объединяя в себя свойства реактивных и некоторые черты автоматических сердец, занимают переходное положение между реактивно-ритмическими и автома-

тическими ритмическими сократительными аппаратами. Наличие переходных форм функциональной организации сердца, ее совершенствование указывает на то, что автоматизм сердца является следствием прогрессивной эволюции организмов. У реактивных сердец отсутствует и адаптивная нервная регуляция частоты сердечных сокращений. Такая функциональная организация не могла составить основу для эволюционного совершенствования сердца. В процессе эволюции возник и развился автоматический ритм и все с ним связанное.

Теории автоматии

Возможность генерировать ритмические возбуждения в равной мере свойственна и мышечной, и нервной структурам. Миогенный субстрат в качестве источника ритма установлен для сердца позвоночных и для большей части беспозвоночных. Однако среди беспозвоночных встречаются сердца и с нейрогенной автоматией, например, у мечехвоста, омара, королевского краба и ряда других беспозвоночных. У некоторых из этих объектов (мечехвост *Zimulus poliphemus*) удается отделить сердце от прилегающего к нему ганглия. Это ведет к остановке сердца. Ганглий же при обособлении от сердца продолжает генерировать импульсы с частотой, с которой сердце сокращалось до изоляции. Таким образом, окологердечный ганглий генерирует свою ритмику как автоматическое образование. Однако автоматически генерируют ритмику лишь некоторые сегменты ганглия сердца мечехвоста, состоящие из разнородных гигантских униполярных и мелких мультиполярных клеток, тесно связанных друг с другом. Генерация ритмических возбуждений только теми сегментами, которые состоят из разнородных клеток, показывает, что ритмогенная функция связана с клеточной гетерогенностью. Нервные пейсмейкеры у других животных тоже гетерогенны. Обнаружены также тесные синаптические и другие связи между клетками. Показано, что в образовании залпа крупных клеток большое значение имеет связь с мелкими клетками. Ганглиозные клетки образуют своеобразную мембранную колебательную цепь, что и обуславливает ритмику возбуждений. Полагают, что возможно электротониче-

ское взаимодействие через контакты клеток с разной величиной клеточных потенциалов и может быть эффективным средством возникновения возбуждения.

Научные основания для миогенной теории сердечного ритма высших животных были получены в процессе критического анализа основных положений нейрогенной теории, которая господствовала в свое время, а сейчас представляет лишь историю. Особое значение в обосновании концепции о миогенности ритма сердца позвоночных имели эмбриологические данные. В настоящее время известно, что в сердце цыпленка ритмика возникает на 28 часу насиживания, тогда как появление отдельных нервных элементов приурочено только к 72-му часу. У человеческого плода пульсации сердца обнаружены на 13–20 день, внутрисердечные ганглии появляются значительно позже.

Процесс становления ритмики в эмбриональном сердце показывает, что мышечная ткань как субстрат для пейсмекера имеет преимущества по сравнению с нервными структурами – возможными источниками ритмических возбуждений. Эти преимущества обусловлены тем, что мышечная ткань дифференцируется в более ранние сроки эмбриогенеза, чем нервная, и вследствие этого мышечный субстрат автоматии позволяет обеспечить формирование пейсмекера и ритмики сердца значительно раньше возможного его появления на нервной основе. Вместе с появлением пейсмекера предсердий создается координированная ритмическая последовательность сокращений отделов сердца, а вместе с ней и строго направленный кровоток внутри сердца и в сосудах, которые оформляются к тому времени. Ранняя ритмика сердца эмбриона необходима для развития плода из яйцеклетки с очень малым запасом пластического материала (млекопитающие). Возникающий кровоток устанавливает связь плода с организмом, от которого плод и получает все необходимое для своего развития. Направленный кровоток необходим и для развития эмбрионов из яиц с большим желтком, т. к. вещества желтка могут использоваться только с помощью направленного кровотока.

Координация деятельности отделов сердца, определение интервалов сокращения, адаптивные изменения в скоростях клеточных процессов, осуществляются в сердце с миогенной автомати-

ческой ритмикой на основе физиологических свойств, присущих клеточным и тканевым образованиям сердца. Такой принцип функциональной организации сердца и ее активной саморегуляции помимо экономичности отличается и высокой надежностью. Автоматическое регулирование свойств и скоростей клеточных процессов на миогенной основе облегчает и управление гемодинамической активностью сердца и экстракардиальной нервно-гуморальной системой. В середине 20 века миогенная теория получила подтверждение и при изучении клеточных потенциалов пейсмекерной ткани при изменениях ритма (Б. Гоффман, Э. Крейнфильд, 1952).

Регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы

Регуляция сосудистого тонуса и соответственно кровоснабжения органов и тканей осуществляется весьма сложно и на разных уровнях. Однако совершенно ясно, что нервная регуляция сердечно-сосудистой системы является наиболее мощным инструментом изменения кровообращения. Прямой нервный контроль гладкомышечных клеток сосудов, несомненно, высший по сравнению с влиянием на сосуды гуморальных веществ, содержащихся в крови. Этот контроль обеспечивает очень быструю и, если необходимо, совершенно локализованную регуляцию.

Следует отметить, что нервная регуляция сосудов возникает в процессе эволюции достаточно рано и в соответствии с усложнением всей системы кровообращения. Уже у костистых рыб в регуляции периферических сосудов участвуют холинэргические и адренергические механизмы. Ацетилхолин вызывает у костистых рыб сужение жаберных сосудов, адреналин расширяет их. У земноводных адреналин вызывает расширение легочных сосудов. Сопоставление реакций крупных артерий на катехоламины у рыб, амфибий и рептилий позволяет предполагать, что в процессе эволюции значение адренергической регуляции прогрессивно возрастало. Установлено, что у рыб, амфибий и рептилий в противоположность млекопитающим катехоламины не вызывают расширения системных сосудов, тогда как у млекопитающих

многие сосуды находятся лишь под адренергическим контролем. У рыб и амфибий немногие вены имеют адренергическую иннервацию, тогда как у рептилий, птиц и млекопитающих такая иннервация вен широко распространена. Расширяющее действие норадреналина на крупные сосуды наблюдается только у птиц и млекопитающих. Адреналин вызывает сужение большинства системных сосудов и у млекопитающих, и у рыб, расширяя коронарные сосуды у первых и жаберные – у вторых. Что касается холинергических влияний, то у рыб ацетилхолин, как правило, вызывает сужение большинства сосудов и повышает давление крови, у млекопитающих же он оказывает сосудорасширяющее действие и понижает давление.

Все сосудодвигательные реакции, направленные на изменение просвета сосудов, независимо от происхождения, в конечном итоге осуществляются через изменение активности гладкомышечных клеток среднего слоя стенки сосудов.

Не подлежит сомнению, что ацетилхолин и адреналин имеют в сосудах разные точки приложения в виде холинорецепторов и адренорецепторов. Применение веществ, избирательно выключающих эффекты определенных агентов (антагонисты), позволило функционально выделить и классифицировать основные рецепторы гладкомышечных клеток. Предполагается, что в сосудистых стенках, как и в других эффекторных тканях, существуют М- и Н-холинорецепторы и α - и β -адренорецепторы. Согласно концепции Алквиста, α -адренорецепторы, реагируя в сосудистых гладких мышцах с катехоламинами, приводят к сужению сосудов. Те же α -адренорецепторы в клетках других органов, получающих симпатическую иннервацию, реагируя с катехоламинами, обуславливают сокращения гладких мышц селезенки, матки, пиломоторов; β -адренорецепторы, реагируя с катехоламинами, вызывают расслабление сосудистой мускулатуры гладких мышц бронхов, матки и др., а также положительный хроно- и инотропный эффекты на сердце. Показано также, что, кроме адренорецепторов и холинорецепторов, есть еще гистаминорецепторы и триптаминорецепторы.

Так, можно сказать, что в сосудистых мышцах, видимо, имеются разные «точки приложения» для групп воздействующих на

них веществ. Во всех случаях необходимо иметь в виду, что, помимо точки приложения, с которой начинается (не обязательно на мембране) реагирование на раздражение, существуют, вероятно, и разные внутриклеточные пути осуществления активации сократительного субстрата гладких мышц сосудов.

Таким образом, эволюция циркуляторных механизмов шла по нескольким параллельным путям, но все они вели к тому, чтобы обеспечить более эффективное выполнение транспортных функций, направленных на сохранение гомеостаза при изменяющихся условиях окружающей среды.

Глава 4. Механизмы регуляции водно-солевого обмена

Водный обмен организма со средой включает два противоположных процесса: поступление воды и солей в организм и отдачу их организмом во внешнюю среду. Пути поступления воды в организм животных разнообразны:

- в виде питья – этот путь необходим для многих даже водных животных,
- с пищей – для некоторых наземных животных даже важнее, чем питье;
- через покровы тела;
- через специализированные участки тканей, проницаемые для воды (жабры).

Условия обеспеченности животных водой значительно колеблются. В связи с этим у них в процессе эволюции возникли различные эколого-физиологические адаптации к потреблению воды.

Определение понятий «осмоконформизм», «осморегуляция», «пойкилоосмотичность» и «гомойоосмотичность»

Водный обмен теснейшим образом связан с обменом солей. Определенный набор солей (ионов) представляет собой необходимое условие для нормального функционирования организма, т. к. соли входят в состав многих тканей, играя важную роль в обменных механизмах клеток. Ионный состав жидкостей тела даже у наземных животных качественно сходен с составом морской воды, что, вероятно, связано с формированием жизни в морской среде. Однако количественное содержание различных ионов в теле даже у морских животных может отличаться от соотношения их в окружающей среде. Это объясняется способностью организмов избирательно извлекать из среды и задерживать в своем теле определенные соли. У некоторых животных они идут на построение скелета, раковин и иных «инертных» образований, другие циркулируют в составе жидкостей тела. Ионы некоторых солей, напротив, активно выводятся из организма.

Изменение количества как воды, так и солей нарушает осмотические процессы и ионное равновесие, поэтому в организме животных, обитающих в разных средах жизни, постоянно идет регулирование концентрации и ионного состава жидкостей и тканей тела. Для гидробионтов поддержание водно-солевого обмена имеет особо важное значение, т. к. у них осмотические процессы осуществляются не только на тканевом, но и на организменном уровне с окружающей их водной средой.

Следует различать ионную регуляцию в организме, связанную с поддержанием состава и количественного соотношения различных ионов в жидкостях тела, и регуляцию осмотического давления, которое не связано с этими показателями, а определяется суммой растворенных частиц. Ионная регуляция свойственна практически всем животным, осмотическая же регуляция может отсутствовать. Организмы, не обладающие механизмами осморегуляции, принято называть осмоконформерами. У таких животных осмотическое давление внутренней среды не является постоянным, а изменяется вслед за осмотическим давлением

внешней среды, вследствие чего эти животные являются пойкилоосмотическими (poikilos – греческое, разнообразный). Животных, способных к активной регуляции осмотического давления, называют осморегуляторами. Они поддерживают относительное постоянство этого параметра внутренней среды независимо от окружающей воды и являются гомойоосмотическими (homoio – греческое, одинаковый, подобный, сходный).

К первой группе, т. е. пойкилоосмотических организмов, относятся первичноводные морские беспозвоночные животные. Осмотическое давление жидкостей их тела практически равно таковому морской воды и изменяется вместе с изменением ее солености. Таких животных называют изотоничными (isos – латинское, равный). Нескольким немногим группам животных, в частности, кишечнополостным и иглокожим свойственна абсолютная изотоничность. Изотоничные животные способны переносить некоторые изменения солености среды, что определяется рядом адаптаций, главным образом механизмами клеточной устойчивости к обводнению и дегидратации. Диапазон устойчивости таких организмов к перепадам солености обычно не очень велик, т. е. они являются стеногалинными животными (steno – латинское, узкий). В связи с этим изотонические осмоконформеры распространены, как правило, в морских водоемах с относительно устойчивой соленостью.

У большинства же беспозвоночных животных отмечается некоторое превышение осмотического давления жидкостей тела, т. е. гипертоничность организма по отношению к среде обитания, что обеспечивает постоянный приток воды в организм в пределах, легко уравниваемых процессами выделения.

Ко второй группе относятся беспозвоночные – осморегуляторы, которые могут жить в условиях большего диапазона солености среды, что обеспечивается механизмами активной регуляции осмотического давления внутренней среды. Таких животных называют эвригалинными (ievgi – латинское, широкий). Механизмы осморегуляции у беспозвоночных животных различны и включают: изменение проницаемости клеточных мембран для воды; активный перенос ионов во внутриклеточную среду и из неё, который идет с затратами энергии; изменение внутриклеточной

концентрации свободных аминокислот. Последние два процесса идут в направлении, уравнивающем суммарное осмотическое давление в клетке с давлением в окружающей среде.

У позвоночных гидробионтов механизмы осморегуляции отличаются в зависимости от пресноводного или морского образа жизни.

Пресноводная осморегуляция

Концентрация солей в пресной воде колеблется в пределах 0 – 0,5‰, а в среднем – 0,2‰. У пресноводных животных осмотическое давление жидкостей внутренней среды обычно несколько ниже, чем у морских форм, но все же выше, чем в окружающей воде, т. е. пресноводные животные всегда гипертоничны по отношению к среде. Благодаря этому вода осмотическим путем поступает внутрь организма. Хотя у многих пресноводных животных различные покровные образования затрудняют проникновение воды через кожу (панцири, чешуи и т. п.), полная изоляция организма от осмотического поступления воды невозможна, поскольку, по меньшей мере, эпителий органов дыхания и слизистой кишечника неизбежно контактирует с водой. Это вызывает необходимость специальных адаптаций, направленных на выведение из организма избытка воды. В основном такие адаптации связаны с функцией выделительной системы.

Хорошим примером развития подобных осморегуляторных приспособлений могут быть первичноводные позвоночные животные, в частности, круглоротые и рыбы. Предки их были морскими животными, но собственно позвоночные (подтип Vertebrata) эволюционно формировались как обитатели пресных вод. Наиболее эффективной адаптацией к обитанию их в гипотонической среде является образование почки. Почка водных позвоночных с самого начала формировалась не только как орган выделения, но и как орган осморегуляции.

В индивидуальном развитии первичноводных позвоночных сменяется два типа структуры почки. Вначале развивается так называемая головная почка (предпочка – pronephros). Она состоит

из большого числа канальцев (нефронов), каждый из которых открывается в полость тела воронкой, снабженной ресничками.

Движения ресничек вызывают ток жидкости из полости тела внутрь канальца и далее, через общий проток, наружу. Канальцы предпочки выстланы железистым эпителием и несут экскреторную функцию. Предпочка функционирует только как зародышевый орган. У взрослых форм развивается новая серия нефронов, образующих туловищную почку (*mesonephros*). Внутреннее строение туловищной почки отличается от такового головной почки в первую очередь тем, что в начальной части нефронов, вблизи воронки, стенки канальца образуют выпячивание (боуменова капсула), внутри которого развивается клубочек кровеносных капилляров (гломерулулус). Боуменова капсула с гломерулулусом называется мальпигиевым тельцем. Здесь и происходит образование первичной мочи: в клубочке силой кровяного давления жидкая часть плазмы крови вытесняется из капилляров в просвет боуменовой капсулы, откуда попадает в извитой каналец нефрона. В состав этой жидкости (первичная моча) входит не только вода, но и растворенные в ней вещества, частицы которых могут проникнуть сквозь стенки капилляра (ионы солей, молекулы сахаров, мочевины, мочевиная кислота и др.). Практически лишь белки, молекула которых слишком крупна, не попадают в состав первичной мочи. Процесс образования первичной мочи нередко называют ультрафильтрацией. Далее идет процесс образования вторичной (конечной) мочи: в извитом канальце нефрона, который оплетен сетью кровеносных капилляров, происходит обратное всасывание солей, сахара и ряда других веществ в кровяное русло. В результате образуется вторичная моча, которая гипотонична по отношению к плазме крови.

В целом клубочковая система почки функционирует по фильтрационно-реабсорбционному типу, выделяя гипотоническую мочу, что вполне соответствует принципам осморегуляции в пресной воде. Сформировавшаяся у рыб гломерулярная почка, т. е. имеющая клубочковую систему, является главной морфологической основой интенсивной фильтрации и выведения воды из организма. Благодаря клубочкам пресноводные рыбы выводят очень большое количество слабokonцентрированной мочи (см. табл. 2).

Таблица 2

**Суточное количество мочи (мл/кг веса тела),
выделяемое различными водными позвоночным**

<i>Виды</i>	<i>Количество мочи</i>
<i>Пресноводные</i>	
Круглоротые (речная минога)	362
Хрящевые рыбы (пила-рыба)	250
Костно-хрящевые (панцирная щука)	19
Костистые рыбы	50–326
<i>Морские</i>	
Круглоротые (морская минога)	159
Хрящевые рыбы (акулы)	2–49
Костистые рыбы	0,4–23

Постоянство осмотического давления внутренней среды определяется не только выведением избытка воды. Организм постоянно теряет часть солей в составе мочи, экскрементов, а также в результате диффузии через кожу.

Восстановление необходимых солей происходит с пищей и через жаберный эпителий, специализированные клетки которого способны к активной абсорбции солей из окружающей воды.

Таким образом, в целом принцип осморегуляции пресноводных рыб сводится к следующему: вода поступает в организм осмотическим путем через жабры и слизистую пищеварительного тракта, а избыток ее выводится через почки. Активного питья воды не происходит. Соли поступают с пищей и через жабры, потеря их идет с мочой, экскрементами и частично через кожу.

Фильтрационно-реабсорбционная функция почек, также как и абсорбционная активность жаберного эпителия, зависят от соотношения осмотических давлений воды и жидкостей организма. Это позволяет пресноводным рыбам осваивать водоемы с некоторой степенью осолонения, и, таким образом, экологические возможности отдельных видов расширяются.

Аналогично осуществляется пресноводная осморегуляция и у беспозвоночных животных: у них также основная функция выведения воды принадлежит выделительной системе; при этом изменение солености внешней среды адекватно изменяет уровень выделительной функции:

Концентрация NaCl, %	0	2,5	5,0	7,5	10,0
Выведение H ₂ O, в объемах тела за час у парамеции	4,8	2,82	1,38	1,08	0,16

Неизбежные потери солей с мочой и экскрементами в этом случае также компенсируются захватом ионов из окружающей воды. У некоторых животных этот процесс идет через всю поверхность тела, но главную роль играют жабры и аналогичные образования. В частности, показано, что «анальные жабры» личинок ряда видов насекомых в первую очередь служат органом осморегуляции, возможно вообще не участвуя в дыхании.

Таким образом, все пресноводные животные, в отличие от морских беспозвоночных, гомойоосмотичны. Поддержанию относительного постоянства солености внутренней среды способствуют активные процессы осморегуляции, поэтому большинство пресноводных форм может обитать и в солоноватоводных водоемах с соленостью 0,5–30 ‰.

Механизмы осморегуляции у морских организмов

Эти механизмы осуществляются иначе, т. к. условия водно-солевого обмена в морской воде сильно отличаются от таковых в пресной воде. Соленость океанических вод составляет 30–40‰. Морское животное оказывается гипотоничным по отношению к среде, что вызывает постоянный отток воды из организма и создает угрозу его обезвоживания. Приспособления к осморегуляции в таких условиях направлены на сохранение воды в теле, поэтому **основной механизм адаптации – это снижение уровня почечной фильтрации**. Он развивался на основе пресноводного принципа строения почки за счет:

- снижения функциональной активности клубочковой системы, когда значительная часть клубочков вообще не участвует в фильтрации;

- за счет уменьшения размеров клубочков, а нередко и их числа;

- в связи с полной утратой клубочков, когда почка становится агломерулярной (встречается у ряда антарктических видов рыб). Кроме того, у морских обитателей в отличие от пресноводных рыб происходит **обратное всасывание воды из канальцевой мочи в почечных канальцах**.

Еще один механизм, компенсирующий осмотические потери воды, – это питье. Морские рыбы регулярно пьют воду. Если прекратить поступление воды через кишечник, то рыба быстро начинает терять вес и погибает при потере 12–20% веса. Например, лосось в пресной воде не пьет, а в морской поглощает 129 мл воды на 1 кг в сутки, при этом 80% выпитой воды абсорбируется в кишечнике. Интенсивно всасывается вода и в мочевом пузыре костистых рыб, стенки которого обладают высокой осмотической проницаемостью.

Вместе с водой животное получает большое количество солей. Избыток солей выводится через почки. Помимо почек, выведение солей происходит через кишечник, где идет интенсивное всасывание воды и в то же время концентрирование солей и последующее удаление их с фекалиями. Это относится, главным образом, к двухвалентным ионам, тогда как хлористый натрий активно абсорбируется, создавая в слизистой оболочке градиент концентраций, вследствие которого и происходит перенос воды через стенку кишечника. Большую роль в выведении избытка солей играют жабры. Если двухвалентные ионы в значительном количестве выводятся через почки и пищеварительный тракт, то одновалентные, главным образом Na^+ и Cl^- , экскретируются почти исключительно через жабры, выполняющие у рыб двойную функцию – дыхания и выделения. В жаберном эпителии есть особые крупные бокаловидные клетки, содержащие большое число митохондрий и хорошо развитый эндоплазматический ретикулум. Эти «хлоридные» клетки расположены в первичных жаберных лепестках и в отличие от дыхательных клеток связаны с сосудами венозной системы. Перенос ионов через жаберный эпителий имеет характер активного транспорта и идет с затратой энергии. Стимулом экскреторной деятельности хлоридных кле-

ток является повышение осмолярности крови. Участие жабр в активном транспорте одновалентных ионов характерно не только для костистых рыб, но и для миног, акулловых рыб, хрящевых и костных ганоидов (костно-хрящевых рыб). Кроме того, как и у пресноводных рыб, хлористый натрий абсорбируется в мочевом пузыре и избыток его выводится с мочой.

В результате этих процессов морские рыбы выделяют сравнительно небольшое количество мочи, осмотическая концентрация которой почти равна (лишь немного ниже) таковой плазмы крови.

В целом схему осморегуляции морских костистых рыб можно представить следующим образом. Гипертоничность внешней среды обуславливает постоянные осмотические потери воды (в основном через жабры), которые восполняются путем питья. Избыток получаемых при этом солей выводится через почки и с фекалиями (главным образом двухвалентные ионы), а также активно экскретируется особыми клетками жаберного эпителия (в основном Na^+ и Cl^-). Функционирование механизмов осморегуляции поддерживает осмотическое давление внутренней среды на относительно постоянном уровне, гипотоническом по отношению к внешней среде.

Осморегуляция у хрящевых рыб

Хрящевые рыбы приспособились к обитанию в морской среде совершенно иным путем. Концентрация солей в их крови близка к таковой у костистых рыб и ниже, чем концентрация их в морской воде. Однако осмотическое давление жидкостей тела у этих рыб практически равно осмотическому давлению морской воды (изоосмотичность), лишь слегка превышая его. Достигается это тем, что в почечных канальцах хрящевых рыб активно реабсорбируется мочевины, 70–99% которой возвращается в кровь, повышая ее суммарное осмотическое давление. Проницаемость жабр для мочевины у хрящевых рыб в отличие от костистых понижена, и избыток мочевины выводится практически только через почки. Помимо мочевины, в крови хрящевых рыб накапливается значительное количество триметиламинооксида (ТМАО),

также обладающего высокой осмотической активностью. ТМАО содержится в жидкостях тела многих морских организмов, но у акул рыб его концентрация особенно велика. Так, если у морских костистых рыб содержание ТМАО в крови составляет 25–460 мг %, то у акул оно достигает 250–1430 мг %. До сих пор не ясно, продуцируется ли это вещество в организме или поступает в него с пищей. На снижение солености среды хрящевые рыбы реагируют уменьшением реабсорбции мочевины и усилением выведения ее (и ТМАО) с мочой. Благодаря этим регуляторным процессам акул рыбы (по крайней мере, некоторые виды) выдерживают большие колебания солености среды, появляясь даже в пресных водах. Относительно немногие пресноводные скаты, имея клубочковую (гломерулярную) почку, осуществляют осморегуляцию, подобную костистым пресноводным рыбам. Хотя содержание мочевины в крови у них выше, чем у костистых рыб, все же оно значительно меньше, чем у морских форм; реабсорбция мочевины в почечных канальцах практически отсутствует, жабры способны поглощать ионы натрия и хлора из окружающей среды.

Изоосмотичность морских пластиножаберных рыб не означает отсутствия ионной регуляции. Напротив, содержание солей в составе внутренней жидкой среды поддерживается на довольно постоянном уровне. Количество хлористого натрия в крови акул и скатов почти в два раза ниже, чем в морской воде, благодаря интенсивной диффузии через жабры и несмотря на постоянный приток этих ионов с пищей. Часть избыточных солей выводится с мочой, на что указывает нарастание концентрации ионов калия, кальция, магния и некоторых других в проксимальных сегментах нефронов. Некоторое количество избытка ионов натрия выводится хлоридными клетками жабр, но главную роль в экскреции хлористого натрия, видимо, играет ректальная железа – пальцеобразный вырост, соединенный протоком с клоакой. Показано, что до 75% выводимого из организма хлористого натрия экскретируется именно ректальной железой.

Поскольку внутренняя среда организма хрящевых рыб слегка гипертонична по сравнению с морской водой, происходит осмотический приток воды в организм, который обеспечивает потреб-

ности мочеобразования и секреции ректальной железы. В связи с постоянным умеренным поступлением воды в организм акул рыбы, в отличие от костистых, не пьют морскую воду.

Аналогичный хрящевым рыбам тип осморегуляции обнаружен у единственного современного вида кистеперых рыб *Latimeria chalumnae*, ведущего морской образ жизни. Благодаря высокому (сравнимому с акулами) содержанию в крови мочевины (355 ммоль/л) и ТМАО (более 100 ммоль/л) общая осмотическая концентрация плазмы крови латимерии близка к осмотической концентрации вод Индийского океана. Сходство с хрящевыми рыбами дополняется наличием у латимерии ректальной железы.

Значительное количество мочевины синтезируется и задерживается в крови у двоякодышащих рыб.

У осетровых рыб в морской воде также увеличивается содержание осмотически активных веществ сыворотки крови, что ведет к выравниванию осмотического давления крови и окружающей среды. При этом в отличие от акул у ряда осетровых колеблется и содержание солей, в частности хлористого натрия. Создается впечатление, что осморегуляция у осетровых рыб происходит по типу, промежуточному между осморегуляцией хрящевых и костистых рыб.

Типичные морские формы круглоротых – миксины – характеризуются тем, что жидкости их тела изотоничны морской воде. У этих животных более 99% осмотического давления внутренней среды определяется неорганическими ионами, концентрация которых быстро выравнивается с таковой окружающей среды (чаще слегка превышая его, как у акул). Нередко это обстоятельство рассматривают как показатель пойкилоосмотичности миксин. Однако исследования показывают, что миксины интенсивно реабсорбируют натрий в почечных канальцах и отвечают активацией гипоталамо-гипофизарной системы при искусственной осмотической стимуляции гиперосмотическим раствором.

Другие представители круглоротых – миноги – также обладают активной осморегуляцией. Как пресноводные, так и морские виды имеют клубочковую почку. Концентрация солей в их теле ниже, чем в морской воде. Механизмы осморегуляции миног в принципе такие же, как у костистых рыб.

Таким образом, активная осморегуляция обеспечивает как приспособления принципиального характера (регуляция в пресной или морской воде), так и лабильные адаптивные реакции на изменение градиента солености между организмом и внешней средой. Это в значительной мере расширяет экологические возможности активных осморегуляторов.

Физиологический контроль осморегуляции

Интенсивность функций осморегуляторных механизмов стимулируется динамикой осмотического давления внутренней среды. У рыб регуляция этих процессов осуществляется комплексом реакций. Наибольшее значение в ходе эволюции приобрели нервно-гуморальные механизмы системы **гипоталамус – гипофиз – интерреналовая ткань**. Гипоталамус представляет собой структуру промежуточного мозга ЦНС. В гипоталамусе сигналы с осморцепторов трансформируются в адаптивные реакции организма. Наиболее прямая форма адаптивного ответа заключается в том, что в ответ на осмотическую стимуляцию гипоталамус вырабатывает нейросекреты, которые по аксонам переносятся в заднюю долю гипофиза (нейрогипофиз), откуда в виде гормонов поступают в кровь. У рыб в нейрогипофизе продуцируются гормоны аргинин-вазотоцин (АВТ), изотоцин (ИТ), окситоцин (ОТ) и вазопрессин (ВП). Первые три гормона в низких дозах (до 1 нг/кг) действуют в пресной воде как антидиуретики, а в морской воде их влияние на диурез не проявляется или проявляется в виде слабой стимуляции мочеотделения. В высоких же дозах (более 10 нг/кг) все эти гормоны повышают диурез. Вазопрессин до недавнего времени у низших позвоночных не обнаруживался и считался гормоном, специфичным для млекопитающих. Недавно его обнаружили у рыб. Было установлено, что этот гормон обладает диуретическим действием, причем в пресной воде он подавляет антидиуретический эффект АВТ, ИТ и ОТ. Все нейрогипофизарные гормоны влияют на диурез, воздействуя на интенсивность клубочковой фильтрации.

Другая форма влияния гипоталамуса на водно-солевой обмен заключается в стимуляции эндокринной деятельности передней

доли гипофиза (аденогипофиз). Проникающие в аденогипофиз нейросекреты гипоталамуса стимулируют определенные группы клеток, продуцирующих гормоны. Наибольшее значение в осморегуляции имеют пролактин и адренкортикотропный гормон (АКТГ). Проллактин играет ведущую роль в пресноводной осморегуляции, поэтому он секретируется у пресноводных рыб в большем количестве, чем у морских. В морской воде пролактин определяет уменьшение размера почечных клубочков (в пресной – увеличение их), а также выступает как антагонист кортизола (см. ниже) в регуляции абсорбции воды и ионов хлористого натрия в кишечном тракте. Стимуляция других клеток аденогипофиза влечет за собой увеличение секреции АКТГ, который в свою очередь повышает активность интерреналовой ткани (гомолог коры надпочечников высших позвоночных животных). Клетки интерреналовой ткани выделяют ряд кортикостероидов (не менее шести) и их производных, принимающих непосредственное участие в регуляции водно-солевого обмена. Наиболее важное значение играет кортизол, в меньшей степени – альдостерон. Система АКТГ – кортизол считается главным фактором приспособления рыб к осморегуляции в морской воде.

Определенную роль в регуляции водно-солевого обмена у рыб играют **гормоны**, выделяемые клетками **хромаффиновой ткани**, особенно адреналин (эпинефрин). Адреналин увеличивает проницаемость жаберного эпителия для воды, одновременно снижая выведение хлоридов и натрия через жабры.

В почках лучеперых рыб обнаруживаются отдельные группы железистых клеток, заключенные в соединительнотканые капсулы – **тельца Станниуса**, которые участвуют в регуляции обмена кальция.

Кроме гипоталамо-гипофизарной системы, для рыб характерна еще **каудальная нейросекреторная система**. Она находится в заднем отделе спинного мозга, где расположены нейросекреторные клетки, отростки которых оканчиваются в его брюшной части. Участок спинного мозга, в котором происходит накопление секрета и последующее выведение его в кровь, носит название урофиза (или нейрофиза). У костистых рыб урофиз вычленяется морфологически в виде вентрального выроста спинно-

го мозга. У хрящевых и осетровых рыб он морфологически не выражен, однако система нейросекреторных клеток имеется и у них. Структурная организация урофиза и нейрогипофиза сходны. Функции каудальной нейросекреторной системы, видимо, многообразны и изучены не полно. Показано, что урофиз влияет на уровень ионов натрия, магния и хлора в плазме крови.

Механизмы регуляции водно-солевого обмена у рыб находятся в сложном взаимодействии, что определяет возможность лабильного изменения осморегуляторных процессов в зависимости от динамики внешних условий и внутреннего состояния организма. Адаптивные возможности проявляются у разных видов неодинаково, как правило, в соответствии с особенностями среды их обитания и образа жизни. Так, рыбы, живущие в приливно-отливной зоне, систематически подвергаются колебаниям солености среды и соответственно быстро и совершенно регулируют свой водно-солевой обмен. Разные виды бычков р. *Cortus* показывают различную способность к ионному и осмотическому обмену, что связано с их биологией.

Замечательным примером широкой приспособляемости к солевому режиму водоемов служат так называемые проходные формы круглоротых (миноги) и рыб. При миграциях из моря в реки (или наоборот) механизмы осморегуляции у этих животных полярно преобразуются (смена гипо- и гипертонического состояния организма), что основано на пресноводном типе структуры почек у всех водных позвоночных. У молоди лососевых рыб процесс подготовки к смене типа осморегуляции начинается еще в реке: увеличивается концентрация осмотически активных веществ в плазме крови, возрастает число хлоридных клеток в жабрах и их ферментативная активность и т. д. Все это повышает устойчивость к возрастающей солености воды при выходе в море. У взрослых особей, напротив, при миграциях к устьям рек перестройки носят обратный характер, что позволяет им подняться вверх по течению на места нереста. Все эти изменения стимулируются нейроэндокринными механизмами, рассмотренными выше.

В целом сложная система осморегулирующих механизмов определяет как общую адаптацию водных животных к жизни в

водоемах определенного типа, так и приспособления к использованию различных экологических ниш в каждом варианте водной среды, в том числе и возможность обитания в условиях неустойчивой (эстуарии крупных рек, приливно-отливные зоны и пр.) или резко отличающейся солености.

Глава 5. Питание животных

Пищевые потребности животных

Все животные нуждаются в пище. Питание – один из важнейших компонентов общего обмена веществ и энергии организма с окружающей средой. Потребность в пище вызвана в основном двумя причинами: пища нужна как источник энергии для поддержания жизни и осуществления функций организма, а также как материал для построения и обновления его клеточных структур и метаболического аппарата. В этом состоит биологическое значение питания в наиболее общем виде. Все животные являются гетеротрофными организмами, т. е. используют в качестве источников энергии и строительных материалов химические соединения.

Пищевые потребности животных удовлетворяются за счет трех категорий питательных веществ, необходимых организму в различных количествах. Первую категорию составляют белки, жиры и углеводы, которые служат источником энергии и должны поступать в количестве, достаточном для обеспечения энергией процессов роста и жизнедеятельности (примерно несколько граммов на 1 кг веса тела в сутки). Во вторую группу входят вещества типа аминокислот и пуринов, потребность в которых составляет несколько миллиграммов в день; эти вещества поступают извне или синтезируются самим животным. Третью категорию составляют специфические вещества – витамины, коферины, потребность в которых несколько микрограммов на 1 кг веса тела в сутки.

Процесс питания в физиологическом смысле складывается из двух составляющих: 1) отыскание, добывание и поглощение пи-

щи – кормление – процесс эколого-физиологический. Он связан с разнообразными морфологическими приспособлениями и особенностями поведения животных, зависящими от обилия, распределения и биологических свойств пищи; 2) химическая переработка – пищеварение – процесс чисто физиологический.

Пищеварение представляет собой совокупность процессов, обеспечивающих ферментативное расщепление (чаще всего путем гидролиза) сложных полимерных пищевых веществ на простые составные части, в основном мономеры, которые становятся доступными организму (И. М. Уголев, 1967). Исходя из сути понятия пищеварения, многообразие форм и особенностей биологии пищевых объектов для процесса пищеварения не играет существенной роли; при переваривании пищи имеет значение лишь ее химический состав. Это обстоятельство, а также чрезвычайная биологическая значимость пищеварения привели к тому, что основные принципы его сформировались в эволюции животных очень рано. В результате общий характер строения пищеварительной системы и ее функций в разных классах позвоночных животных оказался весьма сходным, различаясь лишь в деталях. Что же касается физиологии и биохимии пищеварения, то они еще более сходны: структура и функции ферментов, способы расщепления главных химических компонентов пищи практически однотипны у всех животных.

Потребительские качества пищи

Пищевые адаптации животных, с одной стороны, направлены на добывание корма нужного качества, т. е. обуславливают выборочность (элективность) питания, а с другой – обеспечивают определенный уровень интенсивности питания, т. е. добывание корма в нужных количествах и достаточно высокую степень его переваривания. Что же составляет пищу гетеротрофных гидробионтов? Какими качествами она должна обладать, чтобы отвечать требованиям потребителя? Уточним, что пищу животных составляют живые или мертвые организмы, а также продукты их распада и жизнедеятельности. Пища должна быть: 1) полноценной по химическому составу, т. е. содержать все элементы и не-

заменяемые соединения, в которых нуждается потребитель; 2) перевариваемой с помощью соответствующих ферментов, т. е. такой, чтобы организм мог усваивать находящиеся в нем химические вещества; 3) доступной для потребителя. Недоступность кормовых объектов в одних случаях обусловлена трудностью их обнаружения, а в других – их вооруженностью, быстротой движения или другими свойствами; 4) энергетически выгодной, в связи с чем важно не только суммарное количество пищи, но и степень его агрегированности. Например, в Рыбинском водохранилище количество доступного корма для рыб – бентофагов достаточно, но он распределен так дисперсно, что не может полностью обеспечить пищевые потребности рыб.

Оценка трофической обстановки

Для оценки трофической обстановки в водоемах обычно используют понятия: кормовые ресурсы, кормовая база, кормность и обеспеченность кормом. **Кормовые ресурсы** – это вся совокупность организмов, продуктов их распада и других органических веществ, представляющих пищу гидробионтов. Живое органическое вещество (хотя его во много раз меньше, чем неживого), играет ведущую роль в питании гидробионтов. В основном оно представлено организмами нектона, планктона и бентоса. Количество нектона составляет 1 млрд т, бактерио- и зоопланктона – соответственно 70 млн т и 22,5 млрд т, фито- и зообентоса – 0,2 и 10 млрд т. Особенно велика роль микроскопических водорослей и бактерий, обладающих исключительно высокими темпами размножения и воспроизводства биомассы. Годовой урожай водорослей в Мировом океане достигает около 600 млрд т. Продукция бактерий в Рыбинском водохранилище – 3–6 г/м² в сутки. Принимая во внимание грандиозность продукции бактерий в гидросфере и их высокую усвояемость, можно считать этот компонент одним из основных в кормовых ресурсах водных животных. **Кормовая база** – это совокупность пищевых компонентов, используемых в той или иной степени, той или иной группой гидробионтов. Это часть кормовых ресурсов дан-

ного водоема или его части (например, кормовая база рыб реки Волги, кормовая база осетровых в Северном Каспии и т. д.).

Среди гетеротрофов различают фаготрофов, поедающих живые организмы или частицы органического вещества, и сапротрофов (осмотрофов), которые в основном питаются осмотическим путем, поглощая продукты разложения органических веществ и метаболиты других организмов. Сапротрофность наиболее характерна для грибов и гетеротрофных бактерий, но в той или иной мере осмотическое питание свойственно почти всем гидробионтам, начиная от представителей разных классов беспозвоночных, а также рыбам и амфибиям, особенно на ранних стадиях развития. **Кормность** водоемов оценивается количеством пищевых компонентов, используемых потребителями, т. е. представляет собой утилизируемую часть кормовой базы. **Обеспеченность кормом** (пищей) – отношение количества пищи, потребляемой популяцией вида в данном водоеме, к количеству, нужному для полного удовлетворения пищевых потребностей.

Характеризуя кормность и обеспеченность пищей, нужно иметь в виду такое сложное биологическое явление, когда потребляющие животные и потребляемые организмы связаны не простой количественной связью, а взаимными противоречивыми отношениями добывания и избегания. Такие отношения проявляются в разнообразных формах адаптаций, филогенетически выработавшихся у каждой стороны. Поведение потребителей корма складывается на основе адаптаций, направленных на овладение своей жертвой и одновременное сохранение себя от уничтожения хищниками. Создается своеобразная трехкомпонентная система – триотроф (Мантейфель, 1961), в которой пищевые отношения и поведение участников системы взаимосвязаны и взаимообусловлены. Если у потребителей живых организмов в процессе эволюции вырабатывались всевозможные адаптации к захвату добычи, то у организмов, используемых в пищу, появлялись и совершенствовались приспособления, снижающие их выедание. К ним, в частности, относятся маскировка, укрытие, конституциональная защищенность. **Маскировка** достигается приобретением сходства с окраской окружающей среды, дезинформацией о форме и положении тела, мимикрией, развитием

прозрачности и т. п. Как средство маскировки для гидробионтов особенно характерна прозрачность, свойственная пелагическим личинкам большинства моллюсков, ракообразных, кишечнополостных, полихет, рыб. **Укрытие** обеспечивается заглублением в субстраты, использованием в качестве убежища пустых раковин, построением домиков, обитанием под защитой других организмов. **Конституциональная защищенность** (защита) обеспечивается большими размерами тела, крепкостью и вооруженностью покровов, несъедобностью тканей, быстротой движения. Лишь очень немногие животные поедают иглокожих, имеющих крепкий панцирь и снабженных большим количеством игл, к тому же нередко ядовитых. Из-за острого специфического запаха почти не употребляются в пищу губки. Ядовиты для многих гидробионтов нематоцисты актиний и щупальца сифонофоры *Physalia*.

В подавляющем большинстве случаев питание животных носит экзогенный характер и гораздо реже эндогенный. Экзогенное питание происходит за счет веществ, поступающих в организм из внешней среды – это основная форма питания. Эндогенное питание происходит за счет использования питательных веществ самого организма. Для личинок многих беспозвоночных и рыб характерно смешанное питание, при котором в течение определенного времени молодь питается остатком желтка и путем захвата корма извне.

При экзогенном питании гидробионтов добывание корма осуществляется по-разному: путем дифференцированного или недифференцированного захвата. **Дифференцированный захват пищевых объектов** осуществляется по отношению к сравнительно крупным организмам, которые подвергаются индивидуальной апробации. Тактика захвата таких кормовых объектов определяется их специфическими качествами. Дифференцированный захват пищи проявляется в форме: 1) пастьбы (наблюдается при питании крупными растениями и малоподвижными животными у иглокожих, рыб, черепах, ракообразных) и 2) охоты, что имеет место в отношении крупной подвижной добычи, которая по своим размерам иногда мало уступает хищнику (у кашалотов, акул, кальмаров, осьминогов). **При недифференцированном захвате** кормовые объекты представляют собой относительно мел-

кие пищевые частицы, заглатываемые целыми скоплениями, и тактика заглатывания их строится в отношении этих скоплений. Недифференцированный захват наблюдается у животных, заглатывающих грунт, собирающих детрит на дне или соскабливающих обрастания водорослями и бактериями (у сипункулид, полихет, морских звезд и многих двустворчатых и брюхоногих моллюсков). В толще воды этот вид захвата проявляется в форме фильтрации (у ручейника) и седиментации пищевой взвеси (у простейших, губок, червей, моллюсков).

Спектры питания и пищевая элективность

При экзогенном питании большое экологическое значение имеют спектр питания и пищевая элективность организма. **Спектр питания** – это компонентный состав пищи, который, с одной стороны, характеризуется определенным ассортиментом потребляемых кормов, а с другой – той пропорцией, в какой они представлены количественно. Спектры питания животных весьма изменчивы и определяются сменой пищевых потребностей растущих организмов, а также вариабельностью кормовой базы во времени и пространстве. В соответствии с этим различают возрастные, локальные, сезонные и другие изменения спектров питания. При любых спектрах питания животные проявляют пищевую элективность или избирательность в отношении корма. **Пищевая элективность** определяется, с одной стороны, пищевой ценностью кормов, а с другой – степенью их доступности и пищевой активностью потребителя.

По степени разнообразия потребляемой пищи среди животных различают **эврифагов** (полифагов), которые питаются многими объектами, и **стенофагов**, живущих за счет небольшого ассортимента кормов. При стенофагии питание более специализированно, поэтому более экономично в смысле усвоения кормов и энергетических затрат на их добывание. С расширением спектра питания за счет потребления экологически разных пищевых объектов КПД их утилизации снижается.

В зависимости от значимости пищи для гидробионтов среди них различают грунтоедов, детритофагов, зоофагов и фитозоофа-

гов. По значению в питании различают пищу основную, которой преимущественно наполнен кишечник потребителя; второстепенную – встречается постоянно, но в небольшом количестве; случайную – поедаемую редко и в малых количествах. Спектр питания не остается постоянным в онтогенезе. Например, личинки белого толстолобика первое время живут за счет зоопланктона, а потом переходят на фитопланктон, которым питаются и взрослые рыбы. Как правило, ассортимент кормов, потребляемых взрослыми особями, шире, чем у молоди. Расширение спектра питания – один из распространенных эколого-физиологических адаптационных механизмов, который приводит особей вида к повышению обеспеченности пищей. В некоторых случаях спектр питания с возрастом сужается, когда организм переходит с потребления многих объектов на питание одним, но имеющимся в больших количествах, так что обеспеченность вида пищей с возрастом опять-таки повышается (например, молодь рыбы *Xenopus macrolepis* имеет смешанное питание, а взрослые особи потребляют детрит).

Избирательность питания, выборочность или пищевая элективность хорошо прослеживаются у водных организмов, начиная с простейших и заканчивая млекопитающими, причем наблюдается у животных, захватывающих пищевые объекты как дифференцированно, так и недифференцированно. Среди простейших в отношении элективности наиболее изучены инфузории. При седиментации они используют три уровня селекции пищи: выбор мест с оптимальным составом корма, отбор пищевых частиц от непригодных в пищу путем фагоцитоза и удаление последних из цитоплазмы до окончания пищеварительного акта. У губок поры обычно окружены клетками, способными сокращаться и запирают отверстия, когда ток воды приносит нежелательные вещества. У кишечноротовых щупальца после прикосновения к пище могут различать ее вкус. Если *Actinia* дать фильтровальную бумагу, то сначала животные схватывают и проглатывают ее, а при повторных дачах сначала схватывают, а затем отбрасывают. У червей, питающихся грунтом, пищевая избирательность проявляется в его захвате из более поверхностного слоя, где концентрация органического вещества выше. Пищевая элективность моллюсков

прежде всего проявляется в выборе способа питания, обеспечивающего наибольший трофический эффект. Высокая пищевая элективность и у низших, и у высших раков, причем здесь выборочность питания проявляется не только в отношении пищевого качества объектов, но и применительно к их размерам.

Особенно совершенна пищевая элективность хордовых, в частности позвоночных, каким бы способом они не питались.

Избирательность корма при условии полной доступности его вызывает предпочтение некоторых пищевых объектов по сравнению с другими. Можно определить Индекс избирания (А. А. Шорыгин, 1940), который равен отношению удельного значения масс компонентов в содержимом кишечника (а) и в кормовой базе (b), а именно: $Y=a/b$ (%).

Разница между элективностью и предпочитаемостью характеризует величину доступности корма. В зависимости от активности потребителей их пища может состоять из предпочитаемых объектов или избегаемых, но поедаемых вследствие их большей доступности. Для характеристики этой стороны пищевого поведения организмов был предложен (А. А. Шорыгин, 1952) особый показатель – степень пищевой активности, который также можно рассчитать математически. При очень высокой или очень низкой пищевой активности может наблюдаться монофагия – питание одним кормом, когда потребитель либо очень активен в отыскании наиболее предпочитаемой пищи, либо, наоборот, крайне пассивен и питается малоценной, но легко доступной пищей. Наиболее высокая пищевая активность у хищников; с уменьшением степени хищничества она снижается. В целом во всех случаях трофическая элективность представляет систему эколого-физиологических адаптаций, направленных на оптимизацию обеспечения животных организмов требуемым количеством пищи соответствующего качества.

Таким образом, элективность питания в одних случаях обеспечивается способностью животных к оценке и дифференцированному захвату различных объектов, в других – выбором места и времени, при котором возможность потребления нужного корма при недифференцированном захвате пищи оказывается наибольшей. Основными причинами избирания того или иного вида

кормовых объектов являются пищевые качества объектов, доступность, обилие (концентрация), величина энергетических затрат на добывание и т. д. У большинства животных имеет место и привыкание к потреблению объекта, когда четко «отработана технология» питания им.

Глава 6. Теплообмен и терморегуляция

Температурная классификация животных

Вначале изучения вопроса о регуляции температуры тела у животных типы терморегуляции классифицировали по принципу стабильности температуры тела.

Животных, которые в условиях изменчивой температуры среды способны с помощью механизмов терморегуляции поддерживать температуру своего тела на относительно постоянном уровне, называют *гомойотермными (гомеотермные)*. Достигается это за счет высокой интенсивности образования тепла в организме, а также путем регулирования теплопродукции и тепловых потерь.

К группе гомойотермных животных относят представителей двух классов позвоночных, а именно птиц и млекопитающих животных. У млекопитающих установочная точка температуры глубоких тканей обычно равна 37 – 38°C, тогда как у птиц она ближе к 40°C.

Животные, у которых температура тела в большей или меньшей степени колеблется в соответствии с температурой окружающей среды, называются *пойкилотермными*.

К пойкилотермным (от греч. «poikilos» – «изменчивый», «меняющийся») принято относить всех остальных животных кроме птиц и млекопитающих. Хотя некоторые беспозвоночные и низшие позвоночные тоже способны регулировать свою температуру, однако очень часто это оказывается возможным только в периоды активности или быстрого роста организма.

Названия гомойотермия и пойкилотермия подчеркивают одно из наиболее заметных свойств животных – устойчивость или

неустойчивость температуры их тела в зависимости от изменений температуры окружающей среды. Это достаточно легко подтвердить в лабораторных условиях, изменяя температуру воздуха для аэробиионтов или воды в опытах с гидробионтами.

На рис. 1 схематично представлена зависимость температуры тела животных от температуры среды обитания.

Частые в обиходе термины *теплокровные* в отношении *гомойотермных* животных и *холоднокровные* в отношении *пойкилотермных* нельзя считать удовлетворительными, потому что у многих пойкилотермных животных тело может быть очень теплым. Например, температура гемолимфы у саранчи, летящей под лучами экваториального солнца, или у ящерицы, бегающей в полдень по раскаленной пустыне, может становиться выше, чем у теплокровных млекопитающих.

Следует еще раз подчеркнуть, что первоначально всех беспозвоночных и низших позвоночных животных считали пойкилотермными. Существовало мнение, что они не способны к такому высокому уровню теплопродукции, как у птиц и млекопитающих.

С развитием полевых исследований стало очевидным, что некоторые низшие позвоночные, например глубоководные рыбы, имеют более стабильную температуру тела, чем многие высшие позвоночные, т. к. живут при почти постоянной температуре окружающей среды. Многие животные, называемые пойкилотермными, например ящерицы, способны регулировать температуру тела, находясь в своей природной среде. Они регулируют теплообмен со средой, хотя возможности этого неизбежно ограничены доступностью для этих животных тепла из окружающей среды. С другой стороны, было выявлено, что у многих птиц и млекопитающих температура тела колеблется либо в каких-то пределах, либо относительно участков тела или во времени.

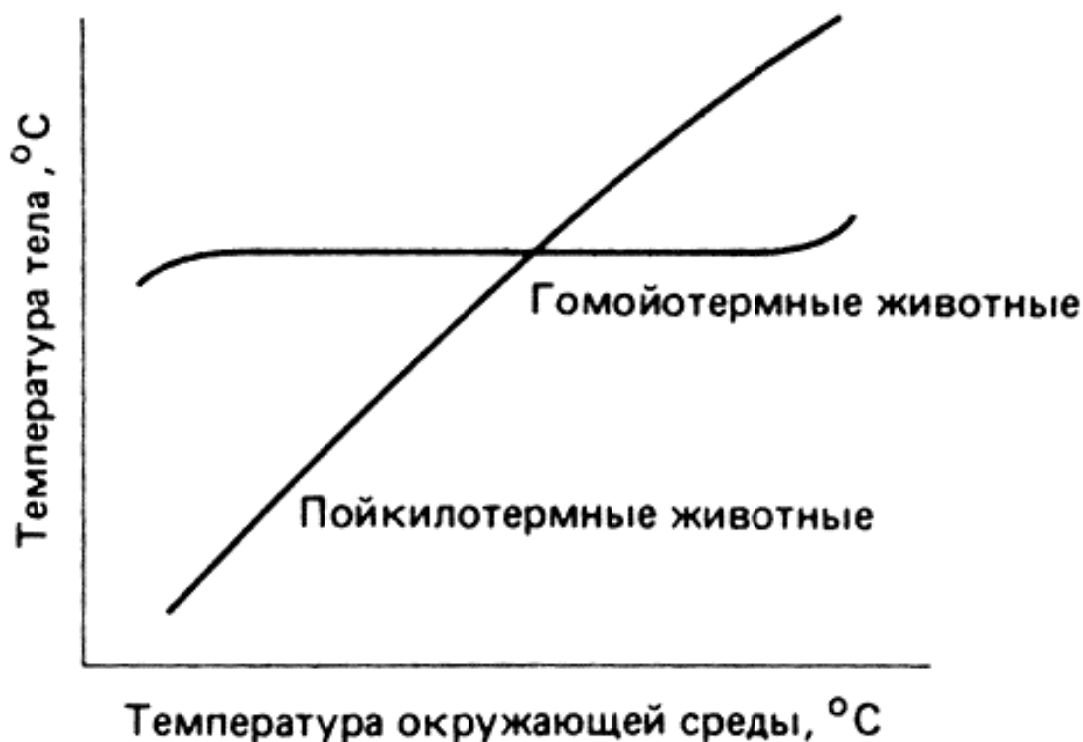


Рис. 1. Общая зависимость между температурой тела и температурой окружающей среды у гомойотермных и пойкилотермных животных

Эти данные вызвали необходимость разработки другой классификации, учитывающей не постоянство температуры тела, а характер источника тепла и особенности теплообмена организма со средой обитания. В соответствии с ней животные, которые сами обеспечивают нагрев своего тела, были названы *эндотермными*, а животные, почти полностью зависящие от внешних источников тепла, — *эктотермными*. Выделяют также группу *гетеротермных* организмов.

К **эндотермам** относят животных, температура тела которых обычно превышает температуру окружающей среды и обусловлена генерацией собственного (эндогенного, метаболического) тепла. Они продуцируют метаболическое тепло с разной скоростью. У многих из них тело обладает низкой теплопроводностью (т. е. хорошей теплоизоляцией), позволяющей им сохранять тепло в организме, несмотря на высокий градиент температуры тела и температуры окружающей среды. В связи с тем, что млекопитающие и птицы являются примерами животных, у которых тем-

пература тела колеблется в относительно узких пределах, их следует назвать *гомойотермными эндотермами*. Особенностью такой формы теплообмена является то, что благодаря поддержанию относительного постоянства «внутренней среды» организма биохимические и физиологические процессы всегда протекают в оптимальных температурных условиях. Гомойотермный тип теплообмена определяется прежде всего высоким уровнем обмена веществ, а также совершенным развитием регуляторных систем организма и в первую очередь центральной нервной системы. Это открывает возможность регулирования процессов теплопродукции и теплоотдачи в соответствии с условиями внешней среды и функционального состояния организма.

Ряд крупных рыб и некоторые летающие насекомые тоже попадают в эту категорию. Поскольку эндотермы (все птицы и млекопитающие, многие низшие наземные позвоночные и множество видов насекомых) в холодном климате поддерживают температуру тела намного выше температуры окружающей среды, им доступны более холодные места обитания, чем большинству эктотермов. Хотя у большинства эндотермных животных обеспечена хорошая теплоизоляция тела благодаря наличию перьев или шерсти, сохранение тепла достигается за счет высоких метаболических затрат. Так, интенсивность энергетического обмена у эндотермного животного, находящегося в состоянии покоя, по меньшей мере в 5 раз выше, чем у эктотермного с такими же размерами и температурой тела.

У **эктотермных** животных метаболическая теплопродукция относительно невелика, поэтому температуру тела у них определяет теплообмен с окружающей средой. Другими словами, для повышения температуры своего тела эктотермные виды должны поглощать тепло из окружающей среды. Многие эктотермы имеют низкий уровень метаболической теплопродукции и высокую теплопроводность тела, т. е. они плохо теплоизолированы. В результате тепло, выделенное в ходе обменных процессов, быстро переходит из организма в окружающую среду. С другой стороны, высокая теплопроводность тела позволяет эктотермам легко поглощать тепло из внешней среды. Если какое-то эктотермное животное регулирует температуру своего тела (многие из них к это-

му способны), последняя будет определяться не метаболической (собственной) теплопродукцией, а другими механизмами. В зависимости от способности переживать более или менее резкие колебания температуры среды обитания эктотермов принято разделять на эвритермных (эври – «широкий») и стенотермных (стено – «узкий») животных.

К *гетеротермным* животным относят тех, которые могут изменять интенсивность собственной теплопродукции, но, как правило, не в состоянии поддерживать температуру тела в узких рамках. Их можно разделить на две группы – *региональные и временные гетеротермы*.

В группу *временных гетеротермных видов* входят многочисленные животные, температура тела которых подвержена сильным колебаниям во времени. Примерами служат многие виды летающих насекомых, питоны и некоторые рыбы. Температура тела этих животных может намного превысить температуру окружающей среды, что сопряжено с неизбежным выделением тепла при интенсивной мышечной деятельности. Некоторые насекомые в течение какого-то времени перед полетом «разминают» свои летательные мышцы, чтобы к моменту подъема в воздух разогреть их. Представители отряда Однопроходные, например ехидна, тоже являются временными гетеротермами.

Отдельные виды мелких млекопитающих и птиц, обладая механизмами тонкой регуляции температуры тела и, следовательно, являясь в основном гомойотермными животными, в то же время проявляют черты временных гетеротермов. Дело в том, что температура их тела подвергается суточным циклическим колебаниям, повышаясь, как и у эндотермных видов, в периоды физической активности и снижаясь во время отдыха. Подобная гибкость системы терморегуляции позволяет в условиях жаркого климата некоторым крупным животным (верблюд) поглощать большое количество тепла на протяжении дня и отдавать его в ночное, более прохладное время. Есть также крошечные эндотермы (колибри), которые для поддержания дневной интенсивности обмена должны часто питаться. Чтобы избежать истощения запасов энергии в ночной период, когда питаться нет возможности, они впадают в похожее на сон торпидное состояние, во вре-

мя которого температура тела падает, приближаясь к температуре окружающей среды. Даже некоторые крупные эндотермные животные впадают в долгую зимнюю спячку, сопровождаемую снижением температуры тела в целях экономии энергии.

К *региональным гетеротермам* обычно относят пойкилотермных животных. Среди них можно встретить отдельные виды крупных костистых рыб, способных поднимать температуру своих внутренних органов за счет мышечной деятельности. При этом температура их периферических тканей и конечностей приближается к температуре окружающей среды. Примерами региональных гетеротермов служат серо-голубая акула, тунцы и многие виды летающих насекомых. Яркий пример региональной гетеротермии – мошонка некоторых млекопитающих, включая представителей семейства собачьих, крупный рогатый скот, а также человека. У этих видов семенники вынесены на поверхность тела, так что они находятся в условиях более низкой температуры. При низкой температуре воздуха мошонка укорачивается, а при высокой – удлиняется. Такой механизм предохраняет семенники от перегрева, оказывающего вредное влияние на сперматогенез.

Таким образом, понятия *гомойотермия* и *пойкилотермия* отражают только постоянство температуры тела. Понятия *эктотермия* и *эндотермия* отражают прежде всего внешнюю или внутреннюю природу источника тепла для нагрева тела. Необходимо подчеркнуть, что все эти понятия представляют собой идеализированные крайности, лишь изредка полностью совпадающие с тем, что имеет место в природе. Большинство организмов занимает промежуточное положение между приведенными крайностями.

Механизмы температурной адаптации у эктотермных организмов

Как уже говорилось выше, температура тела многих эктотермных организмов зависит в большой степени от температуры окружающей среды. В связи с тем, что пойкилотермные эктотермы распространены в разных климатических условиях, в процес-

се эволюции у этих животных выработались различные приспособительные реакции (механизмы адаптации) к температуре среды обитания, осуществляемые на тканевом, системном и организменном уровнях организации живого.

Эктотермы в условиях холода. У видов, обитающих при температуре среды ниже нуля, возникает угроза замерзания. В таких условиях примером приспособительного механизма тканей является наличие в крови или гемолимфе животных особых веществ, препятствующих их замерзанию. Известно, что ни одно животное не переносит полного замерзания воды, содержащейся в его тканях. Образование кристаллов льда внутри клетки обычно оказывается роковым для организма, т. к. эти кристаллы, увеличиваясь в размерах по мере своего роста, разрывают мембраны и разрушают клетки. У ряда животных (например, некоторых видов жуков) эта проблема сведена к минимуму. Они могут переносить температуру замерзания воды благодаря содержанию во внеклеточной жидкости организма веществ, ускоряющих нуклеацию – процесс образования кристаллов. Благодаря этому веществу, внеклеточная жидкость замерзает намного быстрее, чем внутриклеточная. Кристаллы льда, образующиеся вне клетки, вреда приносят мало. Более того, кристаллизация внеклеточной жидкости способствует выходу воды из клеток и понижению температуры замерзания внутриклеточной жидкости. Так, пресноводная личинка комара-звонца *Chironomus* переносит многократное замораживание. Даже при температуре -32°C в ее клетках содержится некоторое количество незамерзшей жидкости.

Некоторые животные способны «переохладиться». Их внутренняя среда, охлажденная ниже температуры замерзания, остается жидкой из-за отсутствия в ней кристаллов льда. Поэтому некоторые виды рыб, обитающих на дне арктических фиордов, живут в состоянии постоянного переохладения. Они не замерзают до тех пор, пока в их тело не попадут зародыши ледяных кристаллов. Как только это произойдет, кристаллы льда быстро распространятся по всему телу, и рыба почти мгновенно погибнет. Чтобы выжить, рыба должна оставаться на большой глубине, где лед отсутствует.

В состав жидких сред отдельных видов эктотермов, живущих в холодном климате, входят вещества, называемые биологическими антифризами. Например, в гемолимфе некоторых членистоногих, в частности клещей и различных насекомых, включая паразитическую осу *Brachon cerpi*, содержится глицерин, концентрация которого, как правило, повышается зимой. Глицерин, действуя как антифриз, понижает температуру замерзания раствора до -17°C . Ткани личинки *Brachon* могут выдержать и более низкую температуру. Они способны переохлаждаться до -47°C без образования кристаллов льда. В крови антарктической ледовой рыбы *Trematomus* есть особый антифриз гликопротеиновой природы, который предотвращает образование льда в 200 – 500 раз эффективнее, чем NaCl в эквивалентной концентрации. Хотя данный гликопротеин был выделен в чистом виде и установлена его химическая структура, все же механизм, сдерживающий процесс кристаллизации, полностью не изучен.

Эктотермы в условиях жары. Ярким примером адаптации животных к высоким температурам среды обитания является **поведение рептилий**. Общая линия их физиологического поведения состоит в пребывании под лучами солнца или в тени с целью поглощения из окружающей среды соответственно большего или меньшего количества тепла. Высокая теплопроводность тела эктотермов увеличивает эффективность такой поведенческой терморегуляции.

Хотя некоторые рептилии способны переносить изменения температуры тела в широком диапазоне, все же при температуре, равной верхнему пределу этого диапазона, большинство функций тканей эктотермных животных затрудняется из-за уменьшения сродства гемоглобина к O_2 . Например, при 50°C кровь ящерицы *Sauromalus* не в состоянии при атмосферном давлении насытиться O_2 свыше 50%. В результате этого активность животного сильно угнетена. При более низкой ($47-48^{\circ}\text{C}$) температуре пустынная игуана *Dipsosaurus* продолжает оставаться активной, т. к. еще при приближении температуры к 43°C у игуаны возникает **тепловая одышка** (увеличение частоты дыхания), во многом сходная с таковой у собаки. Одышка уменьшает нагрев тела, т. к.

с увеличением частоты дыхания усиливается испарение влаги с поверхностей слизистых оболочек верхних дыхательных путей.

Имеются рептилии, которые для регулирования скорости нагревания или охлаждения собственного тела используют одновременно комплекс приемов адаптации. К примеру, ныряющая галапагосская морская игуана *Amblyrhynchus* может нагревать свое тело в 2 раза быстрее, чем охлаждать. Делает она это как за счет изменения частоты сердечных сокращений, так и кровотока в поверхностных тканях. Когда игуана греется на солнце, ее сосуды, доставляя кровь к поверхности тела, увеличивают теплопроводность тканей и скорость поглощения тепла. Усиленный кровоток ускоряет отведение тепла из поверхностных тканей в более глубокие. Во время длительного ныряния в холодную морскую воду в поисках пищи потери тепла сдерживаются путем ослабления кровотока в поверхностных тканях и замедления общего кровотока в теле животного.

Вследствие того, что теплообмен животного тесно связан с величиной поверхности тела, температура мелкого эктотерма будет быстрее расти или падать по сравнению с крупным животным, изменяясь синхронно с дневными колебаниями окружающей температуры. В конечном итоге это влияет на распределение и плотность эктотермов в местах с различными температурными условиями среды обитания.

Таким образом, общая адаптация к различным температурным условиям обитания основывается на изменении тканевой устойчивости, которая во многом связана с термостабильностью белков и различной термической «настройкой» ферментных систем. Температурная адаптация пойкилотермных животных сопровождается также компенсаторными изменениями уровня метаболизма, которые нормализуют жизненные функции в разных режимах температур. Многие виды эктотермных животных проявляют наличие реакций терморегуляторного типа (мышечное теплообразование, сосудистая регуляция, испарительная теплоотдача со слизистых оболочек и т. д.), которые основываются на развитой температурной рецепции и регулируются центральной нервной системой. Практически всем пойкилотермным организмам свойственно терморегуляторное поведение либо в форме ак-

тивного выбора мест с наиболее благоприятным микроклиматом, либо в форме смены поз тела. Сохраняя во всех случаях общие принципы температурных реакций, разные виды и даже популяции одного вида эктотермных животных реализуют эти механизмы адаптации в разных температурных диапазонах в соответствии с особенностями климата.

Терморегуляция у эндотермных организмов

Независимо от температурных условий среды все живые существа продуцируют некоторое количество тепла, и до тех пор, пока указанное тепло не рассеется из организма, температура тела будет продолжать расти (кстати, это в полной мере относится и к человеку, так что об этом должны помнить любители попариться в бане).

Величина основной теплопродукции (основного обмена) среди разных гомойотермных животных примерно одного размера почти одинакова и в 3–10 раз превышает величину стандартного обмена эктотермов сравнимого размера, если проводить измерения при одинаковой температуре тела. Собственно этот повышенный основной обмен в совокупности с теплоконсервирующими и теплоотводящими механизмами и обеспечивает у гомойотермов сохранение постоянства температуры тела.

У гомойотермных эндотермов (большинство млекопитающих и птицы) температура тела тщательно контролируется уникальными гомеостатическими механизмами, которые управляют интенсивностью теплопродукции и теплопотерь (теплоотдачи) таким образом, чтобы независимо от температуры окружающей среды поддерживать температуру тела на относительно постоянном уровне. Как уже упоминалось выше, у млекопитающих температура глубоко расположенных тканей сохраняется почти на постоянном уровне в диапазоне от 37°C до 40°C, а у птиц – от 37°C до 41°C. Температура периферических тканей и конечностей менее постоянна, и иногда она может приблизиться по значению к температуре окружающей среды.

Гомеостатические терморегуляторные реакции эндотермных животных принято делить на три группы: механизмы **химиче-**

ской терморегуляции (образование тепла в организме), **физической терморегуляции** (отдача тепла в окружающую среду) и терморегуляторное поведение.

Химическая терморегуляция. Процесс рефлекторного усиления теплопродукции организмом в ответ на снижение температуры окружающей среды носит название **химической терморегуляции**. Большинство исследователей считают, что терморегуляторное теплообразование сосредоточено в основном в скелетных мышцах – **сократительный (дрожевой) термогенез**.

Существуют два основных способа получения дополнительной теплопродукции в мышцах (два вида сократительного – дрожевого – термогенеза). Это – **терморегуляторный тонус** и **холодовая дрожь**. **Терморегуляторный тонус** представляет собой микросокращения внешне неподвижной мускулатуры при ее охлаждении, регистрируемые в виде повышения электрической активности мышц. При дальнейшем понижении температуры в процесс теплообразования включается видимая сократительная деятельность мышц в форме **холодовой дрожи**. Оба способа сопровождаются преобразованием химической энергии в тепло. Дрожевой термогенез наблюдается у млекопитающих, птиц, а также у некоторых эктотермов (разогревание насекомых перед полетом).

Наряду с сократительным термогенезом у млекопитающих животных существует **недрожевой термогенез**. Этот терморегуляторный механизм связан с активацией по всему организму ферментных систем обмена жиров. При расщеплении и окислении жиров лишь очень небольшая часть высвобождаемой энергии сохраняется в форме вновь синтезированной АТФ и, кроме того, выделяется большое количество тепла. У некоторых млекопитающих, которые пользуются подобным термогенезом, имеется специализированная **бурая жировая ткань**. Она, как правило, встречается в области шеи и между лопатками, содержит очень обширную сеть кровеносных сосудов и огромное количество митохондрий, вследствие чего приобретает бурый цвет вместо белого (в основном из-за митохондриальной цитохромоксидазы). Бурый жир, окисляясь, выполняет функцию образования тепла, спо-

способствуя интенсификации этого процесса в организме в ответ на снижение температуры среды обитания. Окисление бурого жира идет в *адипоцитах* (специализированные жировые клетки), буквально «нафаршированных» ферментными системами жирового метаболизма. Во время термогенеза бурая жировая ткань значительно нагревается, затем это первичное тепло благодаря току крови в густой сети сосудов, пронизывающих бурую жировую ткань, быстро разносится по другим частям тела. Особенно явно такая форма термогенеза выражена у животных, просыпающихся после зимней спячки, когда она дополняет дрожевый термогенез в целях ускорения согревания. Особо отметим наличие бурой жировой ткани у грудных детей (как правило, в области шеи, в межлопаточной зоне, вдоль позвоночника, грудной клетки), а также у новорожденных детенышей некоторых видов млекопитающих. Так как младенец имеет небольшую массу и после рождения неактивен, запасы бурой жировой ткани дают ему возможность быстро согреться в условиях, когда возникает угроза понижения температуры окружающей среды.

Недрожевый термогенез активируется симпатическим отделом автономной нервной системы, посредством выделения норадреналина, который вступает в контакт с рецепторами, расположенными в адипоцитах бурой жировой ткани. Усиление несократительного термогенеза опосредовано гормонами щитовидной железы.

Физическая терморегуляция. К механизмам **физической терморегуляции** относят реакции, определяющие уровень **отдачи тепла в окружающую среду**.

У эндотермных организмов, приспособленных к холоду, обязательно функционирует целый ряд как временных, так и постоянных морфофункциональных механизмов, помогающих сохранить тепло в организме и определяющих уровень теплоотдачи.

Теплоизолирующие покровы (волосяной покров, подкожный жир) – одно из главных приспособлений, определяющих общий уровень теплоотдачи. Эффективность (толщина) *волосяного покрова* (у птиц – перьевого) как термоизолятора у арктических и субарктических обитателей подвержена сезонным и географическим адаптивным изменениям. Животные умеренной

климатической зоны осуществляют сезонные изменения своего волосяного покрова, сбрасывая старую шерсть и отращая новую. Поступая так, они обеспечивают себе эффективную теплоизоляцию тела зимой и избегают чрезмерного теплового стресса летом. Механизм теплоизолирующего действия покровов млекопитающих и птиц заключается в том, что различные по структуре и определенным образом расположенные группы волос и перьев удерживают вокруг тела слой воздуха, который и выполняет теплоизолирующую функцию: чем толще слой воздуха, тем ниже уровень теплопотерь организма. При снижении температуры окружающей среды у животного возникает **пилomotorная реакция** (у птиц – *птиломоторная*) (pilus – «волос», ptilo – «крыло») – приподнимание волос или перьев. Степень распушенности может быстро меняться в зависимости от температуры окружающего воздуха, а также от активности самого животного, что особенно выражено у птиц. У человека, который в процессе эволюции давно утратил меховой покров, рудиментарная пилomotorная реакция выражается появлением «гусиной кожи».

Среди основательных приспособлений к холодному климату у многих арктических животных можно назвать развитие мощного теплоизолирующего слоя в виде подкожного жира. Подкожное сало (подкожная жировая ткань) – хороший теплоизолятор, так как оно, подобно воздуху, обладает более низкой теплопроводностью, чем вода, которая является главной составной частью нежирных тканей. К тому же жировая ткань в метаболическом отношении очень инертна и поэтому не требует интенсивного кровоснабжения, в результате которого большое количество тепла обычно уносится к поверхности тела и теряется для организма. Китобразные имеют очень толстый слой подкожного жира, причем температура внешней стороны этого слоя почти всегда близка к температуре окружающей воды.

При действии высоких температур регуляторные реакции, направленные на сохранение теплового баланса между организмом и средой, представлены различными механизмами усиления теплоотдачи. Наиболее эффективным способом удаления избыточного тепла при наличии достаточного количества воды служит **испарение влаги с поверхности тела или (и) с верхних**

дыхательных путей (испарительное охлаждение). Многие животные осуществляют его за счет *потоотделения* и *тепловой одышки (полипноэ)*.

Во время потоотделения, хорошо выраженного у некоторых млекопитающих, потовые железы активно выбрасывают на поверхность кожи через поры воду, которая предназначена в основном для испарительного охлаждения. Процесс потоотделения контролируется автономной нервной системой.

Для выведения тепла путем испарения воды млекопитающие и птицы пользуются также дыхательной системой. Поскольку носовые ходы с их обильной сосудистой сетью служат у многих видов млекопитающих эффективным средством сохранения в организме воды и тепла, то для увеличения потерь тепла из организма млекопитающие дышат не через нос, а через рот. Тепло, поглощенное в легких выдыхаемым воздухом, выводится вместе с ним наружу, так как строение рта не препятствует этому процессу. Чтобы увеличить тепловую отдачу, млекопитающие усиливают также легочную вентиляцию. Важно, что это возможно благодаря повышению вентиляции мертвого пространства (т. е. тока воздуха через ротовую полость и трахею) без изменения вентиляции альвеолярной дыхательной поверхности, что могло бы вызвать нарушение парциального давления двуокиси углерода (P_{CO_2}) и рН крови.

При этом частота дыхания возрастает, а дыхательный объем сокращается. Этот процесс известен как *тепловая одышка (полипноэ)*. Собаки, не имеющие потовых желез и страдающие от перегрева, вдыхают во время тепловой одышки через нос и выдыхают через рот, высовывая при этом язык наружу. Тем самым они обеспечивают возможность дополнительного испарения влаги с поверхности языка и, следовательно, усиления теплоотдачи. Основная часть неиспарившейся во время тепловой одышки воды проглатывается и таким образом сохраняется для организма.

В условиях жаркого климата существует тесная связь между терморегуляцией и водным балансом животного, поскольку испарение влаги с поверхности кожи и эпителия дыхательных путей представляет собой эффективный способ удаления избыточного тепла. В связи с этим в жарких, сухих, близких к пустынным

условиях перед животным может возникнуть выбор между перегреванием и обезвоживанием. Животные, испытывающие нехватку воды, стремятся сохранить собственную влагу, уменьшая процесс испарения при потоотделении или полипноэ, а это неизбежно приводит к возрастанию температуры тела. Обладая небольшой теплоемкостью, мелкие млекопитающие в условиях жаркой пустыни и при отсутствии воды на нужды терморегуляции, будут разогреваться гораздо быстрее и, возможно, с более серьезными последствиями, чем крупные животные. Чтобы выжить, эти мелкие звери должны либо потреблять воду, либо избежать длительного воздействия тепла. Крупные животные (верблюды) в условиях очень жаркого и сухого климата обладают преимуществом, обусловленным небольшой величиной отношения «поверхность/масса» и высокой теплоемкостью тела.

В комплекс механизмов физической терморегуляции входят и **сосудистые реакции**. Сосудистая регуляция может быть приспособлена как к понижению температуры среды, так и к ее повышению. В первом случае происходит сжатие поверхностных и расширение глуболежащих сосудов, что приводит к сохранению тепла в организме. Во втором случае адаптивный ответ организма выражается в расширении кровеносных сосудов, расположенных близко к поверхности кожи, что ведет к усилению отдачи тепла во внешнюю среду. Эта форма регуляции теплоотдачи наиболее выражена у млекопитающих с относительно коротким редким мехом, лишенным густого подшерстка.

У зверей с густым мехом и у птиц такая сосудистая регуляция может быть эффективной только при наличии специальных адаптаций, например таких, как **противоточный обмен в конечностях**. Конечности эндотермных животных лишены массивного теплоизолирующего слоя, чтобы не создавалось механических помех при передвижении животного. Плавники и лапы у китообразных и ластоногих, а также ноги болотных птиц, северных волков, северных оленей и других гомойотермных животных, живущих в условиях холода, нуждаются в кровоснабжении для питания кожных тканей и мышц, участвующих в локомоции. Эти конечности служат основным потенциальным путем потери тепла

из организма, потому что их покровные ткани тонкие и имеют большую поверхность.

Чрезмерные теплопотери из указанных органов могут быть коренным образом уменьшены с помощью системы **противоточного теплообмена**. Артериальная кровь, выходящая из глубоко-расположенных тканей тела, теплая. Венозная кровь, возвращаемая из периферических тканей, напротив, может быть холодной. Так как артерии и вены расположены друг возле друга, то теплая артериальная кровь по мере передвижения по конечности отдает свое тепло венозной крови, при этом сама становится все холоднее. К тому времени, когда она достигнет самой отдаленной области конечности, артериальная кровь имеет температуру всего лишь на несколько градусов выше температуры внешней среды. Следовательно, потери тепла сводятся к минимуму. Венозная кровь, возвращаемая из конечностей, напротив, нагревается артериальной кровью и поступает во внутренние области тела с температурой, близкой к температуре последних. Аналогичный механизм имеет место у гетеротермных рыб (о чем говорилось ранее), в лапах морской свиньи, в конечностях птиц, арктических наземных млекопитающих, а также в определенной степени выражен и у человека. В итоге температура конечностей эндотермов, живущих в условиях холода, поддерживается на гораздо более низком уровне, чем температура глубоко лежащих тканей, и нередко приближается к температуре окружающей среды.

У арктических и субарктических животных из-за низкой температуры окружающей среды и наличия в конечностях противоточного теплообмена ткани голени и стоп должны выдерживать охлаждение, близкое к точке замерзания. Однако это может создать серьезные трудности, т. к. липиды при температуре ниже их точки плавления становятся очень вязкими, что может привести, например, к нарушению функции двойного липидного слоя клеточной мембраны. Эта проблема решается следующим образом. У млекопитающих замечена интересная корреляция между температурой ткани и точкой плавления липидов. В холодных конечностях тканевые липиды менее насыщены, чем жиры сердцевинны тела, и поэтому имеют более низкие значения температуры плавления. Для человека жидкие масла из конечностей млекопи-

тающих представляют интерес и большую ценность, в частности, из-за своей низкой вязкости. Эти масла экстрагируют из конечностей убойного скота и используют в качестве смазки для обуви, чтобы смягчить обувную кожу и предохранить ее от промокания.

Важным фактором, влияющим на отдачу тепла в окружающую среду, является температура поверхности тела. Чем ближе температура поверхности тела эндотермного животного к температуре внутренних областей, тем выше скорость теплопотерь в более холодную окружающую среду. Тепло переходит из глубоко лежащих тканей в поверхностные преимущественно за счет кровообращения. Скорость отдачи тепла в окружающую среду регулируется величиной тока крови в сосудах поверхностных тканей. В связи с этим эндотермные животные для регуляции теплоотдачи пользуются своего рода «окнами», открывая или закрывая их путем регуляции кровотока. В условиях тепловой нагрузки **тепловые окна** позволяют отводить тепло от организма посредством излучения, проведения и в некоторых случаях испарительного охлаждения. Примером подобных окон, регулирующих температуру, могут служить тонкие мембрановидные, слегка опущенные шерстью уши кролика, имеющие обширную сеть артериовенозных анастомозов. Другой пример – рога некоторых млекопитающих (козы и крупный рогатый скот), обильно снабженные сетью кровеносных сосудов. При повышении температуры эти сосуды расширяются, и рога действуют как радиаторы. Аналогичным образом животные в качестве тепловых окон используют конечности и рыло, т. е. такие образования, которые имеют большую величину отношения «поверхность/объем». Тепло рассеивается путем регуляции скорости кровотока, проходящего через артериолы, перфузирующие кожу указанных частей тела. У некоторых млекопитающих – обитателей местности с интенсивной солнечной радиацией – отдельные области поверхности тела (аксилярная впадина, пах, мошонка и участки брюшной поверхности) имеют слабый волосяной покров или даже обнажены для облегчения теплоотдачи посредством испарения воды, а также проведения и излучения тепла.

Терморегуляторное поведение. Изменения позы или ориентации тела также влияют на скорость поглощения или выведения

тепла. Например, гуанако – среднего размера обитатель Анд, относящийся к безгорбым верблюдам, покрыт очень густой спутанной шерстью на спине и более редкой – на голове, шее и поверхностях ног. Внутренние поверхности верхней части бедер и нижняя поверхность туловища почти обнажены и действуют как тепловые окна, причем площадь их равна почти 20% от общей площади поверхности животного. Поэтому, подбирая позу и ориентируя свое тело с учетом солнечной радиации и охлаждающего ветра, гуанако регулирует степень пропускной способности тепловых окон, достигая пятикратного изменения теплопроводности тела. Такая гибкость теплоизоляции обеспечивает определенную вариабельность передачи тепла из организма эндотермов в окружающую среду, независимо от величины отношения «поверхность/масса».

Например, антилоповый суслик может находиться непрерывно на жаре лишь около 8 минут, после чего возвращается в свою норку, где накопленное им тепло рассеивается в прохладном воздухе подземелья. Перед очередным выходом суслика из норки температура его тела опускается несколько ниже нормального уровня, что способствует дальнейшему пребыванию на жаре без перегрева организма.

Температурная стратегия гетеротермных организмов

Между истинными эктотермами и эндотермами находятся виды, которые можно отнести в группу гетеротермных животных. Наиболее знакомые примеры гетеротермии встречаются среди рыб и некоторых насекомых. Отдельные виды летающих насекомых можно считать как временными, так и региональными гетеротермами, поскольку они при подготовке к полету повышают внутреннюю температуру грудных отделов до более или менее регулируемого уровня, но в остальное время ведут себя как явные эктотермы. В условиях умеренной температуры окружающей среды они не в состоянии взлететь и летать без предварительного разогревания, так как при температуре намного ниже 40°C их летательные мышцы сокращаются слишком медленно и

не развивают достаточную для полета мощность. Как только насекомое поднимается ввысь, его летательные мышцы начинают выделять тепло в количестве, достаточном для поддержания соответствующей повышенной температуры мышц. Иногда даже приходится задействовать теплоотводящие механизмы, чтобы избежать перегрева. Такие насекомые (к ним относятся саранча, жуки, цикады, арктические мошки) обычно имеют крупную массу. Некоторые из них (шмели, бабочки и мотыльки) покрыты теплоизолирующими «волосками» или чешуйками. Для разогревания насекомые включают в работу большие грудные летательные мышцы, которые, как известно, являются наиболее активными тканями в метаболическом отношении. При этом мышцы-антагонисты работают друг против друга. Вызывая мелкие быстрые подергивания, похожие на дрожь, в результате которых выделяется тепло, но полноценные летательные движения отсутствуют. Взлет начинается в тот момент, когда температура груди насекомого достигнет величины, которая будет поддерживаться в полете, т. е. около 40°C. Эндотермные летающие насекомые испытывают терморегуляторные трудности, как и все эндотермы, когда температурный перепад между телом и окружающей средой велик.

При температуре воздуха, близкой к нулю, конвективные потери, как правило, настолько велики, что насекомое не может поддержать нужную температуру мышц в полете. Напротив, в условиях жаркой среды над насекомым нависает угроза перегревания. Поэтому при температуре воздуха свыше 20°C летящая бабочка-бражник *Manduca Sexta* борется с перегреванием грудного отдела путем регуляции тока теплой крови, поступающей в область брюшка. Движение тепла из активно работающей зоны груди в относительно неактивное и слабо теплоизолированное брюшко ведет к увеличению теплоотдачи в окружающую среду через поверхность тела и трахейную систему.

Интересный и в какой-то мере необычный пример сократительного термогенеза мы встречаем в рое медоносных пчел. Температура сердцевины роя регулируется за счет мышечного сокращения в форме дрожательных движений и изменения самой структуры роя. Когда температура окружающей среды низка (на-

пример, 5°C), рой смыкает свои ряды, ограничивая свободный поток воздуха вовнутрь скопления пчел и наружу до такой степени, чтобы удовлетворить только дыхательные потребности. Благодаря сократительной (дрожь) активности дыхательных мышц пчел температура сердцевины роя поддерживается на уровне 35°C. В теплое время, наоборот, рой расширяется, обеспечивая вентиляционные проходы для потока воздуха. Благодаря такой структуре температура сердцевины роя превышает наружную температуру всего лишь на несколько градусов.

Другим примером сократительной генерации тепла у гетеротермных видов служит самка индийского питона, откладывающая яйца. Она повышает температуру своего тела путем сократительного термогенеза и таким образом согревает кучку яиц, вокруг которой сворачивается кольцом. В лабораторных условиях было установлено, что по мере снижения температуры окружающей среды частота мышечных сокращений растет, а усиление сокращений зависит от увеличения разности температур между организмом и внешней средой.

В отличие от наземных позвоночных эктотермов, которые могут лежать и разогреваться под лучами солнца, морские эктотермы не имеют возможности использовать энергию излучения солнца в качестве источника тепла под водой. Происходит это по причине сильного поглощения водой инфракрасного излучения. В итоге рыбы повышают температуру своего тела путем интенсивной метаболической активности. Многие костистые рыбы являются типичными эктотермами. Температура сердцевины их тела близка к температуре окружающей среды. Однако есть рыбы, такие как тунец, которые способны генерировать и накапливать достаточное количество тепла, чтобы температура сердцевины тела у них становилась выше температуры окружающей среды на 10°C и более. Следовательно, этих рыб можно рассматривать как региональных гетеротермов. Большая масса (и небольшое отношение поверхность/объем) у некоторых из них помогает поддерживать температуру тела на относительно постоянном уровне. У этих «теплых» рыб накопление тепла в сердцевине тела полностью зависит от строения сосудистой системы. В отличие от обычных «холодных» рыб, имеющих центрально расположенную

аорту и посткардиальную вену, у гетеротермных рыб, например тунца и сельдевых акул (в частности, серо-голубой), основные кровеносные сосуды (боковые кожные артерии и вены) находятся под кожей. Кровь доставляется к глубоким красным мышцам через «чудесное сплетение» (*rete mirabile*), действующее как теплообменная система. Артериальная кровь, которая неизбежно быстро охлаждается, проходя через обильно перфузируемые дыхательные ткани жабр и поверхностные сосуды, поступает из холодной периферии тела в теплые глубоко расположенные мышечные ткани. При этом она протекает сквозь сеть тонких артерий, переплетённых с мелкими венами и несущих теплую кровь из глубоких мышц. В результате образуется **противоточная система теплообмена**. В ней холодная артериальная кровь, поступающая из поверхностных тканей в глубоко лежащие ткани, поглощает тепло из венозных сосудов, направляющихся наружу в периферийные ткани. Подобная система позволяет накапливать тепло в глубоких красных мышцах, а также сводить до минимума потери тепла в окружающую среду.

Таким образом, существуют две анатомические особенности, позволяющие гетеротермным рыбам поддерживать в плавательных мышцах температуру, достаточную для выполнения интенсивной мышечной работы в условиях, когда температура поверхностных тканей тела близка к температуре окружающей среды (воды). Во-первых, у них красные (темные) аэробные плавательные мышцы расположены в сердцевине тела относительно глубоко. Во-вторых, тепло, выделяемое в процессе физической активности, встречает препятствие на пути следования к периферии (кожа, жабры и т. д.) в виде противоточного механизма, образованного «чудесным сплетением» кровеносных сосудов. Есть еще одна причина, благодаря которой красные мышцы никогда не охлаждаются до температуры окружающей среды. Дело в том, что эти региональные гетеротермы непрерывно плавают. Целесообразность такой региональной гетеротермии состоит в экономии энергии за счет повышения температуры только в определенных тканях, в данном случае в плавательных мышцах.

Нервный контроль терморегуляторных реакций

Терморегуляторные реакции находятся под непосредственным контролем центральной нервной системы по принципу обратной связи. Большинство животных имеют множество температурных сенсоров (датчиков), расположенных в разных частях тела. Исходным звеном служит информация с периферических кожных терморепцепторов, а также непосредственное раздражение центров терморегуляции в центральной нервной системе колебаниями температуры омывающей их крови.

Термостатическая регуляция у млекопитающих. Периферические терморепцепторы у млекопитающих животных представлены свободными или реже инкапсулированными нервными окончаниями, расположенными в коже. По современным представлениям, эти морфологически сходные рецепторы функционально подразделяются на две группы: «холодовые» и «тепловые». Холодовые рецепторы расположены в поверхностных слоях кожи в довольно значительном количестве (13 – 15 на 1 см²). Тепловые рецепторы менее многочисленны (1 – 2 на 1 см²) и находятся глубже. Информация с периферических терморепцепторов поступает в центральную нервную систему, где дополняется информацией об изменениях температуры крови с рецепторов сосудов спинного и головного мозга. Находящиеся в головном и спинном мозге, коже и сердцевине тела термочувствительные нейроны и (или) окончания нервов обеспечивают входными электрическими сигналами центры термостатирования, расположенные в головном мозге. В гипоталамической области также выделяют две группы чувствительных нейронов: тепло- и холодоактивные. Каждая из них реагирует путем изменения частоты импульсов только на холод или на тепло. Гипоталамический центр терморегуляции был открыт в 1912 году Барбером ((Henry G. Barbour) на основе серии опытов, связанных с вживлением в разные участки мозга кролика специальных зондов с регулируемой температурой.

Как центральная регулирующая структура гипоталамус реагирует не только на сигналы с периферических рецепторов и соб-

ственную температуру, но и на импульсы со стороны спинного мозга. Изменение температуры головного мозга млекопитающих всего на несколько градусов приводит к серьезным нарушениям в ЦНС, поэтому нет ничего удивительного в том, что основной центр терморегуляции млекопитающих животных расположен именно здесь.

Экспериментально подтверждено и автономное участие спинного мозга в контроле терморегуляторных реакций у млекопитающих животных и птиц. В частности, показано, что у собак, голубей, пингвинов местные температурные воздействия на спинной мозг вызывают адекватные изменения выраженности мышечной дрожи, одышки и кожно-сосудистых реакций.

Что касается конкретных форм регуляции отдельных терморегуляторных реакций, то по этому вопросу до сих пор существуют довольно противоречивые мнения. По современным представлениям, в структуре гипоталамуса имеются отдельные центры реакции на охлаждение и на перегрев. В частности, передняя преоптическая часть гипоталамуса регулирует метаболическую реакцию на перегрев и процессы теплоотдачи, а задняя его часть – терморегуляторную теплопродукцию. Эти две структуры взаимно угнетают друг друга, в результате чего формируется интегрированный адаптивный ответ на уровне организма.

Вся температурная информация обобщается и используется для управления выходным сигналом терморегуляторного гипоталамического центра. Нервные пути, выходящие из гипоталамуса, образуют связи с другими отделами нервной системы, которые регулируют теплопродукцию и теплоотдачу.

Обобщенная схема нейронных связей, лежащих, как полагают, в основе терморегуляции млекопитающих животных, представлена на рис. 2.

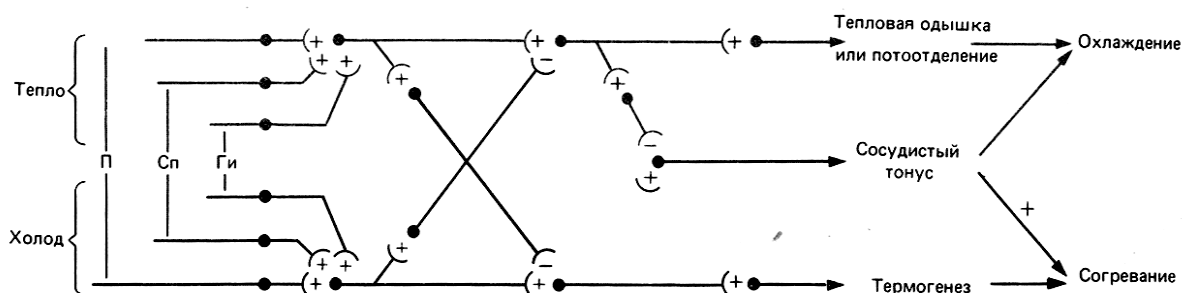


Рис. 2. Обобщенная схема нервной регуляции температуры тела

Периферические (П), спинномозговые (Сп) и гипоталамические (Ги) терморесепторы соединены с нейронами, иннервирующими целую сеть образований, которые в конечном счете управляют механизмами теплоотдачи, теплопродукции и сохранения тепла. Плюсами и минусами обозначены соответственно возбуждающие и тормозные импульсы

Физическая схема терморегуляции млекопитающего, построенная на принципе обратной связи, изображена на рис. 3.

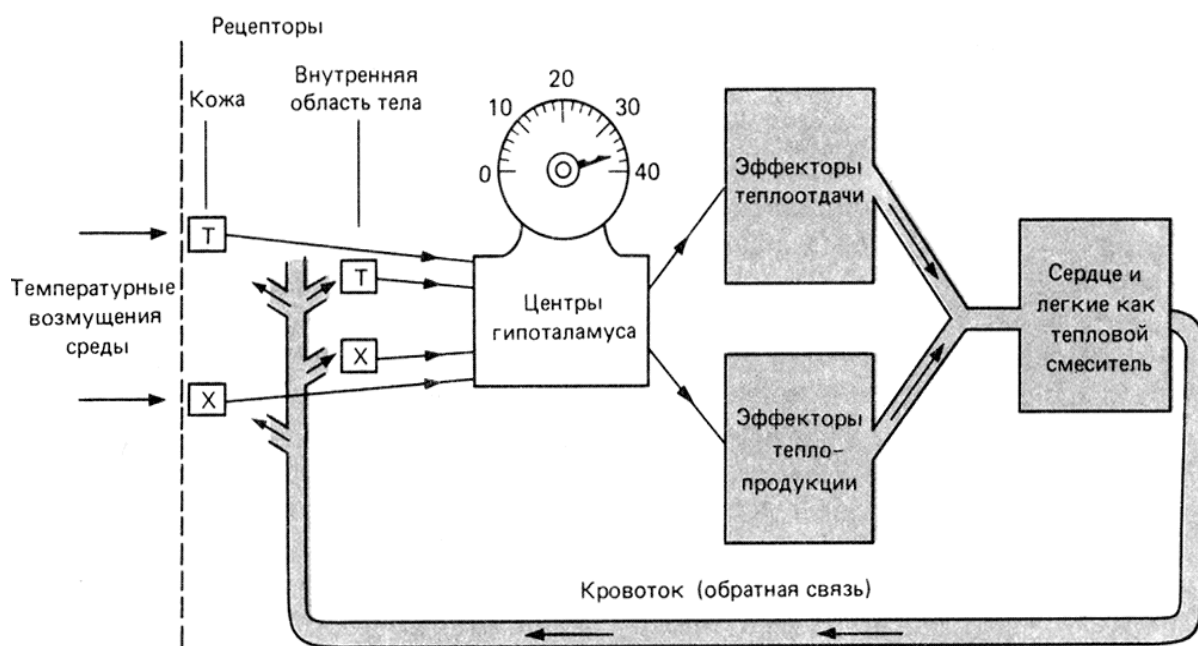


Рис. 3. Отдельные узлы терморегуляторной системы млекопитающих

Гипоталамические центры обобщают информацию, поступающую из разбросанных по организму центральных и периферических терморесепторов, сравнивают ее с температурой уста-

новочной точки и действуют в соответствующем направлении на механизмы теплоотдачи (чтобы охладить кровь) или теплопродукции (чтобы нагреть кровь). Затем кровь смешивается и с помощью сети сосудов распределяется по организму, неся информацию (обратная связь) к рассеянными по всему телу терморецепторам и к гипоталамическим центрам. Когда сенсорный входной сигнал даст знать о том, что температура приближается по значению к установочной, активация терморегуляторных эффекторов станет слабее. Она прекратится совсем, когда температура тела достигнет значения, соответствующего установочной точке.

Сосудистая система представляет собой важную часть данной схемы, потому что она доставляет нагретую или охлажденную кровь из термоэффекторных тканей (бурая жировая ткань, мышцы, поверхности, с которых испаряется влага) вновь к термосенсорам.

Связи между терморегуляторными реакциями гипоталамуса и внутренней температурой тела приведены на рис. 4.

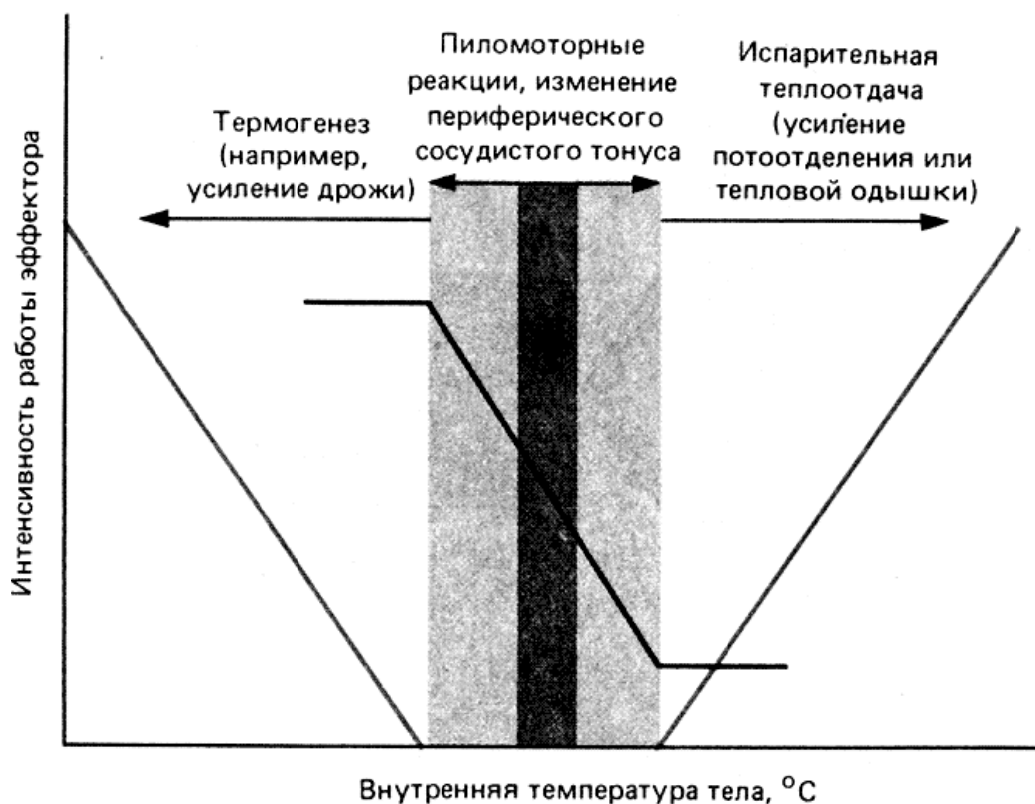


Рис. 4. Обобщенная схема зависимости между терморегуляторной реакцией организма и внутренней температурой тела

В небольшом диапазоне отклонений (серая область) от температуры установки (темно-серая область) регуляция температуры осуществляется только путем изменения теплопроводности при теплоотдаче, которое сводится к изменению либо интенсивности периферического кровотока, либо теплоизоляционной эффективности шерстного покрова или оперения (s-образная линия в центре). Выше и ниже указанного диапазона перечисленные пассивные механизмы регуляции уже не действуют. Поэтому в процесс вовлекаются активный термогенез (наклонная линия слева) и испарительная теплоотдача (наклонная линия справа) (см. рис. 4).

Небольшие отклонения внутренней температуры от установочной точки вызывают вазо- и пиломоторные реакции, которые сводятся к изменениям теплопроводности тела. Эти небольшие отклонения обычно возникают вследствие умеренных колебаний глубинных температур тела в диапазоне, соответствующем термонейтральной зоне. Когда внутренняя температура тела под влиянием более радикальных сдвигов температуры окружающей среды или физической нагрузки выходит за пределы этого диапазона, одних пассивных терморегуляторных реакций становится уже недостаточно. В этом случае центры гипоталамуса вовлекают в действие активные методы регуляции, т. е. термогенез и испарительную теплоотдачу.

Повышение температуры внутренней области тела всего лишь на $0,5^{\circ}\text{C}$ вызывает такое сильное расширение периферических сосудов, что кровоток в коже возрастает в несколько раз (иногда в 7). Этим можно объяснить появление румянца.

У некоторых млекопитающих влияние гипоталамического терморегуляторного центра на периферические механизмы теплообмена примерно в 20 раз выше, чем рефлекторная регуляция, инициируемая периферическими терморцепторами. Своеобразное «давление» со стороны гипоталамуса имеет важное значение ввиду особой необходимости тщательного регулирования температуры головного мозга.

Терморегуляторные центры у других животных. Термостатическая регуляция температуры тела у птиц менее изучена, чем у млекопитающих животных, возможно, вследствие более

сложного характера этой регуляции у данного класса позвоночных. Немногочисленные данные о периферических терморепцепторах у птиц показывают сходную с млекопитающими картину. Холодовые рецепторы представлены свободными нервными окончаниями в коже языка у кур, уток, голубей. Они отличаются меньшей, чем у млекопитающих, термочувствительностью. Имеются также особые термочувствительные нейроны с постоянной активностью при высокой температуре кожи. Наконец, обнаружены чувствительные к температурным воздействиям механорецепторы, активность которых снижается при охлаждении и возрастает при нагревании.

Гипоталамический терморегуляторный центр у изученных птиц (голубей) сам по себе практически не чувствителен к температурным изменениям. Оказалось также, что у голубей, пингвинов и уток центральные термочувствительные элементы имеются в спинном мозге. Показано, что решающее значение среди терморепцепторов имеют те, которые расположены в глубине тканей, но вне ЦНС. Внутренние терморепцепторы у птиц, по-видимому, посылают сигналы в гипоталамический центр, который в свою очередь интегрирует входные импульсы и активирует терморегуляторные эффекторы.

Рыбы и рептилии, подобно млекопитающим, тоже имеют термочувствительный центр в гипоталамусе. Поскольку интенсивность обмена у рыб зависит от температуры тела, повышение последней приводит к увеличению потребности в кислороде и, как следствие, температурозависимой регуляции частоты дыхания. Последняя имеет адаптивный характер, т. к. она осуществляется в связи с изменением дыхательных потребностей и служит для уменьшения колебаний парциального давления кислорода в крови. Рептилии на охлаждение гипоталамуса реагируют термофильным поведением (стремление к теплу), а на нагрев – термофобной поведенческой реакцией (избегание тепла).

Лихорадка. Интересной особенностью гипоталамического центра терморегуляции является его чувствительность к определенным химическим веществам с общим названием *пирогены* – вещества, вызывающие жар. Все пирогены, исходя из их природы, принято подразделять на две основные группы. Экзогенные

пирогены – бактериальные эндотоксины, продуцируемые грамотрицательными бактериями. Они представляют собой термостабильные высокомолекулярные полисахариды. Активность очищенного эндотоксина настолько высока, что для повышения температуры тела крупного млекопитающего достаточна доза всего лишь 10^{-9} г. Другое дело эндогенные пирогены – вещества, выделяемые собственными тканями животного и в отличие от пирогенов бактериальной природы представляющие собой термочувствительные белки. Они высвобождаются из лейкоцитов в ответ на циркулирующие в крови экзогенные пирогены – продукты деятельности инфекционных бактерий. Таким образом, экзогенные пирогены, по-видимому, повышают температуру тела опосредованно через стимуляцию выделения эндогенных пирогенов, которые затем непосредственно действуют на гипоталамический центр. Эта теория подтверждается экспериментальным доказательством более высокой чувствительности гипоталамуса к прямой аппликации эндогенных пирогенов по сравнению с чувствительностью к пирогенам экзогенной природы.

Действие молекул этих веществ на термочувствительные нейроны приводит к тому, что установочная температура становится выше нормального уровня. В результате температура тела может подняться на несколько градусов и у животного развивается состояние, называемое *лихорадкой*. Анестетики и наркотики, например морфин, в противоположность пирогенам вызывают понижение установочной температуры, а следовательно, и температуры тела. Имеют ли эндогенные пирогены и вызываемая ими лихорадка какое-либо приспособительное значение для гомойотермных животных пока окончательно не выяснено. Хотя повышенная температура тела способствует бактериостатическому эффекту, а следовательно, могла бы рассматриваться как полезная в плане борьбы с инфекцией, все-таки лихорадка сама по себе оказывает вредное влияние на ткани организма и нередко служит причиной смерти.

Возможно, покажется удивительным тот факт, что введение пирогенных бактерий повышает температуру тела как эндотермных животных, так и эктотермных. Так, у пустынной игуаны, помещенной в лабораторные условия, имитирующие пустынную

среду, регистрировали температуру тела до введения пирогенных бактерий и после. В ответ на введение бактерий у ящериц появлялась тенденция к перемещению в обогреваемую зону искусственной среды, в результате чего температура тела у них повышалась до необычайно высокого уровня, т. е. развивалась лихорадка. Описанная поведенческая реакция и ее результат – высокая температура – обеспечивают защиту организма против бактериальной инфекции.

Таким образом, хотя у млекопитающих может существовать несколько терморегуляторных центров, наиболее важным принято считать центр, расположенный в гипоталамусе. В многочисленных экспериментах на различных животных было подтверждено, что интегрированный терморегуляторный ответ организма формируется на уровне преоптико-гипоталамической области головного мозга. Этот терморегуляторный гипоталамический центр (гипоталамический термостат) обладает наиболее высокой чувствительностью к температуре.

В заключение необходимо еще раз подчеркнуть, что свойства среды и организмы ее населяющие находятся в тесной связи и взаимозависимости. Это проявляется в том, что, с одной стороны, свойства среды, во-первых, определяют генеральные пути эволюции обитающих в ней животных и, во-вторых, обуславливают формирование эколого-физиологических и морфологических особенностей организмов, населяющих ту или иную жизненную среду. В то же время, с другой стороны, совокупная деятельность оказывает свое влияние на среды жизни. В связи с тем, что животные распространены в разных климатических условиях, в процессе эволюции у них выработались различные приспособительные реакции к температурным, солевым, газовым и другим градиентам среды обитания. Эти механизмы адаптации осуществляются на молекулярно-клеточном, тканевом, системном и организменном уровнях организации живого и всегда направлены на поддержание гомеостаза.

Список литературы

1. Ботязова, О. А. Физиология системы крови (сравнительные, экологические и эволюционные аспекты) / О. А. Ботязова. – Ярославль: ЯрГУ, 2000.
2. Ботязова, О. А. Сравнительная и экологическая физиология животных (теплообмен и терморегуляция) / О. А. Ботязова. – Ярославль: ЯрГУ, 2005.
3. Коштоянц, Х. С. Основы сравнительной физиологии / Х. С. Коштоянц. – М.; Л.: АН СССР, 1950.
4. Проссер, Л. П. Сравнительная физиология животных / Л. П. Проссер. – М.: Мир, 1977.
5. Проссер, Л. П. Сравнительная физиология животных / Л. П. Проссер, Ф. Браун. – М.: Мир, 1967.
6. Сабуров, Г. Е. Механизмы водно-солевого равновесия (вопросы сравнительной и экологической физиологии осмотического баланса) / Г. Е. Сабуров. – Ярославль: ЯрГУ, 1982.
7. Сабуров, Г. Е. Сравнительная физиология органов внешнего газообмена / Г. Е. Сабуров. – Ярославль: ЯрГУ, 1982.
8. Сабуров, Г. Е. Сравнительная физиология пищеварения / Г. Е. Сабуров, О. А. Ботязова. – Ярославль: ЯрГУ, 1984.
9. Сабуров, Г. Е. Сравнительная электрофизиология / Г. Е. Сабуров, О. А. Ботязова. – Ярославль: ЯрГУ, 1986.
10. Строганов, Н. С. Экологическая физиология рыб / Н. С. Строганов. – М.: МГУ, 1962.
11. Физиология человека / Под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. – М.: Мир, 1986.
12. Шмидт-Ниельсен, К. Физиология животных: Приспособление и среда / К. Шмидт-Ниельсен. – М.: Мир, 1982.
13. Эволюционная физиология: в 3 ч. // Руководство по физиологии / Отв. ред. В. Н. Черниговский. – Л.: Наука, 1979.
14. Эккерт, Р. Физиология животных: Механизмы и адаптация / Р. Эккерт, Д. Рэнделл, Дж. Огастин. – М.: Мир, 1991.
15. Экологическая физиология животных: в 2 ч. // Руководство по физиологии / отв. ред. В. Н. Черниговский. – Л.: Наука, 1979.

Оглавление

Глава 1. Жизненная среда организмов	1
Характеристика гидросферы как среды жизни водных животных	3
Характеристика наземно-воздушной среды жизни: почва и атмосфера	16
Глава 2. Газообмен и дыхание.....	19
Внешнее дыхание водных животных	20
Принцип водного дыхания	20
Приспособления к изменению содержания кислорода в воде.....	22
Воздушное дыхание у рыб	25
Принцип воздушного дыхания	28
Дыхание у птиц.....	31
Приспособления к гипоксии.....	34
Глава 3. Циркуляторные системы организмов	37
Типы циркуляторных систем	38
Внутриклеточный транспорт.....	38
Системный уровень организации движения жидкости	39
Показатели сердечной деятельности у разных животных	47
Автоматия сердца. Эволюционные аспекты организации автоматической деятельности	48
Теории автоматии.....	54
Регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы	56

Глава 4. Механизмы регуляции водно-солевого обмена	58
Определение понятий «осмоконформизм», «осморегуляция», «пойкилоосмотичность» и «гомоиоосмотичность»	59
Пресноводная осморегуляция	61
Механизмы осморегуляции у морских организмов	64
Осморегуляция у хрящевых рыб.....	66
Физиологический контроль осморегуляции	69
Глава 5. Питание животных	72
Пищевые потребности животных	72
Потребительские качества пищи	73
Оценка трофической обстановки	74
Спектры питания и пищевая элективность.....	77
Глава 6. Теплообмен и терморегуляция	80
Температурная классификация животных.....	80
Механизмы температурной адаптации у эктотермных организмов	85
Терморегуляция у эндотермных организмов.....	89
Температурная стратегия гетеротермных организмов	97
Нервный контроль терморегуляторных реакций	101
Список литературы.....	109

Учебное издание

Ботяжова Ольга Александровна

**Сравнительная
и экологическая
физиология животных**

Учебное пособие

Редактор, корректор М. В. Никулина
Верстка И. Н. Иванова

Подписано в печать 02.02.10. Формат 60×84 ¹/₁₆.
Бум. офсетная. Гарнитура "Times New Roman".
Усл. печ. л. 6,51. Уч.-изд. л. 5,51.
Тираж 120 экз. Заказ

Оригинал-макет подготовлен в редакционно-издательском отделе
Ярославского государственного университета
им. П. Г. Демидова.

Отпечатано на ризографе.

Ярославский государственный университет
им. П. Г. Демидова.
150000, Ярославль, ул. Советская, 14.

О. А. Ботязова

**Сравнительная
и экологическая
физиология животных**

