МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

В.Н. Романенко

ОСНОВЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФИЗИОЛОГИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Учебное пособие

Томск
2013

УДК 591.1(075.8)
ББК 28.91я73
Р69

Романенко В.Н.
Р69 Основы сравнительной физиологии беспозвоночных : учеб. пособие. – Томск: Томский государственный университет, 2013. – 224 с.

Дано описание физиологии основных органов и систем беспозвоночных животных. В сравнительном плане приведены физиологические свойства покровной ткани, особенности обменных процессов, кровообращения, пищеварения, мышечной ткани, нервной и эндокринной систем.

Для обучающихся по специальности «Биология», специализация «Зоология беспозвоночных», а также интересующихся эволюцией физиологических процессов у животных.

УДК 591.1(075.8)
ББК 28.91я73

© Томский государственный университет, 2013
© Романенко В.Н., 2013

ПРЕДИСЛОВИЕ

Беспозвоночные животные обладают колосальным систематическим разнообразием и находятся на разных ступенях эволюционной лестницы. При относительно стабильном наборе органов у многоклеточных они (органы) имеют отличия в процессах функционирования, что, вероятно, является результатом приспособления вида к разным условиям существования. Сравнительная физиология выявляет общие принципы функциональной организации и координации функциональных систем и рассматривает способы, посредством которых различные организмы осуществляют одинаковые функции.

Протоплазма еще до появления многоклеточных организмов претерпела длительную биохимическую эволюцию, поэтому клетки приобрели необычайно сложную функциональную организацию. На клеточном уровне все организмы имеют больше общих черт, чем различий, и это сходство создает фундамент для эволюционного подхода к изучению физиологии. Клеточная специализация приводит к возникновению разнообразных типов клеток и нередко связана с утратой какой-либо одной функции и с усилением другой. Так, удалось на клеточном уровне выявить разнообразие нейросекреторных клеток центральной нервной системы некоторых беспозвоночных.

На уровне органов животные также проявляют значительное разнообразие в их функционировании. Анализ разрозненных сведений по физиологии разных групп животных позволил выявить тенденции их изменения в разных систематических группах, а также пути эволюции физиологических процессов. Например, органы зрения в ходе эволюции возникали много раз независимо в разных группах животных, при этом они имеют много общих схем функционирования. В мире беспозвоночных становление физиологических процессов идет разными путями, что обусловливает приспособление вида к тем или иным ареалами обитания, но, вероятно, и сами физиологические процессы становятся главными, определяющими какие-то рамки возможности существования.

Сравнительная физиология изучает функции отдельных органов и их систем у разных групп организмов, выявляя общие принципы их функциональной организации. Она рассматривает способы, посредством которых эти организмы осуществляют одинаковые функции; нередки случаи, когда генетически несходные организмы проявляют удивительное сходство своих функциональных характеристик и реакций на одни и те

же внешние раздражители, в то же время близкородственные животные часто реагируют на факторы среды весьма различно. Помимо таких показателей, как свет, температура, напряжение кислорода или гормональное равновесие, используемых в любых физиологических исследованиях, сравнительная физиология анализирует каждую функцию в зависимости от положения животного в филогенетическом ряду. Такой подход позволяет делать весьма оригинальные биологические обобщения.

В данном курсе сравнительной физиологии беспозвоночных будут рассмотрены только наиболее изученные физиологические процессы беспозвоночных. Полностью исключается физиология простейших и многие физиологические процессы у низших беспозвоночных и особенно паразитов. Следует отметить, что интерес к физиологии паразитов в последнее время увеличился. Тем не менее по ряду органов и систем ещё нет сведений, осмысленных по основополагающим физиологическим процессам.

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ПОКРОВНОЙ ТКАНИ

В отличие от хордовых любая покровная ткань беспозвоночных по своему строению или происхождению представляет собой один слой клеток, т.е. однослойный эпителий. И этот один слой клеток осуществляет все функции, свойственные многослойной покровной ткани хордовых. Кроме того, в некоторых группах беспозвоночных покровы обладают ещё рядом функций, которых нет у кожи хордовых. Только для беспозвоночных характерны следующие функции покровной ткани:

а) передвижения, обеспечивающая особым ресничным аппаратом, находящимся на эпителии. Реснички наследуются от простейших и сохраняются у турбеллярий, ряда круглых червей из типа Nemathelminthes, а на личиночных стадиях – у многих водных беспозвоночных от губок до кольчатых червей;

б) питания, т.е. через неё происходит активный или пассивный транспорт питательных веществ, что наблюдается у некоторых водных свободноживущих животных, а также у бескишечных паразитических червей;

в) дыхания; практически у всех беспозвоночных кислород способен проходить внутрь тела через покровы независимо от наличия дыхательной системы, а у некоторых это единственный путь. Кроме того, через покровы удаляется углекислый газ.

Часто однослойный эпителий усиливается специальными выделениями этих же клеток, которые служат дополнительной защитой. Такую роль выполняют:

а) слизь, которая выделяется всеми клетками или некоторыми специализированными. Выделения могут быть постоянными или только в ответ на раздражение. В первом случае она защищает организм от действия окружающей среды, например, от избытка влаги или, наоборот, от высыхания (турбеллярии, дождевые черви и т.д.). Во втором случае слизь защищает от врагов-хищников, так как имеет специальные примеси, обычно вырабатываемые специальными одно- или многоклеточными железами, входящими в состав покровной ткани. Эти добавки являются ядовитыми или неприятными для других животных;

б) быстро затвердевающие вещества, обладающие большой механической прочностью. Такими выделениями покрыты все членистоногие, паразитические и некоторые свободноживущие черви.

В ходе эволюции эктодерма не сразу приобрела чёткую специализацию, позволяющую ей выполнять исключительно функцию покровной

ткани. У низших многоклеточных животных (пластинчатых и губок) функцию покровов выполняет эктодерма, но её клеточный состав непостоянный. Начиная с кишечнополостных, эктодерма имеет постоянный клеточный состав и выполняет покровно-изолирующую функцию, хотя у некоторых кишечнополостных она дополнительно играет роль мышечной ткани, например у гидроидных полипов. Для этого клетки эпидермиса имеют специальные выросты, в которых содержатся сократительные элементы, свойственные мышечной ткани. Благодаря им полипы меняют форму, а некоторые (пресноводные гидры) способны к передвижению. У более высокоорганизованных кишечнополостных сократительная функция покровной ткани исчезает (коралловые полипы) и остаётся только функция защиты.

У плоских червей покровы в зависимости от систематического положения и экологии вида довольно разнообразны как по функциям, так и по строению. Так, у свободноживущих плоских червей, составляющих класс Турбеллярии, довольно часто покровы сохраняют функцию передвижения. В этом случае у покровных клеток имеются реснички. По своему строению покровы турбеллярий могут иметь разное морфологическое строение в виде:

а) чёткого однослойного мерцательного эпителия;

б) погруженного эпителия; в этом случае часть клетки, содержащая ядро, уходит как бы в слой мышц, а остальная часть сливается с другими в единый сплошной покров так называемого синцитиального эпидермиса. Мерцательные реснички могут исчезать, а слившиеся клетки усиливают механическую и защитную функции покрова специальным хитиноподобным эластичным выделением. У плоских паразитических червей покровы обычно без ресничек, представляют собой погружённый эпителий, усиленный выделениями клеток, и называются тегументом. Таким образом, усиливается защитная функция покрова плоских паразитических червей от агрессивной среды их обитания, т.е. организма хозяина. Следует отметить, что у паразитических плоских червей Trematoda, Monogenea и Cestoda и некоторых других покровы не являются производным эмбриональной эктодермы, ресничный эпителий у них в ходе развития сбрасывается на личиночной стадии и заменяется другой тканью мезодермального происхождения, имеющей много сходных черт с тегументом, он называется неодермой (рис. 1, 2). Тегумент (неодерма) обладает важными биохимическими особенностями. У шистозом (*Schistosoma haematobium*) он представляет собой защиту от реакций со стороны хозяина. Тегумент имеет сложную генталаминатную структуру, содержащую пузырьки и гранулы в погружённой части цитоплазмы. Происходит постоянная заме-

на внешних слоёв мембраны. На поверхности тегумента обнаружены различные углеводы и некоторые кислоты. Кроме того, здесь развиты рецепторы как к антигенам группы крови так и к антителам хозяина.

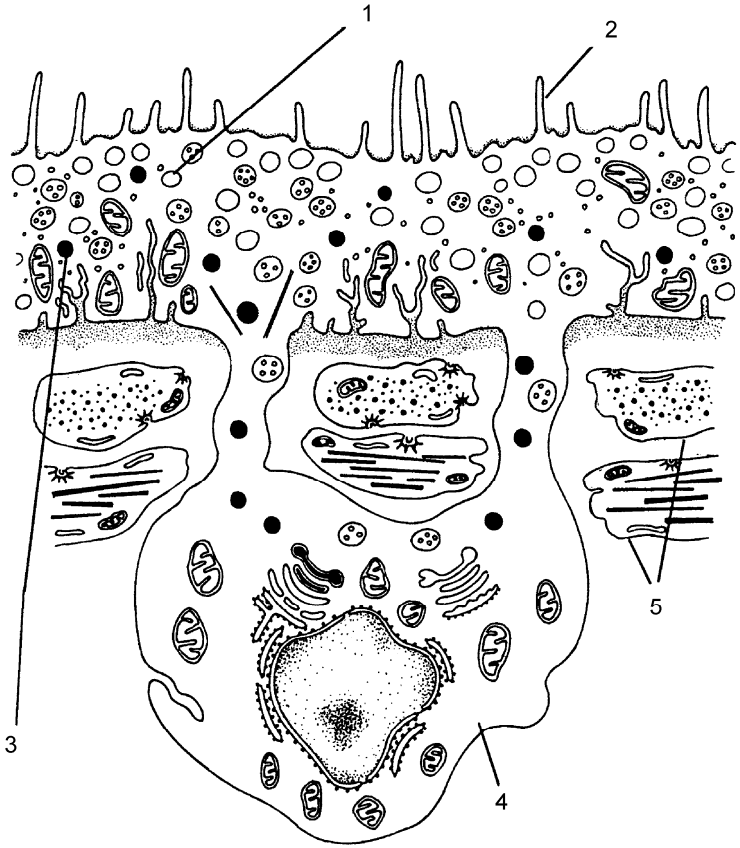


Рис. 1. Схема строения неодермиса Monogenea (по Smyth, Halton, 2002):
1 – неодермис; *2* – складки, или микроворсинки; *3* – электронно-плотные гранулы; *4* – клеточное тело неодермиса; *5* – мускулатура

Постоянная замена мембраны тегумента и оседание на его поверхности молекул хозяина позволяют шистозомам успешно преодолевать иммунную защиту хозяина. Тегумент других трематод изучен слабее, но явно обладает антиферментными свойствами, то же самое имеется и у цестод.

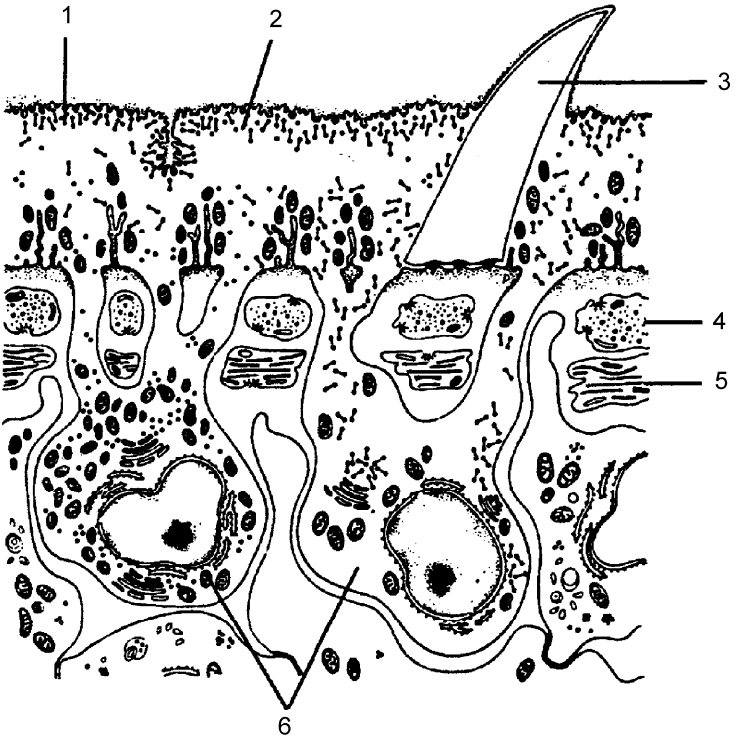


Рис. 2. Неодермис Дигенетических сосальщиков (по Smyth, Halton, 2002):
1 – электронно-плотные гранулы; *2* – неодермис; *3* – неодермальные шипы;
4 – кольцевая мускулатура; *5* – продольная мускулатура; *6* – клеточные тела неодермиса

У бескишечных плоских червей кроме защиты тегумент обладает избирательной проводимостью. В этом случае он имеет ультрамелкие выросты, в которых и происходит избирательная проводимость нужных питательных веществ. Такое явление отмечается, в частности, для ленточных червей (рис. 3).

У скребней покров эктодермального происхождения и представляет собой синцитиальный эпидермис, ультрамелких выростов, как у цестод, нет, но в однослойном тегументе имеется огромное количество митохондрий, обеспечивающих энергией активный транспорт внутрь питательных веществ (см. рис. 4).

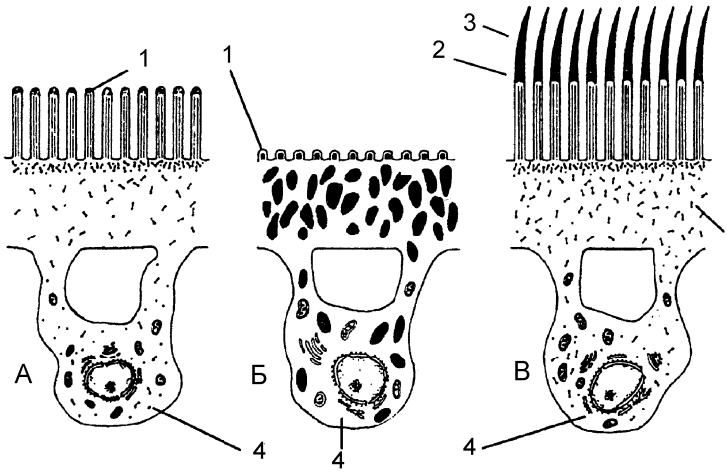


Рис. 3. Схема строения неодермиса Cestoda:
А – Gyrocotylidea; *Б* – Amphilinidea; *В* – Cestoida (по W. Xylander, Герлиц, 2001):
1 – микроворсинки; *2* – микротрихии; *3* – электронно-плотные вершины;
4 – клеточные тела неодермиса

Покров скребней и по строению, и по функциям имеет большое сходство с покровом паразитических нематод, но он более тонкий. Для усиления защитных функций в нём имеются специализированные хитиноподобные вещества, к тому же обладающие специальной проводимостью для питательных веществ.

У круглых червей мерцательный эпителий сохраняется только у нескольких классов: гастропод, киноринхий и в изменённом виде у коловраток. Для большинства видов, в том числе свободноживущих, характерно доминирование защитной функции эпителия. Наиболее выражена она у нематод, где однослойный эпителий образует мощную толстую кутикулу, из-за которой их рост сопровождается линьками, особенно выраженными на преимагинальных стадиях развития.

Снаружи кутикула нематод покрыта тонким слоем липидов (см. рис. 5). Вся кутикула, или кортекс, делится на наружный и внутренний слои. Наружный кортикальный слой состоит из протеинов, близких по структуре к кератину. Внутренний кортикальный слой содержит коллаген и кутикулин. Под ним располагается фибриллярный слой с поровыми каналами, выполняющими транспортную и опорную функции (см. рис. 5, *3*). Далее следует гомогенный слой и под ним – фиброзный слой,

который располагается на базальной мембране и представлен параллельно размещёнными пластинками белка, близкого к коллагену. Базальная мембрана состоит из тонких фибрилл и покрывает сверху гиподерму.

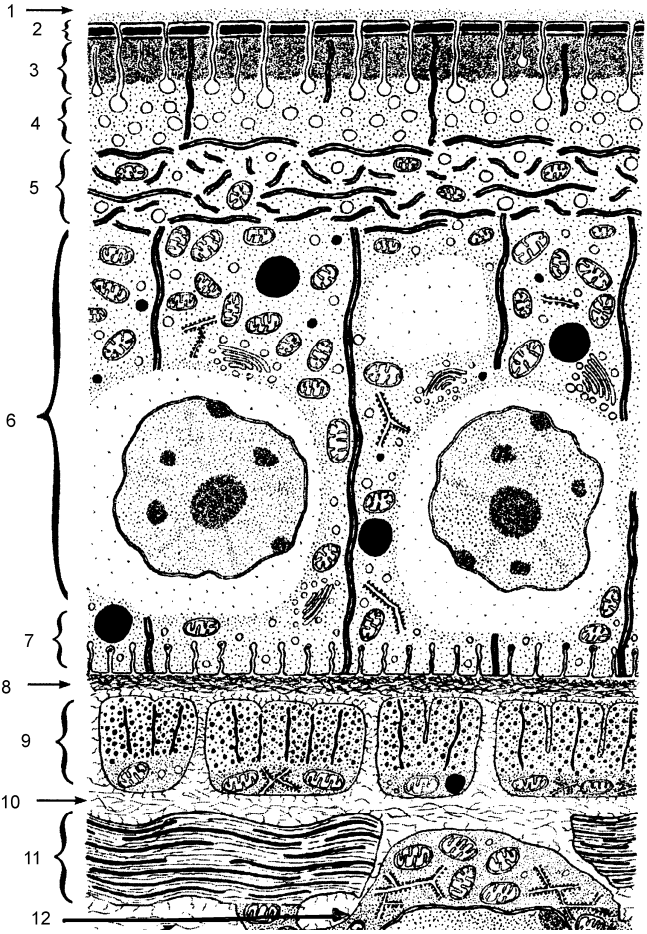


Рис. 4. Схема организации тегумента и кожной мускулатуры скребней (по Никишину, 2008): *1* – гликокалис; *2* – покровный комплекс; *3* – поперечно-полосатый слой; *4* – везикулярный слой; *5* – войлочно-волокнистый слой; *6* – радиально-волокнистый слой; *7* – трубочковый слой; *8* – базальная пластинка; *9* – кольцевая мускулатура; *10* – межклеточный материал; *11* – продольная мускулатура; *12* – мышечная клетка

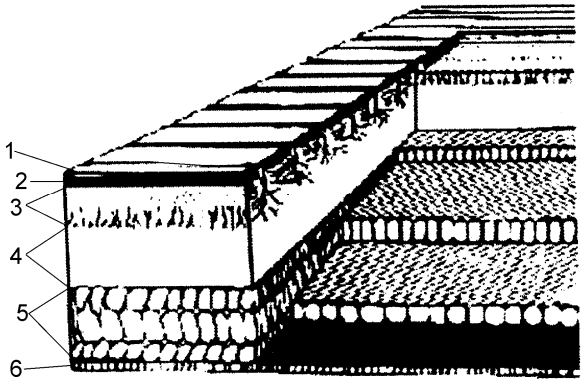


Рис. 5. Кутикула нематоды *Ascaris* (по Никишину, 1996): *1* – наружный кортикальный слой; *2* – внутренний кортикальный слой; *3* – фибриллярный слой; *4* – гомогенный слой; *5* – фиброзный слой; *6* – базальная мембрана

Гиподерма представляет собой синцитиальное образование, так как перегородки между клетками частично или полностью разрушены. В валиках гиподермы (дорсальном и вентральном) проходят самые крупные нервные стволы, а в боковых располагаются экскреторные каналы. Клетки гиподермы продуцируют кутикулу.

В целом кутикула может образовывать поры, точки, ямки, иголочки, боковые выступы различной структуры.

У более высокоорганизованных и свободноживущих немертин кожный эпителий, как у турбеллярий, имеет ресничный покров и, в какой-то мере, способствует движению.

Кольчатые черви имеют тонкий покров. Поскольку эпителий выделяет тонкую кутикулу, не являющуюся надёжной защитой от высыхания, то поверх кутикулы постоянно изливается слизь, которая продуцируется специальными эпителиальными клетками. К тому же покровы обладают хорошей проводимостью для кислорода.

Иглокожие, несмотря на их высокое эволюционное систематическое положение как вторичноротых животных, тоже обладают тонким однослойным покровом, легко проницаемым для воды и продуктов обмена.

В некоторых группах беспозвоночных покровы несут преимущественно функцию защиты и часто усиливаются различными выделениями, образующими довольно прочный поверхностный футляр. В некоторых группах выделения эпидермиса образуют свободнолежащие вокруг тела футляры в виде защитных трубок, как у сидячих полихет, погонофор и т.д.

Покровы членистоногих

Наиболее хорошо изучены покровы у членистоногих, и функция покровов у них несколько иная. Кроме защитной функции, покров несёт также скелетно-опорную. В основе довольно мощного покрова любого членистоногого лежит тоже однослойный эпителий. Всё остальное, что относится к покровно-скелетным образованиям, является продуктом выделения этого однослойного эпителия.

Покровы насекомых в силу огромного их значения и большого разнообразия представителей этого класса изучены хорошо. У всех насекомых покров устроен по общей схеме и состоит из двух частей. Первая часть располагается снаружи, не имеет клеточной структуры и называется кутикулой. Вторая подстилает кутикулу и состоит из живых клеток, представляя однослойный эпидермис. Именно он выделяет наружный слой покрова. Между живыми клетками эпидермиса и полостью тела или другим тканями есть ультратонкий барьер, называемый базальной мембраной. Происхождение базальной мембраны спорное и до конца не выяснено, часть исследователей считают, что она происходит из мезодермы (т.е. из третьего зародышевого листка).

Принято считать, что эти три слоя единое целое, которое составляет скелетно-опорный покров насекомых. Часто все три слоя называют кожей насекомого.

Базальная мембрана очень тонкая – около 0,5 мкм, не имеет упорядоченного строения, даже электронный микроскоп не позволяет обнаружить какой-либо системы в её строении. Базальная мембрана – это аморфное образование, в большом количестве содержащее мукополисахариды (поэтому некоторые считают, что базальная мембрана – это просто выделение клеток гемолимфы).

Над базальной мембраной лежат живые клетки однослойного эпидермиса. Клетки эпидермиса по форме могут быть:

а) столбчатые;

б) уплощенные;

в) многогранные, уплощённые.

Обычно клетки связаны друг с другом особыми межклеточными соединениями. Клетки, входящие в эпидермис, способны к пожизненному делению. При повреждениях они быстро восстанавливают контакт друг с другом.

Эпидермальные клетки имеют постоянную связь с неживой частью кожи, т.е. кутикулой, посредством особых микроворсинок, которые после окончательного формирования кутикулы преобразуются в микроканаль-

цы, пронизывающие всю вышележащую кутикулу. Микроворсинки настолько тонкие, что видны только под электронным микроскопом. Образуют микроворсинки эпидермальные клетки. Микроворсинки наиболее длинные в момент образования новой кутикулы, по мере её формирования они укорачиваются, а на их месте остаются микроканальцы.

Кроме эпидермальных клеток, в эпидермисе есть специализированные, которые образуют:

а) защитные волоски,

б) чувствительные сенсиллы,

в) клетки кожных желёз.

Кожные железы могут быть одноклеточными, но чаще они многоклеточные, имеющие выводные протоки. Главное значение кожных желёз состоит в том, что они совместно с форменными элементами гемолимфы – эноцитами – принимают участие в процессах растворения и формирования кутикулярных слоёв во время линьки насекомого. Но некоторые кожные железы у ряда насекомых выполняют специфические функции по выделению особых веществ защитного назначения, чаще репеллентного свойства, реже привлекающего – аттрактантного, для привлечения особей своего вида.

Базальная мембрана и эпидермис представляют собой живую часть кутикулы. Над ней начинается неживая часть – собственно кутикула, не имеющая клеточного строения, твёрдая и толстая. Как показали специальные исследования, кутикула многослойна и состоит из двух главных неоднородных слоёв (рис. 6).

Самая наружная часть *эпикутикула*, она очень тонкая и многослойная. Под ней находится *прокутикула*, которая тоже неоднородна.

Эпикутикула

Толщина эпикутикулы у насекомых небольшая – от одного до нескольких микрометров, в её составе совершенно нет хитина. Толщина эпикутикулы зависит от влажностного режима среды обитания.

Самый наружный слой эпикутикулы называется *цементным* (рис. 6). Он образуется во время линьки последним, является продуктом выделения кожных желез и состоит из комплекса веществ, сходных с шеллаком. Цементный слой обеспечивает механическую защиту лежащего под ним *воскового слоя* (рис. 6). Толщина этого довольно мягкого слоя варьируется в широких пределах и зависит от экологических условий обитания, а в некоторых случаях именно восковой слой заставляет насекомого жить в определённых условиях влажности и температуры. Восковой слой синте-

зируется во время линьки из водорастворимых предшественников воска в самой эпикутикуле. Предшественники воска выделяются клетками эпидермиса и доставляются на поверхность формирующейся кутикулы по поровым канальцам, но могут доставляться и простой диффузией. Под ним лежит *кутикулиновая пластинка*. Она тоже тонкая и состоит из задубленного хинонами *липопротеина*. Под ней – более толстый *протеиновый слой* (рис. 6). Он, в отличие от других слоёв, обладает более высокой проницаемостью для *воды* и других веществ. Во время линьки между восковым слоем и кутикулиновой пластинкой временно образуется исчезающий затем *полифеноловый слой*. Он жидкий и недолговечный.

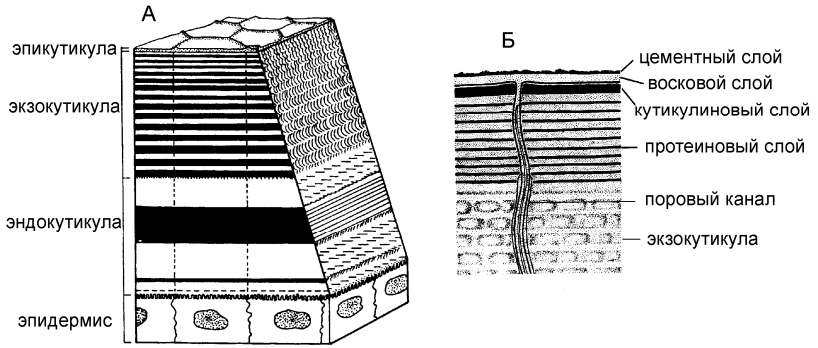


Рис. 6. Схема расположения слоёв кутикулы насекомых (по Gluud, 1996)

Прокутикула

Под эпикутикулой находится *прокутикула*. Она толстая, содержит много воды (30–40%) и состоит из белков, связанных с хитином. Прокутикула, главным образом, выполняет механическую функцию опорно-защитного скелета, но она довольно хорошо проницаема для воды и подразделяется на два слоя:

Первый слой – *экзокутикула* – лежит непосредственно под протеиновым слоем эпикутикулы. Она состоит из хитиново-протеиновых молекул, стабилизированных хинонами, и обычно пропитана пигментами. Поэтому экзокутикула часто окрашена и обладает высокой механической прочностью, т.е. твёрдая. Толщина при этом невелика, обычно значительно меньше лежащего под ней следующего слоя прокутикулы.

Второй слой прокутикулы – *эндокутикула*. Она имеет самую большую толщину и в то же время довольно мягкая, эластичная. Она состоит из тончайших пластинок – *ламелл*, которые образованы полимерными

молекулами хитино-протеинового комплекса. Образуется этот комплекс эпидермальными клетками.

Химический состав кутикулы

Главный компонент кутикулы – это органические вещества. Неорганических веществ в ней меньше, но особенно их мало у сухопутных насекомых. В сумме они составляю меньше 1%, у водных ракообразных их может быть до 30%.

Наиболее важные органические соединения кутикулы – это *хитин*, *белки* и *липиды*. ***Хитин*** составляет от 1/3 до 1/2 веса сухого материала кутикулы. Он совместно с белками формирует основную часть наружного скелета членистоногих. Хитин в чистом виде представляет собой порошок, флюоресцирующий под действием ультрафиолета голубым светом.

Хитин нерастворим в воде, щелочах, органических растворителях. Его растворяют лишь крепкие неорганические кислоты с образованием коллоидной массы. По химической природе хитин – это высокомолекулярный полисахарид, полное название которого – *поли-N-ацетил-d-глюкозамин*.

В 1962 г. Candy и Kilby установили пути образования, т.е. синтеза хитина у насекомых. Краткая схема следующая: исходный продукт для синтеза хитина – это глюкоза, она преобразуется во фруктозу-6-фосфат, который подвергается аминированию и ацетилированию с образованием фосфорилированого N-ацетилглюкозамина. Он соединяется с уридинфосфатом и, полимеризуясь, образует хитин. В синтезе участвует АТФ, коэнзим-*А*. Последний участвует в переносе ацетильных групп, а необходимые аминогруппы поставляет аминокислота глутамин.

Образующиеся молекулы хитина объединяются в строго организованные нитчатые или пластинчатые мицеллы. Нитчатые мицеллы называют миофибриллами, при их определённом расположении и организации взаимных связей, с помощь водородных связей, образуются пластинчатые мицеллы. В зависимости от фотопериода слои хитина имеют разную направленность, с поворотом на 180° относительно друг друга, в результате они по-разному пропускают свет, и под световым микроскопом видна исчерченность хитина. Пластинчатые мицеллы образуют видимые в обычный микроскоп слои ламелл, которые на растяжение лишь в 10 раз менее прочные, чем сталь. Для сравнения: железо в 30–40 раз по прочности на растяжение уступает стали.

Белок. В кутикуле белка много, он составляет от 1/4 до 1/2 от сухого веса кутикулы. Белок кутикулы имеет две фракции. Одна фракция представлена водорастворимыми сложными, многокомпонентными белковыми соедине-

ниями, называемыми артроподином. Сединяясь с хитином, он формирует полимерный комплекс, который очень хорошо укрепляет хитин.

Другая фракция представляет собой нерастворимые в воде многокомпонентные белковые соединения, в состав которых входит и белок резилин. Он в большом количестве присутствует в наиболее эластичных участках скелета и крыловых сочленениях кутикулы. В эту фракцию также обязательно входит белок кутикулин, который придает жесткость.

Липиды. В основном липиды содержатся в восковом слое эпикутикулы. В составе кутикулярных липидов обнаружены свободные жирные кислоты, эфиры жирных кислот, углеводороды, диоловые спирты, стерины. Восковой слой формируется различными сочетаниями липидов, поэтому у каждого вида он видоспецифический. Химический состав воскового слоя определяет температуру его плавления. У насекомых её значения лежат в пределах от 36 до 109°С.

От температуры плавления зависит способность воскового слоя удерживать влагу внутри организма, так как именно этот тонкий слой препятствует выходу влаги наружу, в то время как остальная часть кутикулы легко проницаема для воды как вовнутрь, так и наружу. При плавлении воскового слоя он теряет способность препятствовать испарению, и насекомое быстро гибнет от иссушения. В ряде случаев именно низкая температура плавления воскового слоя заставляет насекомых вести ночной образ жизни или делает невозможным обитание насекомых северных широт на юге. Наиболее высокая температура плавления воскового слоя отмечается у насекомых, способных вести активный, открытый образ жизни в условиях жаркого и сухого климата.

Проницаемость кутикулы

Несмотря на внешнюю прочность и кажущуюся непроницаемость кутикулы, она всё же проницаема для химических веществ. Проникать сквозь кутикулу могут различные вещества в результате пассивного или активного переноса химических молекул.

Пассивный перенос осуществляется в результате разного градиента концентраций. Поэтому пассивный перенос зависит от разности концентраций веществ по обе стороны кутикулы. Оказывают влияние на пассивный перенос толщина кутикулы и площадь, на которой наблюдается диффузия. Как и любой материал, кутикула способна препятствовать пассивному переносу, т.е. у неё есть свой коэффициент диффузии, который зависит также от природы проникающего вещества и температуры.

Обычно для расчёта используют формулу

$$P = \frac{(R_1 - R) \times K}{S \times l},$$

где P – проницаемость кутикулы для данного вещества (скорость диффузии, т.е. количество вещества, перенесённого за единицу времени через единицу площади кутикулы); R_1–R – разница концентраций проникающего вещества между сторонами кутикулы; K – коэффициент диффузии; S – площадь, на которой идет диффузия; l – толщина кутикулы в месте диффузии.

Специальные расчёты показали, что проницаемость наружной кутикулы довольно низкая, но в области трахеол она высокая, так как там они не имеют эпикутикулы и экзокутикулы. Низкомолекулярные вещества, в том числе растворители, проникают внутрь быстрее, чем высокомолекулярные.

Проникновение веществ сквозь кутикулу может происходить и на основе осмотических явлений, т.е. в результате действия осмотических сил. Это явление довольно сложное, но у насекомых оно присутствует.

Ещё один путь проникновения веществ сквозь кутикулу – это перенос молекул в результате действия электрических сил. Такой перенос возможен только для веществ, легко диссоциирующих на ионы. При этом может возникнуть довольно значительная разность потенциалов между внутренней и наружной сторонами кутикулы. Специальные измерения показали, что разность потенциалов может составлять 150–200 мВ и даже больше.

У насекомых зафиксирован перенос молекул и в противоположном направлении, т.е. против направления действия осмотических, электрических сил и пассивного переноса. Считается, что в этих случаях перенос веществ происходит на основе активного транспорта веществ особыми молекулами, за счёт энергии, выделяемой эпидермальными клетками. Избыток энергии в них образуется при обмене веществ. Наиболее часто такой способ переноса нужных веществ присутствует у водных членистоногих, возможно, и у паразитических беспозвоночных. Особое значение для воздушно обитающих членистоногих (насекомых в первую очередь) имеет способность абсорбировать воду из окружающей среды, т.е. из воздуха, при этом взрослые насекомые и другие членистоногие обладают разной способностью к абсорбции. Так, многие насекомые, живущие в условиях нормальной влажности, могут поглощать влагу из воздуха через кутикулу при относительно высокой относительной влажности. Например:

– мучной хрущ насыщается влагой при относительной влажности от 88% и выше;

– клещи, в том числе иксодовые, – от 92%;

– личинки кобылок (прямокрылые) – от 82%;

– некоторые пустынные виды насекомых – от 50%.

В этом процессе большую роль могут играть, конечно, трахеи, но и при их выключении насыщение тоже происходит успешно.

Восковой слой эпикутикулы не является барьером для паров воды, находящейся в воздухе. Как показали специальные исследования, у живого насекомого он представляет собой надежный барьер для воды, находящейся внутри тела насекомого, т.е. препятствует её испарению через покровы из организма, но не является преградой для её проникновения внутрь. Кроме парообразной воды, сквозь кутикулу легко проникает и мелкокапельная вода. Причём вода может избирательно изыматься даже из растворов. Так, у таракана за 10 минут вода изымается из капельки 1%-ного раствора соляной кислоты. Расчёты показывают, что процесс отсасывания воды идет против осмотических сил, имеющих величину в 300 атмосфер.

Долгое время механизм транспорта воды сквозь восковой слой был непонятен. В середине XX в. Бимент (Beament, 1954) предложил гипотезу, объясняющую механизм проникновения капельной воды. Он предположил, что всё зависит от ориентации молекул воскового слоя кутикулы.

При нормальном положении без контакта с водой гидрофобные группы $–CH_3$ восков обращены наружу, а гидрофильные –ОН – внутрь. При таком положении молекул их проницаемость для воды минимальная, при контакте с ними капелька воды образует шарик, а угол контакта с поверхностью кутикулы составляет приблизительно 130°. После некоторого короткого времени начинает происходить изменение ориентации молекул поверхностного воскового слоя (рис. 7). Гидрофильные концы поворачиваются наружу, контактируя с капелькой, и она начинает растекаться, через 3 минуты все близлежащие молекулы разворачиваются и угол контакта становится равным 30°. Затем липидные молекулы начинают обтекать капельку со всех сторон, и вода как бы погружается в восковой слой, окружённая его молекулами.

По мнению Бимента, дальнейший перенос молекул воды через кутикулу в гемолимфу осуществляется свободными белками кутикулы, которые присоединяют к себе молекулы воды в результате процесса гидратации. Пройдя сквозь кутикулу, они отдают воду в гиподерму и гемолимфу в процессе дегидратации и, по-видимому, возвращаются вновь в прокутикулу. Процессы гидратации и дегидратации, вероятно, повторяются многократно и требуют затрат энергии, которая поступает из клеток эпидермиса. Поровые канальцы кутикулы играют не последнюю роль в этом процессе.

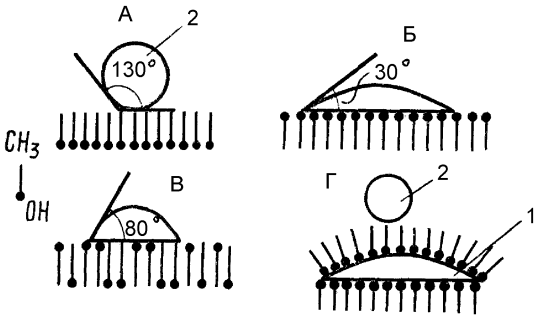


Рис. 7. Зависимость гидрофобных и гидрофильных свойств эпикутикулы от ориентации липоидных молекул в поверхностном монослое (по Beament, 1954): *А* – максимально гидрофобная поверхность; *Б* – максимально гидрофильная поверхность; *В* – начальная стадия растекания капельки воды по эпикутикуле; *Г* – проникновение первой капельки воды. *1* – погрузившаяся первая капелька воды; *2* –капелька воды на поверхности эпикутикулы

Кроме постэмбриональных фаз, способностью абсорбировать воду обладают отложенные яйца насекомых, но только в особый период эмбриогенеза. У одних видов способность пропускать воду через покровы яиц наступает через 60 часов после яйцекладки, у других – через более продолжительное время. Период пропускания воды (насасывания) также ограничен во времени, наиболее часто он происходит, когда не развит эндохорион или, наоборот, когда он разрушается. У всех видов вода никогда не проникает внутрь яйца после завершения формирования серозной оболочки эмбриона.

Местом проникновения воды у многих видов является вся поверхность яйца, но у некоторых она проходит только через особый участок, который называется в этом случае *гигропиль*.

Особенности покровов водных членистоногих

Наиболее трудно защититься от проникновения излишков воды внутрь пресноводным членистоногим. Пресная вода в силу законов осмоса стремится внутрь тела, где в клетках и полости тела всегда концентрация солей выше, чем в окружающей среде, поэтому им нужна защита от проникновения воды. В качестве защиты от избытка влаги у ряда видов выступает развитый восковой слой эпикутикулы, у других защитное значение имеют особо плотные не смачивающиеся волоски на теле, которые изолируют

воздушной прослойкой тело от прямого контакта с водой. Но некоторые виды не имеют мощного гидроизолирующего воскового или волоскового слоев. В их организме есть система быстрого удаления избытка воды, для этого обычно используются мальпигиевые сосуды.

У водных беспозвоночных, в том числе и членистоногих, покровы обладают неодинаковой проницаемостью для ряда простых веществ, например NaCl, K^+, Ca^{++} и т.д. У морских животных покровы надёжно защищают организм от избытка этих ионов и веществ, а у некоторых эти вещества легко проникают, но быстро удаляются экскреторными системами. Пресноводные же не защищены от проникновения этих веществ, особенно Na^+, которого в пресной воде очень мало; они обладают способностью избирательно проводить сквозь покровы в нужном количестве эти ионы, особенно при их недостатке в пище.

Кутикула для воды, в силу малых размеров её молекул, более проницаема, чем для других веществ, молекулы которых имеют бóльшие размеры. Это показывают практические измерения и расчёты. Но для ряда веществ обнаружено, что совместное проникновение двух плохо проникающих сквозь кутикулу веществ может резко повышаться. Например, смесь спирта с керосином очень быстро проникает в личинки мясных мух. Это свойство *потенцированного синергизма* широко используется для повышения эффективности инсектицидов. В настоящее время все инсектициды представляют собой смесь двух веществ. Лишь ДДТ очень легко проникает через кутикулу. Считается, что это обеспечивается растворимостью ДДТ в восках эпикутикулы. Особенно быстро он проникает в утончённых местах, например, у основания щетинок, около протоков кожных желёз, сочленовных мембран и т.д. К тому же, хитин сам способен абсорбировать ДДТ.

Формирование кутикулы

Процессы образования новых покровов или кутикулы у беспозвоночных, имеющих твёрдые покровы и чей рост сопровождается линькой, имеют сходную схему. Наиболее изучен процесс замены покрова у насекомых.

Главную роль в формировании новой кутикулы играют эпидермальные клетки. Перед линькой они увеличиваются в размерах и митотически делятся, но не у всех видов, например, у личинок мух их число стабильно. Начало линьки характеризуется появлением небольшой щели между эпидермальными клетками и кутикулой. Эта щель появляется либо в результате отслоения, либо небольшого растворения кутикулы.

В пространство между эпидермисом и кутикулой изливается продукт секреции кожных желёз – экзувиальная жидкость; сами железы, как отмечали выше, бывают одно- и многоклеточными. Экзувиальная жидкость накапливается у них в вакуолях и выводится в нужный момент через специальные протоки. В экзувиальной жидкости есть специальные вещества (ферменты), которые должны растворять белки и хитин старой кутикулы, но они действуют не сразу, а только после того как эпидермальные клетки начнут выделять вещества новой кутикулы, из которых образуется в первую очередь протеиновый слой новой эпикутикулы. После его образования ферменты экзувиальной жидкости активируются и начинается быстрое растворение старой прокутикулы, её внутреннего слоя – эндокутикулы. Одновременно с растворением эндокутикулы заменяемой кутикулы идёт откладка слоёв новой кутикулы. Формируются все слои эпикутикулы, экзокутикулы и большая часть эндокутикулы. Экзувиальная жидкость способна растворить лишь внутреннюю часть кутикулы, т.е. эндокутикулу и небольшую часть экзокутикулы, поэтому многим членистоногим не без труда приходится вылезать из старой шкурки, которая состоит из эпи- и экзокутикулы. Обычно эту остаточную шкурку называют *экзувиальной*.

У крупных водных членистоногих экзувиальная шкурка, в отличие от большинства насекомых, лопается при линьке во многих местах, и её приходится по частям долго сдирать, соскребать с новой кутикулы. У термитов в гнезде всегда есть особая группа рабочих особей, которые помогают линяющему термиту снимать остатки старой кутикулы с различных частей тела.

После выхода из нерастворённой, старой кутикулы у насекомого обычно ещё не полностью сформированы слои новой кутикулы. Так, восковой слой формируется уже после линьки, а наиболее долго формируется внутренний слой прокутикулы – эндокутикула. Отложение этого слоя идёт вокруг микровыростов эпидермальных клеток, которые затем сохраняются в виде микропор.

При формировании новой кутикулы клетки эпидермиса работают очень согласованно, у них есть *градиент фактор*, который заставляет их формировать все структурные образования кутикулы. У насекомых скульптурные структуры кутикулы часто являются видоспецифичными и внутри вида варьируют в узких пределах.

Сквозное повреждение покровов при ранениях членистоногого не всегда приводит его к гибели. Насекомые способны довольно быстро восстанавливать целостность покровов и даже скульптурные образования. В первую очередь при ранениях у насекомого закупоривается рана для предотвращения вытекания гемолимфы. В закрытии раны участвуют

клетки гемолимфы и клетки жирового тела. Затем временный тромб замещается соединительной тканью, которая формируется этими же клетками, после чего начинают усиленно делиться клетки эпидермиса, а при больших повреждениях – даже активно перемещаться к ране и закрывать её снизу. После заполнения всего поврежденного участка клетками эпидермиса они начинают выделять все слои кутикулы, как при линьке, и новая кутикула постепенно замещает соединительную ткань. После завершения формирования участка кутикулы он склеротизируется, задубливается и окрашивается, хотя долгое время его цвет несколько отличается.

Склеротизация кутикулы

Вновь образованная кутикула всегда мягкая и часто бесцветная. Процесс затвердевания, или *склеротизация кутикулы*, довольно длительный и занимает от нескольких часов до нескольких суток в зависимости от её толщины и размеров насекомого, но крылья, например у стрекоз и бабочек, затвердевают довольно быстро.

В результате склеротизации кутикула приобретает все свойства покровов членистоногого, самыми главными из которых являются опорно-скелетная и изолирующая функции. Она становится прочной и малопроницаемой, но сочленовные участки остаются довольно эластичными. Часто одновременно со склеротизацией идёт и окрашивание кутикулы.

Склеротизация обеспечивается специальными белками, которые тесно связаны с хитином. Эти белки под действием склеротизирующих агентов превращаются в склеротины и связывают свободные аминогруппы белков, как бы формируя поперечные мостики между белковыми цепями и создавая при этом прочно сшитую структуру. Склеротизирующие агенты тоже принимают участие в упрочении кутикулы, заполняя пустоты между белками или мицеллами хитина, они механически усиливают кутикулу.

В типе членистоногих склеротизирующие агенты кутикулы в разных систематических группах неодинаковы и химический состав многих из них не расшифрован.

Склеротизирующим агентом у тараканов в оотеках являются дезаминированные полифенолы и их производные – хиноны, у самих тараканов, другие вещества близки к оотечным. В оотеках хиноны синтезируются из растворённого в гемолимфе тирозина, который под действием специального фермента тирозиназы превращается в дигидроксифенилаланин (ДОФА). Далее он преобразуется в дифенолы органических кислот, а они уже превращаются в хиноны. Затвердевание кутикулы в оотеках тараканов осуществляется в основном с помощью хинона *протокатеховой кислоты*.

Склеротизация пупариев синих мясных мух семейства Calliphoridae осуществляется главным образом *азотосодержащим хиноном N-ацетилдофамином*. Он тоже синтезируется из тирозина.

У ракообразных, кроме процессов склеротизации, т.е. задубливания и упрочения кутикулы, происходит кальцификация наружного хитинового покрова. Для этого раки задолго до линьки запасают в организме соединения кальция, обычно в специальных образованиях. Процесс накопления кальция всегда идет под контролем гормонов. У десятиногих раков этот гормон образуется в глазных стебельках. По-видимому, он увеличивает избирательную проницаемость ионов Ca^{++} через кутикулу вовнутрь. Кальций как неорганическое вещество значительно увеличивает механическую прочность скелета, который становится очень твёрдым.

Пигменты и окраска покровов

Склеротизация покровов идёт одновременно с окрашиванием, причём ряд красителей также принимает участие в склеротизации кутикулы. Окраска насекомых весьма разнообразная, особенно у дневных, в том числе, у чешуекрылых. Хотя имеется довольно много однотонно серых и чёрных видов.

Пигменты обычно создают однотонную окраску. Кроме пигментов, окраску у насекомых создаёт и структура поверхности, которая за счёт особенностей микроскопического строения поверхности кутикулы вызывает явления интерференции, дифракции, или рассеивания света, благодаря чему образуются переливчатые, блестящие цветовые окраски. Такая окраска называется *структурной*. Следует отметить, что в чистом виде структурная окраска встречается редко, обычно она сочетается с пигментной, усиливая или модифицируя её.

Пигменты могут находиться в разных частях тела насекомого. Часто они находятся в экзокутикуле, реже – одновременно в экзо- и эндокутикуле. Такая окраска называется *кутикулярной*. У некоторых насекомых пигменты находятся в эпидермисе – это *эпидермальная* окраска. Чтобы она проявилась, вся кутикула или только отдельные участки должны быть бесцветными. Ещё реже пигменты находятся в гемолимфе, или жировом теле, или в кишечнике, в этом случае окраска называется *субэпидермальной*. Обычно в чистом виде эпидермальной и субэпидермальной окраски не бывает, но когда они частично присутствуют, окраска насекомого становится пятнистой и разноцветной.

Пигменты, встречающиеся у насекомых

У насекомых встречаются несколько типов пигментов, обеспечивающих высочайшее разнообразие цветовых гамм их окрасок. Одну из групп пигментов образуют *каротиноиды* (липохромы), они представляют собой *нерастворимые в воде растительные пигменты*, образованные высокомолекулярными углеводами. Они часто связаны с белками, образуя каротин-альбумины. Каротиноидов две группы: это *бескислородные* и *кислородосодержащие каротины*.

К ***бескислородным каротинам*** относят следующие пигменты: β-*каротин*, придающий оранжево-жёлтую окраску телу, и *ликопин*, окрашивающий покровы в красный цвет. Оба пигмента отличаются друг от друга только структурой их молекул.

К этой же группе относится и α-*каротин*, тоже отличающийся от вышеназванных структурой формулы. Этот пигмент характерен для жуков семейства Coccinelidae (жуки коровки). Бескислородные каротины не синтезируются насекомыми, они их получают из кормовых растений, а хищники – из своих жертв – фитофагов.

Кислородосодержащие каротины часто называют *ксантофиллами.* К этой группе относят *лютеин, виалаксантин* и *астаксантин.* Первые два имеются у растений, а последний встречается у микроорганизмов; возможно, что насекомые получают его от них.

В группу ***водорастворимых пигментов*** входят *флавоноиды*, которые насекомые заимствуют из растений. Флавоноиды являются производными желтого пигмента *флавона* (2-фенилхромона). Обычно флавоноиды встречаются редко и в небольшом количестве. Они присутствуют у некоторых бабочек семейства Satyridae (бархатницы). Из их крыльев выделены пигменты *лютеолин* и *трицин.*

Другую группу пигментов представляют *антрахиноны и афины*. Эти пигменты тоже распространены в растительном царстве, но найденные у насекомых виды антрахинонов в растениях не встречаются. По-видимому, антрахиноны, свойственные им, образуются у них путём преобразования растительных антрахинонов.

Одим из самых известных антрахинонов является пигмент *кошениль* (карминовая кислота), получаемый из кокцид *Dactylopius coccus*.

Полимерные антрахиноны называются *афинами.* Они встречаются в гемолимфе некоторых тлей и придают им тёмные тона, но пигмент малоустойчив. Встречаются и устойчивые афины, их называют *эритроафинами,* которые дают карминово-красные тона. Такой пигмент присутствует в гемолимфе свекловичной тли.

К группе ***азотосодержащих пигментов*** относят *птериновые* пигменты. Они являются производными птерина. Эти пигменты могут накапливаться в кутикуле и эпидермальных клетках. Птериновые пигменты самые сложные по структуре их формулы. Условно их делят на 2 группы.

Первая группа включает в себя *лейкоптерины*, которые дают обычно светлые тона:

а) белый *лейкоптерин*;

б) белый *изоксантин*;

в) жёлтый *ксантоптерин*.

Все три лейкоптерина свойственны бабочкам из семейства Белянки (Pieridae), при этом изоксантин и ксантоптерин встречаются в других семействах отряда Чешуекрылых, изредка – в других отрядах насекомых.

Пигменты второй группы придают насекомым более тёмные тона, ими являются *эритроптерины*. Из насекомых выделены:

а) *эритроптерин*, придающий красный цвет некоторым клопам и крыльям бабочек;

б) *биоптерин*, имеющий тоже красный цвет, он встречается в покровах у двукрылых и глазах некоторых насекомых;

в) *сепиаптерин*, придаёт более светлые тона, в том числе желтый цвет.

Часто птерины у насекомых присутствуют в смеси с каратиноидами и меланинами. Смесь этих пигментов может создавать удивительные оттенки в покровах и крыльях.

Оммохромы представляют собой группу пигментов, имеющих обычно коричневые, желтые или красные цвета. Встречаются оммохромы в покровах и в фасеточных глазах членистоногих. Обычно оммохромы бывают связаны с белками, образуя хромопротеины.

Меланины придают покровам коричневую, коричневато-красную или чёрную окраску. Меланины обычно синтезируются во время линьки насекомого, затем окисляются кислородом воздуха и приобретают цвет. Они могут участвовать также в склеротизации покровов.

Изменение окраски у беспозвоночных. Некоторые беспозвоночные способны к изменению окраски, таковые известны среди многих высших раков, головоногих моллюсков, пиявок, иглокожих, полихет (многощетинковых кольчатых червей) и даже среди насекомых (чаще – личинок).

Быстрое изменение окраски связано в основном с деятельностью специальных органов, которые получили название *хроматофоры*. Они представляют собой специальные пигментные клетки, расположенные в покровах, либо в более глубоких тканях, которые имеют способность к перераспределению содержащихся в них пигментов. Обычно хроматофоры

содержат один тип пигмента, но бывают пигментные клетки, содержащие несколько разных пигментов.

Пигменты в хроматофорах могут находиться в концентрированном, так называемом *зернистом* состоянии и представляют собой мельчайшие шарики, или в *сетчатом* состоянии, когда он распределён по большой поверхности. В первом случае окраска практически не проявляется, а во втором – проявляется в максимальном насыщении. Обычно такое явление имеет место при физиологическом изменении окраски.

В других хроматофорах пигмент может просто накапливаться или разрушаться, что тоже приводит к относительно медленному изменению окраски. Такое явление часто происходит при морфологическом изменении окраски.

Хроматофорные клетки могут быть разных типов. Наиболее часто распространены у беспозвоночных два типа таких клеток. У мягкотелых головоногих моллюсков хроматофор представляет собой более-менее круглую клетку, в которой находится пигмент (рис. 8). К стенке клетки радиально подходят мышечные волокна. Стенки этих клеток имеют очень эластичную оболочку, лежащую поверх клеточной мембраны, которая при минимальном объёме клетки может быть собрана в складку. Когда мышечные волокна получают раздражение, вызывающие их сокращение, они растягивают эластичную оболочку клетки и клеточную мембрану и объём хроматофорной клетки увеличивается, при этом её диаметр возрастает в 16–20 раз. В результате пигмент занимает большую площадь и меняется общая окраска покрова животного. Следует отметить, что химическая формула многих пигментов головоногих не расшифрована. Известно, что они относятся к группе оммохромов. Хроматофоры у головоногих могут иметь разные пигменты, отличающиеся по цвету (красный, коричневый и желтый), поэтому у них может быть очень переливчатая, легко меняющаяся разнообразная окраска.

Второй тип хроматофоров свойствен беспозвоночным с относительно мягкими покровами. Хроматофоры представляют собой или одиночные клетки, или слияние нескольких клеток, имеющих очень сильное разветвление в виде длинных выростов. При наличии таких хроматофоров окраска зависит от распределения пигментов по отросткам и от состояния пигмента, т.е. от того, в каком состоянии – сетчатом или зернистом – находится пигмент (рис. 9). Этот тип хроматофоров есть даже у раков, несмотря на то что они имеют довольно твердые покровы. Но у раков часто в хроматофоре имеется не один, а два и даже больше разных пигментов, при этом каждый пигмент при раздражении занимает свои отростки, а при его отсутствии они все вместе находятся в центре клетки в зернистом

состоянии. Набор пигментов различается у разных видов, и в зависимости от места обитания имеются внутривидовые отличия. Чаще всего у раков обнаруживают желтый и красный пигменты, представляющие собой каротиноиды, связанные с белками, и также часто встречается вместе с ними белый отражающий пигмент.

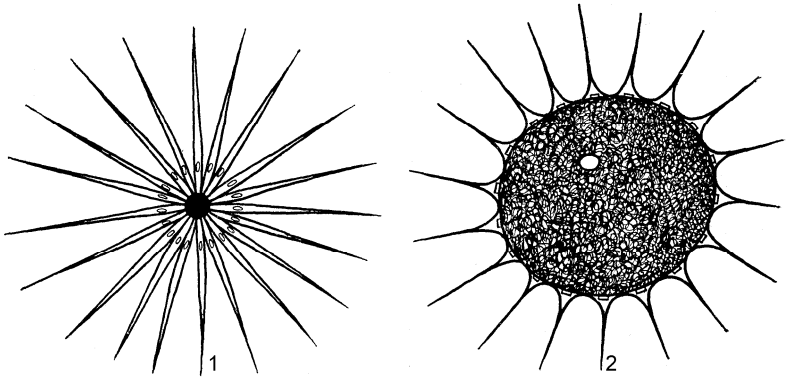


Рис. 8. Хроматофор головоногого моллюска (по Bozler, 1929):
1 – пигмент сконцентрирован; *2* – пигмент диспергирован

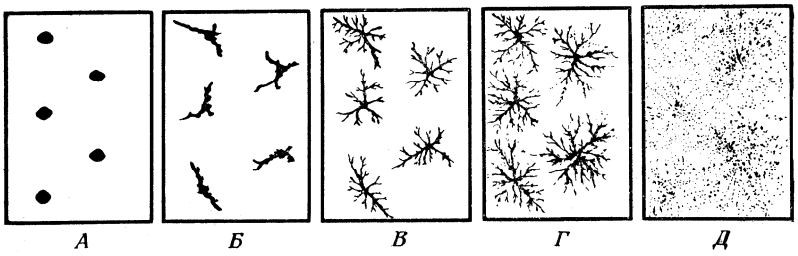


Рис. 9. Разные состояния меланофоров в зависимости от степени дисперсности пигмента (по Matsumoto, 1954): *А* – зернистое; *Б* – зернисто-звёдчатое; *В* – звёздчатое; *Г* – сетчато-звёздчатое; *Д* – сетчатое

У большинства Десятиногих раков (отряд Decapoda) есть ещё прозрачный синий пигмент, являющийся водорастворимым комплексом каротиноида с белками, который под воздействием тепла или спирта очень быстро превращается в жирорастворимый красный пигмент. Кроме вышеприведённых пигментов, у раков встречаются оммохромы и меланины.

Изменение окраски под воздействием абиотических факторов

Окраска беспозвоночных кроме внутренних причин может вызываться и абиотическими факторами, например температурой. Обычно понижение температуры окружающей среды вызывает потемнение окраски, а повышение приводит к осветлению, но встречаются и исключения, т.е. понижение температуры вызывает осветление, а увеличение – потемнение. Зато у некоторых креветок и равноногих раков изменение температуры в любую сторону вызывает потемнение окраски.

Некоторые насекомые меняют окраску при изменении температуры. Так, палочники при температуре 15°С имеют чёрную, а при 25°С – зелёную окраску. Следует отметить, что насекомые могут менять окраску только тогда, когда пигменты находятся в гиподерме, жировом теле или в других живых тканях.

Влажность воздуха тоже может вызывать изменение окраски у сухопутных беспозвоночных. Обычно при увеличении влажности воздуха животные темнеют, а при уменьшении – светлеют.

У некоторых животных, ведущих полуприкреплённый образ жизни, тактильное раздражение, которое они получают во время прикрепления, тоже может приводить к изменению окраски. Обычно они темнеют, когда свободно плавают, и светлеют, когда прикрепляются (например, паразитические раки, живущие на медузах).

Свет также имеет очень сильное влияние на хроматофорные системы. Однако свет у большинства животных воздействует опосредованно, воспринимаясь глазами, а от них информация передаётся в центральную нервную систему. У водных животных воздействовать может и свет, отражённый от фона. Лучше всего воспринимается разница между верхним светом и отражённым снизу или от дна. Чем больше разница между верхним светом и отражённым, тем больше темнеют животные. Это наблюдается у креветок и даже у палочников. Некоторые животные могут приспосабливаться к цвету фона, например, некоторые тропические крабы могут сливаться с черным, белым, красным и желтым фонами. Головоногие моллюски приобретают даже пятнистую окраску в соответствии с таковой фона. По-видимому, хроматофоры, несущие разные пигменты, по-разному реагируют на соответствующее раздражение или управление ими осуществляется разными путями: центральной нервной системой и только внешними факторами. Единообразия в разных систематических группах беспозвоночных не бывает. Сильно влияет на состояние хроматофоров общее возбуждение. Например, кальмары и каракатицы переливаются красным цветом в присутствии своих врагов и хищников. В брачный период они от перевозбуждения тоже переливаются разными цветами.

ПИЩЕВАРЕНИЕ

Пищеварение – это особый процесс, в ходе которого макромолекулы питательных веществ с помощью специальных ферментов расщепляются до простых форм, которые могут участвовать в метаболизме. Ферменты, участвующие в процессе такого расщепления, относятся исключительно к гидролитическому типу.

Макромолекулы пищевых масс представляют собой различные углеводы, белки, жиры и нуклеиновые кислоты. Животные потребляют неодинаковую пищу с разным соотношением названных компонентов и поэтому в каждой группе животных имеется свой набор ферментов. В составе ферментов отражаются сложный характер влияния адаптации к разным видам пищи и эволюционное происхождение вида.

Пищевартельные системы бывают двух типов:

1. ***Внутриклеточная*** пищеварительная система. Она имеется у всех простейших. У них вокруг пищевого комка, или раствора, образуется пищеварительная вакуоль. Такая же система имеется у губок, частично сохраняется у кишечнополостных. Внутриклеточное пищеварение также развито у некоторых бескишечных ресничных червей (турбеллярий). Как дополнительное оно встречается и у некоторых высших беспозвоночных, даже у тех, у которых хорошо развит пищеварительный тракт, что наблюдается у немертин, иглокожих, некоторых кольчатых червей и во многих группах моллюсков. Вероятно, наблюдается оно и у паукообразных. Но у головоногих моллюсков, ракообразных, насекомых и нематод внутриклеточное пищеварение встречается очень редко.

Считается, что в пищеварительных вакуолях при этом типе пищеварения происходит расщепление макромолекул за счёт ферментов, находящихся в лизосомах. Они имеются в любой клетке организма, но в разном количестве. Лизосомы содержат в основном кислые гидролазы. Набор ферментов в них имеет большое сходство в разных группах животных и не зависит от их систематического положения.

2. ***Внеклеточная*** (***полостная***) пищеварительная система. В разных группах животных пищеварение начинается по-разному. У одних – уже во рту, после смачивания пищи продуктами выделения слюнных желез, у других – в конечных отделах передней кишки или начале средней, что бывает чаще. Следует отметить, что у многих видов слюна играет незначительную роль в пищеварении и её функция ограничивается смачиванием пищевого комка для облегчения жевания и прохождения его по глотке и пищеводу.

Слюнные железы у насекомых хорошо развиты. В принципе все три пары их ротовых конечностей могут иметь по паре желез, но не все они участвуют в пищеварении. Так, у гусениц слюнные железы, связанные с мандибулами, участвуют в пищеварении, а лабиальные (нижнегубные, они у других групп часто являются истинно слюнными) являются шёлкоотделительными. Строение слюнных желез насекомых различается, у них часто бывает несколько лопастей с резервуарами, которые имеют разные функции. Ферменты из разных лопастей тоже могут различаться.

В большей степени выделяемая слюна функционально зависит от рода пищи. У одних в слюне больше ферментов, расщепляющих жиры, у других – углеводы или белки. Но есть специальные ферменты со специальными функциями. Яркий пример этого – фермент, находящийся в слюнных железах у кокцид и тлей, растворяющий оболочки растительных клеток кормовых растений, которые в дальнейшем не используются в качестве энергетического вещества.

В слюне кровососущих насекомых обычно есть ферменты, которые препятствуют свёртыванию крови прокормителя при её прохождении по глотке и пищеводу во время кровососания. Причём если слюнные железы лопастные, то ферменты из разных отделов функционально различаются. Например, ферменты одной доли обеспечивают приток крови к месту погружения ротовых конечностей в коже, другой – препятствуют свёртыванию крови, т.е. предотвращают агглютинацию эритроцитов.

Самые сложные слюнные железы у перепончатокрылых, особенно у общественных. Кроме челюстных, у них есть и глоточные железы. Часто слюнными являются глоточные, а челюстные выполняют другие функции. Так, некоторые муравьи выделениями лабиальных желёз кормят самок и половых личинок, а выделениями глоточных желёз – бесполых личинок. Мандибулярные железы некоторых муравьёв могут выполнять коммуникационную функцию, например, выделять пахучие вещества.

Мандибулярные железы у перепончатокрылых, строящих гнёзда, могут выделять вещества, используемые в строительстве. Обычно эти выделения представляют собой клейкие вещества, используемые для скрепления строительных частиц. Например, бумажные осы (семейство Складчатокрылых) ими склеивают частицы бумаги, а термиты – комочки почвы.

Небольшую роль слюна играет в пищеварении некоторых брюхоногих, отдельных хищных головоногих моллюсков и многоножек, но у последних вместе с ферментами секретируются и парализующие жертву токсины. Встречается у хищных беспозвоночных и оригинальный состав слюны. Так, у хищных брюхоногих моллюсков (улиток) слюнные железы

выделяют аспаргиновую и серную кислоты (до 1 М концентрации) для растворения раковин жертвы.

Обработанная слюной пища проходит по пищеводу в зоб, где она некоторое время хранится (особенно хорошо он развит у тех беспозвоночных, которые принимают пищу редко и помногу за один приём). В зобе наряду с размягчением может происходить и частичное её переваривание с помощью ферментов, выделенных слюнными железами. Далее в мускульном желудке, который обычно имеется у животных, питающихся твёрдой пищей, идёт перетирание и перемешивание. Такой процесс хорошо наблюдается у коловраток, многих кольчатых червей, ракообразных, моллюсков, насекомых. У двустворчатых моллюсков функцию перемешивания пищи в желудке выполняет *кристаллический стебелёк*, который одновременно выделяет пищеварительные ферменты.

Далее пища поступает в среднюю кишку, или так называемый желудок. У высших беспозвоночных он является основным местом переваривания пищи. Механизм образования пищеварительных ферментов различается в разных группах животных. У части беспозвоночных, таких как моллюски, большинство высших раков, у части низших, а также у паукообразных средняя кишка имеет особый вырост – *дивертикул,* представляющий собой пищеварительную железу средней кишки, или *гипатопанкреас*. Он либо выделяет ферменты в просвет средней кишки, либо в его просвет заходит пища и переваривается и затем продукты пищеварения могут здесь и всасываться. В зависимости от строения гипатопанкреаса в нём могут откладываться запасные питательные вещества, т.е. часто по функциям он напоминает печень позвоночных. Поэтому у высших раков и паукообразных его и называют печенью.

У головоногих моллюсков железы средней кишки обособляются, и поставляют только ферменты.

В пищеварительной системе членистоногих есть оригинальное образование, которое не зависит от рода принимаемой пищи. Это *перитрофическая оболочка*. Без неё невозможно нормальное пищеварение. Поскольку в кишечнике членистоногих (в отличие от других животных, особенно высших позвоночных) нет клеток, выделяющих слизь, которая защищала бы клетки кишечника и способствовала бы пищеварению, её замещает перитрофическая оболочка.

Перитрофическая оболочка насекомых состоит из белков и связанного с ними хитина. Она эластична и выделяется всеми клетками средней кишки, часто в большей степени – пилорическим отделом. Она бывает многослойная и однослойная. У двукрылых её толщина составляет около 0,5 мкм, у других насекомых она может быть и более тонкая.

Эта оболочка легко проницаема для воды и минеральных солей, глюкозы, мальтозы, но некоторые вещества проникают сквозь неё с трудом, например лактоза, хотя ферменты для пищеварения проходят легко. Перитрофическая мембрана пропускает к клеткам кишечника продукты пищеварения, выполняет функцию фильтра, пропуская только продукты полного расщепления пищевых веществ, задерживая непереваренные, а также микроорганизмы или ненужные и вредные для организма вещества.

Аналогичная мембрана встречается у некоторых полихет, но у других беспозвоночных чаще для защиты кишечника служит секретируемая клетками кишечника слизь, что наблюдается у брюхоногих моллюсков, некоторых низших ракообразных и голотурий.

В других отделах кишечника для защиты от повреждений при проходе пищевых масс, обычно служит тонкое покрытие передней и задней кишок. У членистоногих это хитиновый покров, у других кроме хитиноподобного вещества может быть кератинизированное нежелезистое покрытие.

Механизмы выделения ферментов

Когда у животного есть оформленные пищеварительные железы, то ферменты выделяются по протокам, накапливаясь либо в клетках железы, либо в специальном резервуаре. Но у многих животных таких желез нет. Например, у насекомых в средней кишке нет оформленных желез, у них в большей или меньшей степени все клетки однослойного кишечника участвуют в выделении ферментов.

У насекомых пищеварительные ферменты выделяются тремя способами:

1. *Апокринная* секреция. При этой секреции продукт выделения образуется в виде капелек внутри клеток, т.е. в цитоплазме, и выходят они, постепенно раздвигая «реснички» рабдориума (цитоплазматические выросты клеток средней кишки, обращённые в её просвет), не травмируя клетку.

2. *Мерокринная* секреция. Фермент, накопившись в цитоплазме, в виде более крупных капелек выходит с участком цитоплазмы, слегка травмируя клетку, но, тем не менее, именно этот тип секреции даёт наибольшее количество ферментов.

3. *Голокринная* секреция. Вся клетка или её большая часть с ядром выбрасывается внутрь кишечника, и клетка прекращает своё существование. Обычно это происходит после того, как клетка несколько раз выделит фермент по второму типу.

Условия пищеварения у беспозвоночных

В отличие от позвоночных, где обычно начальное пищеварение идёт на фоне кислой среды, у беспозвоночных чаще этот процесс происходит на фоне щелочной или нейтральной среды. Хотя есть и обратные примеры. Так, у отдельных иглокожих, которым требуется растворять известковый материал, входящий в покровы жертвы (у хищных улиток, у личинок мух семейств Calliphoridae, Muscidae, у родов *Musca* и *Stomoxys* и у некоторых других групп насекомых), пищеварение идёт на фоне кислой среды, что является следствием пищевой адаптации.

Большинство беспозвоночных в средней кишке имеет pH чаще всего в пределах 6–8, хотя есть виды со значительными отклонениями этого показателя.

Переваривание углеводов

Ферменты, участвующие в переваривании углеводов, у беспозвоночных изучены, естественно, хуже, чем у позвоночных. Очень широко распространены амилазы и дисахаразы у ракообразных. Установлено, что железой средней кишки у них выделяется α-амилаза. Как показали результаты специальных исследований в отношении инактивации её ионами Ca^{++}, она у краба *Carcinus maenas* подобна α-амилазе позвоночных, но имеет меньший (в четыре раза) молекулярный вес. Легковесные α-амилазы выделяются в средней кишке насекомых. По оптимуму активности эти ферменты варьируют у разных видов в соответствии с pH. Например, у разнокрылых чешуекрылых они работают в условиях pH от 4 до 10. В слюне α-амилаза встречается крайне редко. Также редко у беспозвоночных встречается β-амилаза.

Лактаза у беспозвоночных, как правило, отсутствует, но некоторые её имеют, хотя часто она не собственная, а полученная от симбиотических простейших. Непонятного происхождения лактаза обнаружена у некоторых Olygochaeta, улиток рода *Helis*, личинок пчёл, тараканов, саранчи и кожеедов.

У многих активно питающихся беспозвоночных обнаружена в значительном количестве сахараза. Некоторые брюхоногие, ракообразные, насекомые имеют фермент β-глюкозидазу, поэтому они хорошо усваивают β-глюкозидные дисахариды.

Сахара с 5 атомами углерода (пентозы) у некоторых насекомых не усваиваются. Лучше усваиваются моносахариды с 6 атомами углерода (гексозы), из них лучше всего – глюкоза, фруктоза, галактиоза.

Дисахариды, трисахариды расщепляются у насекомых специальными карбогидразами, если состоят из остатков названных моносахаридов.

Иногда специальные ферменты действуют не на один, а на несколько ди- и три-сахарид. У хищных беспозвоночных количество и активность ферментов, расщепляющих сахара, значительно меньше, чем у растительноядных, но это наблюдается не всегда.

Клетчатка растений у небольшого числа видов усваивается за счёт собственной целлюлазы, что наблюдается у щетинкохвосток, сверчков, тараканов рода *Periplaneta* и растительноядных брюхоногих моллюсков. Большинство других беспозвоночных, усваивающих целлюлозу, обычно, получают фермент, расщепляющий её до дисахаридов, от симбиотических простейших или микробов. Пектины (полисахариды) из оболочек растительных клеток расщепляют немногие животные. Специальные ферменты для этого есть у тлей, но пектины для них не имеют пищевой ценности.

Хитин (азотосодержащий полисахарид) у большинства насекомых не расщепляется, за исключением *Periplaneta americana*, у которого есть собственная хитиназа. У дождевых червей тоже секретируется хитиназа, но у них есть и чужая, получаемая от симбионтов. У части брюхоногих моллюсков также есть собственная хитиназа, а у других – только бактериального происхождения.

Переваривание белков

Для расщепления белков у животных имеются протеазы. Обычно они представлены двумя типами.

1-й тип – эндопептидазы, которые разрывают белковую цепь в центральных участках белковой полипептидной цепочки.

2-й тип – экзопептидазы, которые действуют вслед за первой и отщепляют от концевых участков аминокислоты последовательно одну за другой.

Внутриклеточные протеазы находятся в лизосомах, их называют *катепсинами*, они своеобразны и их часто определяют, как все другие.

Экзопептидазы у насекомых делят на 3 группы:

1. Карбоксипептидазы, отщепляющие концевые аминокислоты, имеющие группу (–COOH).

2. Аминопептидазы, отщепляющие аминокислоты со свободными группами $–NH_2$.

3. Дипептидазы, расщепляющие связь между двумя аминокислотами, составляющими какой-либо дипептид.

Все три группы экзопептидаз имеются у насекомых, но их функции до конца не исследованы.

Для насекомых известно, что эти пептидазы имеют максимум активности в присутствии ионов кобальта, менее активны они при наличии

ионов магния, марганца, но большинство других ионов тяжёлых металлов тормозят их активность.

У насекомых, питающихся специфической пищей, имеются особые ферменты. Так, у платяных молей есть кератиназа, с помощью которой они расщепляют кератин, казеин, азоказеин. Этот фермент действует у насекомых в условиях щелочной среды. В других группах животных такой фермент практически не встречается, есть он только у микроорганизмов.

По-видимому, у насекомых, нет фермента, аналогичного пепсину позвоночных, а аналог трипсину есть.

Расщепление жиров

Для расщепления жиров у беспозвоночных имеются липазы. Например, насекомые расщепляют триглицериновые эфиры жирных кислот с помощью липазы до жирных кислот и глицерина при pH среды около 7,0.

В целом же набор ферментов у беспозвоночных обычно сильно зависит от пищевого режима. При этом в некоторых группах велика роль в пищеварении симбиотических простейших и микроорганизмов, особенно у видов, питающихся специфической пищей, например древесиной. Без симбионтов термиты и некоторые тараканы не способны усваивать древесину.

Всасывание продуктов пищеварения

Всасывание продуктов пищеварения у беспозвоночных часто происходит за счёт диффузии вследствие разности концентрации продуктов расщепления пищевых веществ внутри кишечника и вне его, особенно у животных, не имеющих кровеносную систему. Также в большей или меньшей степени присутствует активный перенос некоторых продуктов пищеварения.

Всасывание происходит главным образом в средней кишке, причём обычно в равной степени по всей её длине. У некоторых беспозвоночных, имеющих большие размеры, средняя кишка может быть подразделена на участки, где определённые вещества всасываются активней, чем другие. Так, у саранчи аминокислоты и углеводы всасываются в области слепых придатков быстрее, чем в других областях средней кишки. У колорадского жука углеводы в большей степени всасываются в передней и средней частях средней кишки, а жиры – обычно только в средней части.

Всасывание сахаров

Часто всасывание сахаров происходит пассивно, но может быть и активный перенос, что сопряжено с активностивным переносом натрия. Такое обычно наблюдается не только у позвоночных, но и у паразитических червей. Так, бескишечные ленточные черви и скребни, обитающие в кишечнике улиток, способны всасывать глюкозу против градиента концентрации, при этом D-глюкозу – лучше, чем другие. Другие (α-глюкозы) могут переноситься пассивно, т.е. только в результате разности концентрации.

Предпочитаемые виды глюкоз у беспозвоночных очень различаются даже в пределах небольших систематических групп, например червей. Так, скребни, обитающие на личиночной стадии в насекомых, могут активно всасывать трегалозу, которая не используется насекомыми и другими червями.

Моллюски (хитоны) активно используют D-глюкозу, метилглюкозу, D-галактозу, но не переносят через стенки кишечника маннозу, фруктозу.

У голлотурий же нет активного переноса глюкозы, метил-D-глюзида, галактозы. Можно отметить, что всасывание углеводов у беспозвоночных в большей или меньшей степени связано с типом питания и родом пищи.

Всасывание аминокислот

Всасывание аминокислот тоже может быть пассивным и активным. Обычно против градиента концентрации переносятся определенные аминокислоты, при этом имеет значение и форма аминокислоты. Лучше всасываются L-формы, по сравнению с D-формой.

На активное поглощение также влияет наличие ионов Na^+, и не всегда однозначно. Так, у ленточных червей активное поглощение аминокислот из среды происходит при наличии Na^+, но присутствие в среде сахара препятствует всасыванию аминокислот, т.е. отмечается как бы конкуренция между аминокислотами и сахарами. Если аминокислоты активно транспортируются в тело червя и накапливаются в нём, то пурины и пиримидины всасываются путём диффузии.

У насекомых также отмечено, что перенос некоторых аминокислот происходит активно, но механизм не расшифрован. Некоторые исследователи считают, что какие-то вещества их транспортируют, но природа этих веществ не известна.

Всасывание жиров

Всасывание продуктов переваривания жиров существенно отличается от всасывания продуктов расщепления углеводов и белков. Так, наряду с

пассивным переносом имеется и активный. Жирные кислоты с небольшой длинной цепи могут переноситься против градиента концентрации, но процессы здесь другие, чем при переносе аминокислот.

Ленточные черви всасывают моноглицириды и жирные кислоты из мицелл (мелких частичек в жидкой среде) хозяина. Причём скорость всасывания разных жирных кислот имеет значительные различия. Быстрее всего они всасывают олеиновую и линоленовую кислоты, а моностеариновую и пальмитиновую – вдвое медленнее.

Вполне вероятно, что всасывание идёт с использованием нескольких транспортных систем, отдельно для жирных кислот с короткой и длинной цепочкой.

Регуляция деятельности пищеварительного тракта

Одним из главных процессов в деятельности пищеварительного тракта является выделение ферментов. У беспозвоночных регуляция секреции пищеварительных соков изучена слабо. Пища для многих является основным стимулом секреции пищеварительных соков. При этом у одних выделение ферментов на механическое раздражение кишечника может быть большим, а у других – лишь в небольшом количестве. Для стимуляции их выделения включаются другие системы регуляции, обычно это гормональная система, находящаяся в ганглиях центральной нервной системы. Так, у саранчи при поступлении пищи в кишечник вначале в нём мало ферментов, затем при поступлении нейрогормонов их выделяется больше. Причём они могут стимулировать выделение определённых ферментов (у саранчи они стимулируют выделение большего количества протеаз).

Выделение ферментов из желез регулируется через нервные окончания в пищеводе и кишечнике и через эндокринную систему. Причём значение последней очень велико.

В ряде случаев химические формулы стимулирующих веществ вообще не раскрыты и неизвестно, откуда они появляются и где синтезируются. Так, у жуков рода *Tenebrio* какое-то вещество стимулирует выделение ферментов клетками кишечника, при этом одновременно стимулируется митоз кишечного эпителия.

Специфичность выделяемого фермента или ферментов у беспозвоночных зависит и от рода пищи, т.е. качество пищи может определять набор ферментов и их состав. Так, если в пище у синих мясных мух рода *Calliphora* нет мяса, то в составе выделяемых пищеварительных ферментов отсутствуют протеазы или их поступает очень мало. При этом управ-

ление составом выделяемых ферментов идёт нейрогормонами, которые поступают из нейросекреторных клеток мозга.

Таким образом, у беспозвоночных разграничение между стимуляцией их выделения специальными гормонами и нервной системой и прямой стимуляцией выделения пищеварительных ферментов пищей, очень слабое.

Функция задней кишки

Задняя кишка большинства беспозвоночных, имеющих полный кишечник, лишь оформляет фекальные массы, дорабатывает их, часто обезвоживает, а пищеварение, обычно, здесь не идёт. Всасывание продуктов пищеварения тоже отсутствует, так как все они изымаются в средней кишке.

Наиболее физиологически важную функцию задняя кишка выполняет у сухопутных членистоногих, в том числе у насекомых. У них, как и у всех беспозвоночных, всасывание продуктов пищеварения заканчивается в средней кишке. В заднюю кишку поступают лишь остаточные продукты, не участвующие в пищеварении. Следовательно, ферменты здесь не нужны, и их там нет, да и хитиновая выстилка этого отдела кишечника препятствует секреторной деятельности, но у зимующих могут появляться там некоторые ферменты. Так, у пчёл в конце зимовки появляется каталаза, но она, вероятно, лишь препятствует гниению фекальных масс.

Задняя кишка у части видов насекомых подразделяется на два отдела – тонкую и прямую кишку, а у некоторых эти отделы морфологически оформляются. Функция тонкой кишки не совсем понятна и слабо изучена. Так, у пчёл в её стенках есть железистые клетки, но не известно, что они выделяют. У других животных там хранятся симбиотические простейшие или микроорганизмы. В прямой кишке происходит окончательное формирование фекальных масс и одновременно с этим идёт поглощение воды, минеральных солей из экскреторных продуктов. Это поглощение и возврат веществ в гемолимфу осуществляется с помощью так называемых *ректальных желез* (хотя само название «железа» не совсем правильно отражает их функцию, удобней эти железы называть *ректальными бугорками*). Степень их развития зависит от необходимости для организма, в данных экологических условиях сохраненять воду и важные минеральные вещества.

Ректальная железа, а их может быть несколько, состоит из ректальных сосочков (рис. 10). Они поглощают воду из каловых масс, находящихся в полости прямой кишки, и передают их в гемолимфу.

Перенос воды происходит в специальных клетках, образующих внутренний слой ректального сосочка. Вершина этих клеток складчатая, в

цитоплазме много митохондрий. Поверх их находится тонкая кутикулярная выстилка задней кишки с микропорами. Она проницаема только для мелких молекул. Процесс переноса воды и минеральных веществ идёт активно с затратой энергии против градиента концентрации. Так, установлено, что при необходимости ионы Na^+, K^+, Cl^- переносятся против 10–100-кратного градиента концентрации.

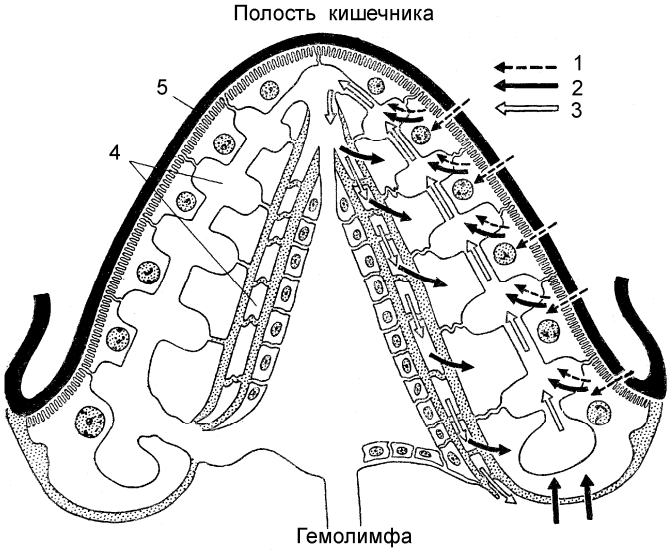


Рис. 10. Схема ректального сосочка (по Gupta, Berridge, 1996):
1 – пассивный транспорт воды; *2* – активный транспорт;
3 – токи воды в межклеточных пространствах и каналах;
4 – межклеточные пронстранства; *5* – кутикула

У водных насекомых и сухопутных, не испытывающих дефицита влаги (некоторые фитофаги, особенно сосущие Homoptera), ректальные бугорки не возвращают воду в гемолимфу, т.е. не изымают её из фекальных масс. Они возвращают в гемолимфу только минеральные вещества, если это необходимо для организма.

ФИЗИОЛОГИЯ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

Существуют следующие пути обмена веществ:

1. *Катаболический* (*энергетический*), представляющий собой процесс расщепления (деградации) больших органических молекул на простые компоненты. Катаболический обмен идёт с высвобождением энергии, которая либо запасается в макроэргических связях, либо выделяется обычно в виде тепла.

2. *Анаболический* (*пластический*), являющийся противоположностью первого, в котором идут процессы синтеза; в результате из простых предшественников образуются сложные органические компоненты клеток. Обычно эти процессы идут с затратой энергии.

В катаболических и анаболических процессах участвует большое разнообразие метаболитов. При катаболическом пути обмена крупные молекулы, расщепляясь на начальных этапах, обычно в анаэробных условиях, дают, наряду с CO_2 и H_2O, небольшую группу малых органических молекул. При этом высвобождается примерно 1/3 доступной свободной энергии. Из сложных углеводов образуются триозофасфаты или пировиноградная кислота (ионы пирувата). Из жиров – ацетил-КоА, пропионил-КоА и глицерин. Из белков – ацетил-КоА, оксалоацетат, α-кетоглутарат, фумарат, ионы янтарной кислоты и её солей (сукцинат).

Весьма существенным объединяющим моментом в биохимии является то, что при участии одной и той же системы реакций, осуществляются три важнейшие фазы метаболизма.

Во-первых, происходит взаимопревращение вышеназванных продуктов катаболизма.

Во-вторых – их полное сгорание до CO_2 и H_2O, приводящее к высвобождению оставшихся 2/3 доступной энергии.

В-третьих, происходит образование главных промежуточных продуктов, необходимых для биосинтетических (анаболических) процессов.

Анаболическая и катаболическая ветви метаболизма существенно отличаются друг от друга тем, что их конкретные ферментативные пути редко совпадают в деталях.

Пути гликолиза (анаэробный этап) у беспозвоночных

Гликолиз, или бескислородное расщепление органических молекул, присутствует у всех животных, он происходит на начальном этапе извлечения энергии из углеводов. При этом извлекается, как упоминалось вы-

ше, не более 1/3 доступной энергии, которая частично запасается в макроэргических связях АТФ и других веществ, а большая часть выделяется в виде тепла. Гликолиз для животных, живущих в анаэробных условиях, может давать основное количество энергии для жизнедеятельности, но у паразитических червей разных систематических групп он имеет различие. При этом факторы среды играют решающую роль в их метаболических системах. У свободноживущих червей, обитающих в аэробных условиях, всё может быть по-другому. У червей есть альтернативные пути окисления, без участия кислорода.

Метаболизм паразитических плоских червей

Метаболизм среди плоских червей наиболее хорошо изучен у трематод *Faciola hepatica* (рис. 11) и *Schistosoma sp.* Как удалось установить, у трематод и цестод энергетический обмен во многом сходен, так как они обитают в сходной среде и используют общие продукты обмена. Главным источником энергии у них являются углеводы. Паразитические плоские черви являются факультативными анаэробами, но даже в присутствии кислорода они зависят от хода гликолиза и экскретируют продукты, содержащие короткие цепочки кислот, т.е. энергия, заключённая в молекулах глюкозы, ими используется не полностью. Следует заметить, что и количество углеводов для них не ограничено. Конечные продукты их метаболизма могут в дальнейшем использоваться хозяином, обычно в реакциях катаболизма.

Даже *Schistosoma*, обитающая в крови, где много кислорода, использует, главным образом, гликолиз. У многих сосальщиков обнаружены ферменты цикла Кребса, но их активность очень низкая, поэтому этот цикл вряд ли играет существенную роль. У *Schistosoma* цикл Кребса, похоже, функционирует, но его роль в общем катаболизме не ясна.

У цестод и трематод, кроме шистомазид, конечные реакции гликолиза могут существенно отличаться от обычных, свойственных другим животным. Многие паразитические плоские черви образуют в результате гликолиза гомолактические продукты. Трематоды накапливают значительное количество глюкозы, но конечные продукты её гликолитического расщепления различны. Так, *Schistosoma* образует лактат, *Dicrocoelium* – 40% лактата, 30% ацетата, 30% пропионата, 3% сукцината; *Fasciola hepatica* – 8% лактата, 24% ацетата, 68% пропионата и следовые количества сукцината.

Способность извлекать АТФ из глюкозы различными путями имеет большое значение для непитающихся стадий развития, таких как мирацидии и церкарии.

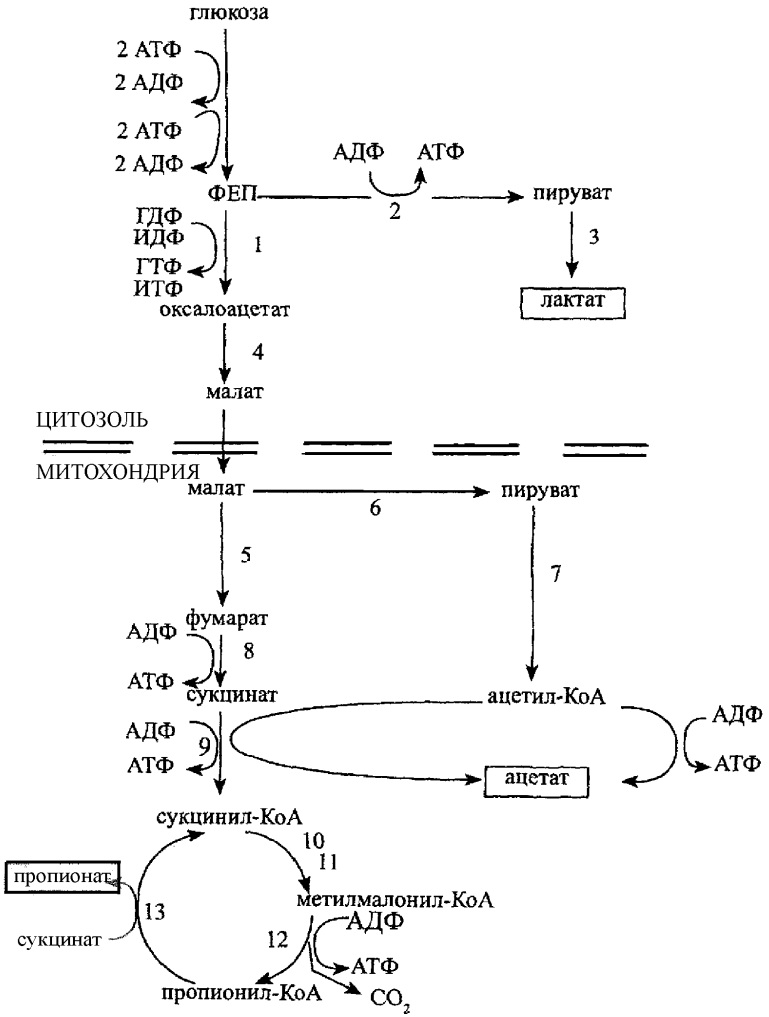


Рис. 11. Возможный общий путь энергетического обмена у *Fasciola hepatica* (по Lloyd, 1995): Ферменты, участвующие в энергетическом обмене: *1* – ФЕФ-карбоксиназа; *2* – пируват-киназа; *3* – лактат-дегидрогеназа; *4* – малат-дегидрогеназа; *5* – фумарат-дегидрогеназа; *6* – декарбоксилирующая малат-дегидрогеназа; *7* – пируват-дегидрогеназа; *8* – фумарат-редукгаза; *9* – сукцинил-СоА-синтетаза; *10* – метилмалонил-СоА-мутаза; *11* – метилмалонил-СоА-рацемаза; *12* – ацил-СоА-трансфераза

Гликолиз у цестод

Для цестод важное значение в обмене веществ имеет абсорбция молекул питательных веществ через тегумент. Абсорбция связана с активным транспортом и диффузией. Ленточные черви способны всасывать глюкозу и галактозу. Глюкоза используется в построении гликокаликса и так же преобразуется в гликоген. Эти вещества всасываются против градиента их концентрации. У цестод глюкоза сначала расщепляется до обычного продукта, т.е. до фосфоенолпирувата (ФЕП), но затем следует ответвление от обычного пути расщепления. Возможно образование лактата из ФЕП, а также малата через присоединения CO_2 и образование оксалоацетата. Обе ветви оказываются эффективными, так как приводят к образованию фосфатных связей и образованию НАД из $НАДН^+$. Кроме того, дополнительно энергия извлекается в митохондриях (рис. 12). Здесь малат окисляется и декарбоксилируется до пирувата, который далее также декарбоксилируется до ацетата, который экскретируется либо трансаминируется до аланина и удаляется. Другая часть малата превращается в фумарат и далее – в сукцинат с образованием АТФ.

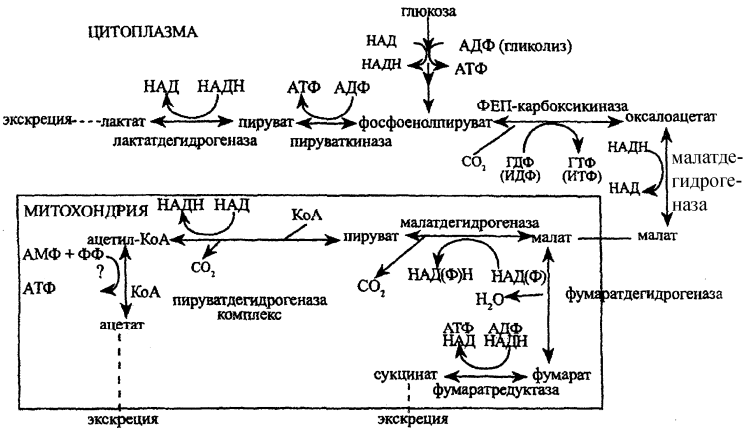


Рис. 12. Энергетический обмен *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) (по Lloyd, 2000)

Главные конечные продукты образуются из фосфоенолпирувата.

Вероятно, у тех гельминтов, в жизни которых чередуются анаэробные и аэробные условия жизни, имеется цикл Кребса. Даже у некоторых паразитических червей сохранились ферменты, свойственные циклу Кребса, например у Эхинококка – *Echinococcus granulosus.*

Метаболизм нематод, энергетический обмен

Нематоды – большая по числу видов группа животных, обитающих в разнообразных условиях; среди них есть как свободноживущие, так и паразитические формы. У паразитических нематод круг хозяев очень широкий и, соответственно, разнообразны их жизненные циклы и условия обитания. Поэтому энергетический обмен, протекая по общим закономерностям, имеет различные отклонения. Например, у свиной аскариды (*Ascaris suum*) глюкоза преобразуется в фосфоенолпируват (ФЕП) в процессе стандартного гликолиза по пути Эмбдена – Мейергофа, затем ФЕП преобразуется в оксалоацетат (при помощи фермента ФЕП-карбо-ксидазы), который превращается в малат. Цитоплазматический малат входит в митохондрии (рис. 13). Половина малата окисляется до пирувата и оксида углерода действием малик-энзима и генерирует восстановленный внутри митохондриальный потенциал в виде $НАДН^{+}$. Электроны с $НАДН^{+}$ переносятся на фумарат-дуктуназу, которая восстанавливает остатки малата через фумарат до сукцината. Последняя реакция вызывает образование трансмембранного потенциала и окислительное фофорилирование ФДФ в АТФ.

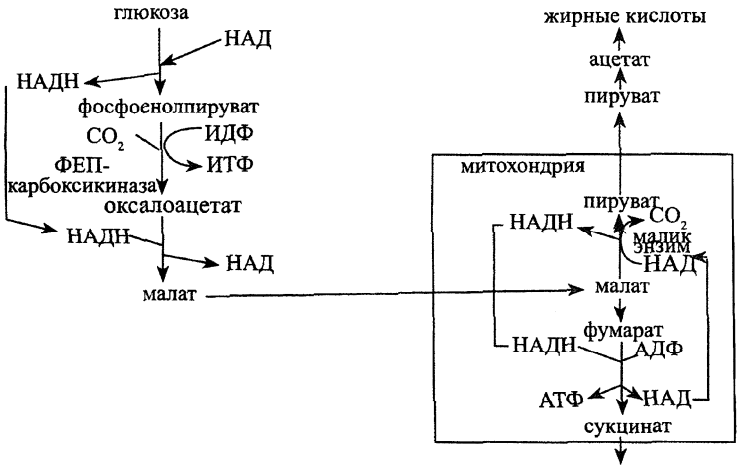


Рис. 13. Анаэробное окисление глюкозы у *Ascaris* (по Lloyd, 1996).
В прямоугольнике – реакции, протекающие в митохондриях, остальные идут в цитоплазме

Аскарида выделяет широкий спектр конечных продуктов, в том числе фумарат. Они имеют несколько электрон-транспортных реакций. Митохондрии содержат цитохромы *а*, *в* и *с*. Естественный отбор у этой группы

червей привёл к формированию такого энергетического обмена, в котором произошло полное выпадение цикла Кребса.

У некоторых нематод, например *Haemonchus contortus*, в присутствии кислорода осуществляется цикл Кребса, а в его отсутствие этот червь, как и многие другие, осуществляет энергетический обмен по пути *Ascaris*. Даже паразит лёгких лягушек и жаб *Rhabdias bufonis* имеет альтернативный путь. Довольно много нематод, которые во взрослом состоянии являются облигатными аэробами и имеют соответствующий путь энергетического обмена, при котором необходимо хотя бы небольшое количество O_2. Но у них глюкоза не окисляется полностью до CO_2 и H_2O, а выделяются различные недоокисленные конечные продукты.

Гликолиз у моллюсков

Многие моллюски, особенно двухстворчатые, являются факультативными анаэробами, у которых эволюционно выработался такой ферментативный аппарат, при котором анаэробная диссимиляция глюкозы не приводит, как обычно, к образованию молочной кислоты, являющейся конечным продуктом. У них в качестве конечного продукта накапливается преимущественно сукцинат (ионы янтарной кислоты). Но не во всех тканях моллюсков метаболические процессы одинаковы.

В мышцах гликолиз имеет высокую интенсивность, и здесь главным источником энергии служит гликоген, специальные ферменты осуществляют его ступенчатые превращения до фосфоенолпирувата (ФЕП), а в дальнейшем его судьба зависит от конкретных условий среды в данное время. В отсутствие кислорода ФЕП превращается в оксалоацетат, затем – в малат, далее – в фумарат и, наконец, в сукцинат, при этом накопление ионов молочной кислоты не происходит.

В присутствии кислорода ФЕП превращается в пировиноградную кислоту, а она уже окисляется в ходе обычных реакций цикла Кребса. То есть у моллюсков после образования ФЕП метаболизм может идти по двум основным путям: один – в аэробных условиях, а другой – в анаэробных, что зависит от наличия кислорода.

В мантии моллюсков процесс гликолиза до образования ФЕП и его превращения в оксалоацетат идёт обычным способом (рис. 13), а далее всё зависит от того, что нужно для организма. То есть нужен синтез глюкозы (для накопления энергетически выгодного для окисления продукта) или гликолиз (для сиюминутного получения энергии); в обоих случаях используется ФЕП-карбоксикиназа, которая может действовать в обоих направлениях, и выбор направления зависит от метаболических потребностей конкретного момента.

Гликолиз у насекомых

У насекомых существует три пути гликолиза, которые приводят к разным конечным результатам. В тканях и органах, где не требуется выделения большого количества энергии, основным продуктом гликолиза является лактат (ионы молочной кислоты). Там, где необходимо большое количество энергии (в крыловых, ножных мышцах), в результате гликолиза образуется приблизительно равное количество пирувата (пировиноградная кислота) и α-глицеро-фосфата (α-ГФ). Образование пирувата идёт по типичному пути Эмбдена – Мейергофа. Путь образования α-ГФ лишь частично происходит по той же схеме, а затем отклоняется после включения специфических ингибиторов, являющихся производными коричной кислоты. Процессы гликолиза у всех животных идут в цитоплазме клеток.

Аэробный углеводный обмен

Необходимым условием аэробного углеводного обмена является наличие достаточного количества кислорода. Центральное место в метаболизме большинства клеток занимает цикл лимонной кислоты, или цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса), который позволяет извлечь остальные 2/3 энергии из углеводов.

До начала этого цикла процесс распада углеводов идёт так же, как при гликолизе. Переход в цикл Кребса обычно начинается с пирувата, но может и через образование промежуточного соединения пирувата с коэнзимом-А при участии декарбоксилазы и дегидрогеназы в присутствии НАД и пирофосфатного эфира витамина тиамина (B_1).

При любом варианте образуется щавелево-уксусная кислота, которая преобразуется в лимонную и далее – в цис-акатиновую, затем в изолимонную кислоту, после чего – в щавелево-янтарную кислоту, из неё – в α-кетоглутаровую кислоту, в сукцинил КоА, далее в янтарную кислоту, которая преобразуется в фумаровую кислоту; завершается цикл образованием яблочной кислоты, из которой вновь образуется щавелево-уксусная кислота, и цикл замыкается (рис. 14).

С циклом Кребса у насекомых тесно связаны и другие системы окисления, они поставляют продукты своих преобразований в цикл Кребса или забирают из него ненужные ионы, например, ионы H^+ в цикл терминального окисления. В результате полного расщепления 1 молекулы глюкозы на всех этапах образуется до 38 молекул АТФ, из которых 2 молекулы образуются при гликолизе, 30 – в цикле Кребса и 6 – в цикле терминального окисления (рис. 15).

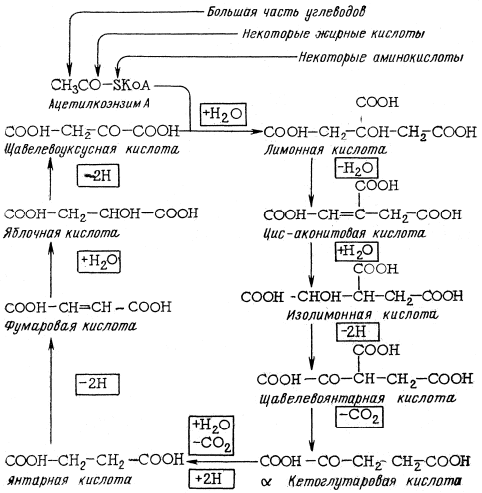


Рис. 14. Цикл трикарбоновых кислот (по Тыщенко, 1976)

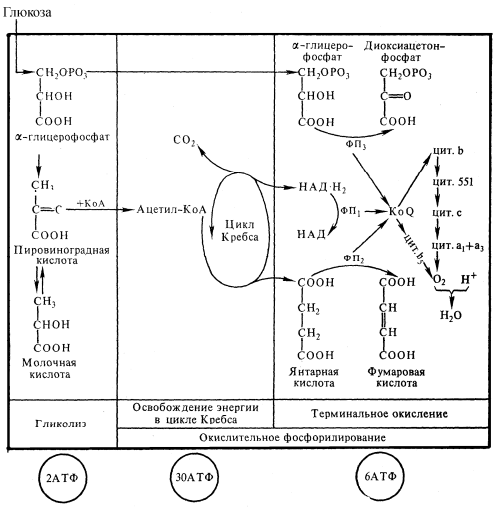


Рис. 15. Схема энергетического обмена у насекомых (по Тыщенко, 1986):
КоА – коэнзим А; KoQ – коэнзим Q; НАД H_2 и НАД – восстановленный и окисленный никотинамидадениндинуклеотид; $ФП_{1–3}$ – флавопротеиновые ферменты ($ФП_1$ – НАД-дегидрогеназа, $ФП_2$ – сукцинатдегидрогеназа, $ФП_3$ – *а*-глицерофосфатдегидрогеназа); цит. – цитохромы

Липидный обмен

Наиболее полно липидный обмен изучен у насекомых. У летающих насекомых углеводы и жирные кислоты пищи часто включаются в жировое тело, обычно в форме триглицеридов, по мере надобности они высвобождаются в гемолимфу в виде диглицеридов, слабо связанных с белком. В волокнах летательных мышц жирные кислоты отщепляются, активируются и проходят обычные превращения β-окисления до ацетил-КоА, а он уже вступает в цикл Кребса, высвобождая большое количество энергии, запасаемой в макроэргических связях АТФ. Следует отметить, что высвобождение диглицеридов идёт с затратой метаболической энергии АТФ и находится под гормональным контролем. Вероятно, у позвоночных и беспозвоночных, в том числе и у насекомых, процессы расщепления (окисления) жиров имеют много общего. В некоторых случаях у них и ферменты для окисления вырабатываются одинаковые. Так, у голубя и саранчи для переноса жирных кислот в митохондрии используется одинаковый и очень активный фермент кармин-КоА-трансацетилаза, который работает в сердце голубя и мышцах саранчи. Но у насекомых, не использующих энергии жирных кислот для полёта (например, пчёлы), этого фермента нет. Некоторые насекомые могут синтезировать этот фермент сами, другие же должны получать его как витамин.

Белковый обмен

Белки расщепляются под воздействием ферментов на аминокислоты, которые идут на создание новых белков организма, при этом излишки могут служить источником энергии и подвергаться дальнейшему метаболизму. Обычно преобразование аминокислот происходит до уровня, позволяющего им включаться в цикл Кребса, например до α-кетоглутаровой кислоты.

Пластический (анаболический) обмен

Многие аминокислоты, необходимые для построения белков, поступают из кишечника хозяина, другие синтезируются на месте. Очень много аминокислот требуют развивающиеся ооварии, в которых ооциты становятся местом активного биосинтеза белка.

Свободноживущие нематоды способны синтезировать многие аминокислоты из простых субстратов, например из ацетата. Некоторые нематоды синтезируют ненасыщенные жирные кислоты, но не могут синтезировать стеролы. Есть виды нематод, способные вырабатывать все классы сложных липидов, включая холестерол.

ФИЗИОЛОГИЯ ПИТАНИЯ

Потребности животных в целом удовлетворяются за счёт трёх категорий питательных веществ, которые нужны в неодинаковых количествах.

Первую категорию составляют вещества, которые служат источником энергии. Они должны поступать в количестве, достаточном для обеспечения энергией процессов жизнедеятельности и роста, обычно несколько граммов на 1 кг веса тела в сутки.

Вторую категорию составляют вещества типа аминокислот, пуринов, некоторых липидов, которые используются для построения углеродных скелетов более сложных органических молекул. Они должны поступать с пищей в количестве нескольких миллиграмм на 1 кг веса тела или синтезироваться самими животными.

Третья категория – специфические вещества, относящиеся к группе витаминов, коферментов. Потребности в них очень малы и составляют несколько микрограмм на 1 кг веса.

Пищевые потребности животных различаются очень сильно, и это зависит от того, сколько им нужно энергии и какие вещества этот организм для замены и новых построений в клетках может синтезировать сам, а какие должны поступать с пищей.

Животные весьма различаются по способностям использования веществ в качестве источника энергии. Их организмы по-разному могут преобразовывать поступающие вещества, и способности синтезировать специфические соединения также различаются.

Питание животного определяется средой обитания. Травоядные, плотоядные, всеядные животные и, питающиеся специализированной пищей различаются по своим возможностям переваривать пищу.

Все организмы в зависимости от используемых источников энергии делятся на три группы.

1. Хемотрофы получают энергию за счёт неорганических соединений, например окисления железа, серы.

2. Фототрофы используют свет для образования органических молекул, дающих затем энергию.

3. Гетеротрофы окисляют органические соединения разной степени сложности.

У гетеротрофов наблюдаются (эволюционно) все возрастающая специализация и зависимость организма от окружающих источников питания. Состав пищи того или иного животного может быть обусловлен его положением в трофической цепи. Следует добавить, что многие животные используют мик-

роорганизмы, обычно являющиеся их симбионтами, которые чаще всего поставляют витамины, а у некоторых животных они ещё в той или иной степени переваривают основную пищу. Известны и такие организмы, которые содержат в своих тканях фотосинтезирующих простейших или низшие растения и используют продукты их обмена для собственного питания.

Пищевая специализация

Круг пищевых веществ, используемых животными, может быть узок или широк. Поэтому по степени ограниченности пищевого рациона их делят на три экологические группы.

1. ***Полифаги***. Животные, относящиеся к этой группе, используют в качестве пищи обширные группы животных и растений. Много полифагов среди хищников и фитофагов. Среди паразитических беспозвоночных полифаги встречаются редко. В то же время среди свободноживущих есть виды широкого спектра питания, использующие в качестве источника энергии и необходимых веществ пищу животного и растительного происхождения, их называют *пантофагами*. К ним относят, например, тараканов, сверчков, муравьёв, человека и т.д.

2. ***Олигофаги***. У животных, относящихся к этой группе, выбор пищевых объектов ограничен относительно узкими рамками – представителями семейства, рода. Олигофагов много среди насекомых, и паразитических беспозвоночных. Олигофагия бывает узкая или широкая.

3. ***Монофаги***. Они используют в пищу один или несколько близких видов растений или животных. Монофагия встречается не так уж редко среди беспозвоночных, отмечается она у паразитических червей.

Качество пищи и её питательная полноценность

О качестве пищи можно судить по химическому составу, но полноценность или питательность будут зависеть от способности животного усваивать эту пищу. Особенно важно знать о питательности, полноценности пищи при разведении беспозвоночных в культурах.

О показателях пищи можно судить по коэффициенту усвоения и коэффициенту полезного использования.

Первый рассчитывается по следующей формуле:

$$K_{\text{у}} = \frac{B_{\text{п}} - B_{\text{э}}}{B_{\text{п}}} \times 100\% ,$$

где $B_{\text{п}}$ – вес пищи; $B_{\text{э}}$ – вес экскрементов.

Второй рассчитывается по формуле

$$K_{\text{п.и}} = \frac{B_{\text{пр}}}{B_{\text{п}}} \times 100\%,$$

где $B_{\text{пр}}$ – прибавка в весе за определённое время; $B_{\text{п}}$ – вес пищи, потреблённой за это же время.

$K_{\text{п.и}}$ (коэффициент полезного использования) и $K_{\text{у}}$ (коэффициент усвоения) у животных на протяжении жизни может меняться. Они зависят не только от состава пищи, но и от пола и от внешних условий, таких как температура, влажность воздуха. У насекомых с неполным превращением $K_{\text{п.и}}$ обычно от 8 до 26%, а у насекомых с полным превращением он ниже.

$K_{\text{у}}$ и $K_{\text{п.и}}$ определены для многих сухопутных членистоногих и других животных, которых разводят в искусственных условиях. Для водных животных они трудноизмеримы и редко используются, неизвестны они и для эндопаразитических животных.

Специфические потребности в углеводах, аминокислотах, липидах и витаминах

Углеводы являются одним из основных источников энергии, они должны быть в пище, или же животные должны их синтезировать в своём организме из жиров и белков. Но у фитофагов, особенно специализированных, эта возможность ограничена, поэтому им нужны углеводы в виде сахаров. Особенно им нужны сахара в период развития яичников, так как без углеводов у некоторых двукрылых, чешуекрылых, перепончатокрылых они не развиваются.

Потребность в углеводах малоспецифична, но почти у всех некоторые сахара используются быстрее и лучше, чем другие. Например, разные виды *Drosophila* нуждаются в разных сахарах. Так, для *D. immigrams* нужна мальтоза, для *D. funebris* – трегалоза, а для *D. melanogaster* – фруктоза. Обычно животные способны различать сахара с помощью вкусовых рецепторов. Насекомые, питающиеся исключительно сахарами, обладают хорошо развитой рецепцией. Для насекомых одни сахара являются аттрактантами, другие – репеллентами.

Так, медоносные пчёлы хорошо живут на 13 видах сахаров, причём 7 видов для них сладкие, а 6 – безвкусные, и все они хорошо усваиваются

в организме. Но пчёлы не используют 5 видов сахаров, которые в их организме не усваиваются.

Разные животные, как отмечали ранее, по-разному нуждаются в определённых видах сахаров. Так, взрослые мясные мухи могут потреблять все пентозы, но не используют фукозу, все гексозы, кроме сорбозы. Хорошо усваивается у этих мух мальтоза, сахароза, трегалоза, мелезитоза, но слабо – лактоза, целлобиоза. Следует отметить, что вкусовая рецепция у этих мух слабо развита.

Некоторые низшие животные могут удовлетворять потребности в углеводах в значительной мере за счёт симбиотических простейших и ряда водорослей, что часто наблюдается у некоторых гидр (тип Кишечнополостные). У них за счёт симбиотических водорослей удовлетворяется до 10% потребностей в глюкозе и мальтозе. Рифовые кораллы за счёт симбионтов получают 35–50% сахаров в виде глицерина.

Свободноживущие плоские черви и моллюски тоже частично удовлетворяют потребности в углеводах за счёт симбиотических водорослей и простейших. Эндопаразиты могут питаться частично переваренной пищей. Так, ленточные черви изымают из окружающей среды только отдельные моносахара, например глюкозу, галактозу, но не используют дисахара, сложенные из манозы, фруктозы, мальтозы, сахарозы и лактозы.

Потребность в липидах

Многие липиды могут синтезироваться животными из белков и углеводов, и поэтому их присутствие в пище не обязательно, но есть и незаменимые. Для насекомых такими являются линоленовая и линолевая ненасыщенные жирные кислоты, хотя у некоторых насекомых они синтезируются (*Aedes aegypti*, *Tenebrio molitor* и т.д.). Недостаток этих кислот на личиночной стадии отражается на имагинальной стадии следующим образом: у одних видов остаются недоразвитыми крылья, у других, например чешуекрылых, не формируются чешуйки на крыльях.

Нуждаются беспозвоночные и в стеринах. Так, некоторые насекомые чувствительны к недостатку холестерина. У части видов он может быть заменён другими стеринами животного или растительного происхождения.

Очень часто беспозвоночные получают отдельные жирные кислоты и стерины от симбиотических простейших и микроорганизмов. Это наблюдается у кишечнополостных, получающих жирные кислоты от симбионтов. У термитов поставщиками низкомолекулярных жирных кислот являются симбиотические жгутиконосцы.

Стерины должны поступать с пищей или, по крайней мере, в ней должны быть их предшественники. Причём наиболее успешно стерины синтезируются у фитофагов и полифагов, хуже – у хищников.

Известно, что трематоды способны экскретировать жиры, но при этом не могут синтезировать сложные липиды. У них отсутствует биохимический путь синтеза стеролов, предельных и непредельных жирных кислот, для некоторых цестод это тоже характерно. Поэтому цестоды практически не способны синтезировать жиры, жирные кислоты, холестерол.

Необходимые беспозвоночным стерины могут быть разными, например, насекомым (и позвоночным) нужен холестерин до 7% от общего количества липидов; то же наблюдается у брюхоногих и двустворчатых моллюсков, а у других иные стерины. У низших многоклеточных, например губок, стерины очень разнообразны, причём некоторые из них уникальны. У моллюсков наряду с холестерином имеются и другие более высокоуглеродные стерины (ситостерин). Часть представителей иглокожих (морские лилии, офиуры, морские ежи) содержит холестерин, а морские звёзды и голотурии – другие соединения, такие как стелластерины.

Потребность в аминокислотах

Организм любого животного, особенно во время роста, синтезирует новые белки. У взрослого организма обновление белков зависит от видовой принадлежности и идёт с разной скоростью. Например, у взрослых крыс полупериод обновления составляет всего 17 суток, а у человека – 80.

Животному всегда требуется 20 аминокислот, которые одинаковы для всех, но соотношение аминокислот у каждого вида различно, и, следовательно, необходимая пропорция тоже разная.

Фототрофные (автотрофные) организмы могут синтезировать любую из 20 встречающихся аминокислот, но большинство гетеротрофных организмов утратило способность синтезировать часть этих аминокислот. Поэтому некоторые белки неполноценны в питательном отношении, так как в них отсутствуют аминокислоты, которые организм не может синтезировать сам. Такие аминокислоты принято называть *незаменимыми*.

Ряд аминокислот не являются незаменимыми, но они оказывают значительное стимулирующие действие, например, на рост, или на определённые стадии развития. Необходимое количество каждой аминокислоты зависит от баланса других аминокислот. У животных возможно и широко представлено взаимопревращение аминокислот в организме, которое происходит благодаря тому, что одни аминокислоты служат предшественниками других. Но избыток какой-либо аминокислоты может привес-

ти к недостатку другой, которая становится лимитирующей, что отрицательно сказывается на состоянии животного или скорости его развития.

Животные лучше всего усваивают аминокислоты, принадлежащие к *L*-ряду. Аминокислоты *D*-ряда в этом отношении (усвояемости) неодинаковы, одни из них усваиваются, другие нет, а третьи могут быть токсичны для животного.

Для большинства беспозвоночных животных, в том числе насекомых, незаменимыми аминокислотами являются: *аргинин, валин, гистидин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан, фенилаланин.*

Животные имеют количественные различия в поступлениях необходимых для организма аминокислот. При этом различия могут быть и для разных стадий развития, особенно у насекомых. Например, у луковой мухи *Helemia antiqua* отсутствие одних аминокислот вызывает гибель на первой личиночной стадии, отсутствие других – на третьей личиночной стадии, а отсутствие трёх видов вызывает смерть перед окукливанием.

Цистеин не является незаменимым, но у некоторых насекомых на определённых стадиях он нужен, являясь стимулирующим. Это наблюдается у комара *Aedes aegypti*, для которого цистеин необходим для вылета взрослой стадии из куколок, а для роста их личинок нужен незаменимый фенилаланин либо тирозин, который синтезируется из фенилаланина, но лучше всего они развиваются, когда в пище имеются обе аминокислоты. Для личинок других видов комаров рода *Aedes* стимулирующими являются серин, пролин, а глицин на куколочной стадии является незаменимым. Для пчёл пролин является стимулирующим, для мух рода *Calliphora* цистеин незаменим на куколочной стадии. У разных линий дрозофилы тоже имеются отличия в потребностях в аминокислотах.

Ракообразные отличаются меньшим набором незаменимых аминокислот. Например, им не нужны аргинин, триптофан, метионин, в то время как у аскариды *Caenorhabditis*, напротив, подобный набор даже шире, так как для нее и тирозин является незаменимым.

Плоские черви тоже имеют незаменимые аминокислоты; так, *Schistosoma* очень нуждаются в аргинине, который они берут от хозяина, другие аминокислоты поглощаются в меньшем количестве. Эти черви не могут сами синтезировать нуклеотиды и берут их из среды обитания.

У цестод пластический обмен белков и нуклеотидов слабоизучен, но известно, что аминокислоты, пурины и нуклеотиды они получают через тегумент из кишечника хозяина. Далее, в теле паразита синтезируются соответствующие белки и нуклеиновые кислоты.

В целом основные потребности в незаменимых аминокислотах почти одинаковы у всех животных, но имеются и некоторые специфические

различия у животных разных видов и даже разных генетических штамов. Они обусловлены недостатком одного или большего числа ферментов, участвующих в процессах биосинтеза.

Количественные потребности аминокислот зависят как от наличия предшественников, так и от возможности замены аминокислоты другими соединениями со сходным углеродным скелетом.

Потребность в витаминах

Многие витамины входят в состав ферментов или гормонов и оказывают заметное влияние на рост и развитие животного.

Водорастворимые витамины

Водорастворимые витамины выполняют роль коферментов в специфических обменных реакциях. Некоторые из них необходимы для большинства животных. Другие могут синтезировать сами животные, третьи нужны лишь тем, кто утратил способность к их синтезу. Водорастворимая группа витаминов для беспозвоночных имеет бóльшее значение, чем жирорастворимая.

B_1, или тиамин. Многие бактерии, плесневые грибы и некоторые жгутиковые могут синтезировать предшественников или сам витамин B_1. Входит в состав ферментов окислительного декарбоксилирования, и преобразования глюкозы, которые необходимы для включения пировиноградной кислоты в цикл Кребса. В пищеварительном тракте многих животных, особенно насекомых и млекопитающих, он синтезируется микроорганизмами. Тем не менее некоторые нуждаются в привнесённом тиамине. Так, мухам рода *Phormia* нужно его поступление с пищей в количестве 3 мкг/г пищи, а жукам рода *Tenebrio* – всего 1 мкг/г пищи. Водные организмы могут получать его из воды, так как B_1 есть в естественных пресных и солёных водоёмах, особенно в тех, где много бактерий.

B_2, или рибофлавин, входит в состав флавинмононуклеотида и флавинаденидинуклеотида, который участвует в переносе ионов N^+ от специфических дегидрогеназ на коэнзим Q и цитохромы в процессах конечного окисления. Многие микроорганизмы его синтезируют, в том числе простейшие – жгутиконосцы, поэтому не все членистоногие нуждаются в получении B_2 с пищей. Тараканы рода *Blatella* синтезируют его в своем организме, а жуки рода *Tenebrio* и мухи рода *Drosophila* нет.

B_6, или пиридоксин (пиридоксамин), является производным пиридина и играет важную роль в белковом обмене, так как входит в состав специальных коферментов; требуется большинству насекомых, у некоторых он синтезируется симбиотической микрофлорой. Ленточные черви (род *Hymenolepis*) угнетаются (страдают) при недостатке B_6 у хозяина.

B_{12}, или кобаламин. Этот витамин имеет очень сложную формулу, содержащую даже атомы Со, и играет большую роль в обмене одноуглеродных фрагментов, кроме того, участвует в синтезе белка и служит кофактором нескольких изомераз. Простейшие очень нуждаются в его поступление извне. Многоклеточные менее зависимы от него. Кобаламин синтезируется бактериями, и при наличии их в качестве симбионтов в организме его поступление не требуется. У тараканов в отсутствие B_{12} все жизненные процессы идут нормально, но в отложенных яйцах личинки не развиваются. Для позвоночных его значение более существенно.

РР, или ниацин (никотиновая кислота), входит в состав никотинамидных ферментов, в том числе в очень важные – никотинамидадениндинуклеотид (НАД) и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ). Обычно его синтезируют простейшие и бактерии из триптофана. Витамин РР требуется всем животным, если его не синтезируют симбионты. Он играет большую роль в промежуточном дыхательном обмене в цикле Кребса и терминальном окислении.

Пантотеновая кислота. Витамин входит в состав КоА, который участвует в цикле Кребса. У позвоночных пантотеновую кислоту синтезируют симбиотические бактерии, но почти всем насекомым необходимо получать её с пищей.

Биотин участвует в синтезе щавелево-уксусной кислоты, а у некоторых мух – в синтезе жирных кислот. Почти всем членистоногим он нужен в малых дозах. У насекомых он участвует в процессах роста и метаморфоза. Кроме того, при отсутствии биотина может быть бесплодие, а изредко наблюдается и гибель. У животных биотин синтезируется в кишечнике симбиотическими простейшими.

Фолиевая кислота необходима для синтеза пуринов и пиримидинов, которые участвуют в синтезе аминокислот. У некоторых насекомых она легко заменяется тимином, пурином. Тем не менее в малых дозах её поступление с пищей необходимо многим животным, хотя есть виды, которым не требуется получать её извне.

Витамин С, или аскорбиновая кислота. Одни виды могут сами его синтезировать в необходимых количествах, а другие должны получать с пищей.

Жирорастворимые витамины

Беспозвоночные не нуждаются в жирорастворимых витаминах, за исключением ***витамина Е***, потребность в котором выявлена у сверчков, жуков и самок мух.

ЖИДКОСТНЫЕ ЦИРКУЛИРУЮЩИЕ СИСТЕМЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Перенос отдельных газов, питательных веществ, продуктов метаболизма из одной части организма в другую осуществляется с помощью особых «механизмов», представляющих собой одну или несколько циркулирующих жидкостных систем. Во всех организмах от простейших до всех многоклеточных имеется внешне простая, но, по сути, очень сложная внутриклеточная циркулирующая жидкостная система. Она представляет собой токи цитоплазмы и систему мембранных каналов, которые осуществляют транспорт веществ внутри любой клетки.

У многоклеточных добавляются специальные циркулирующие системы общеорганизменного назначения. Наиболее простая система у низших многоклеточных животных – губок и кишечнополостных. У них нет специализированной дополнительной циркулирующей системы, кроме внутриклеточной. Но они используют окружающую воду для переноса веществ, образующихся в процессах метаболизма, прогоняя её по каналам и полостям ритмическими колебаниями ресничек. Кроме того, сама вода естественных водоёмов несёт в себе много полезных и нужных веществ, которые могут использоваться организмом. Ведь в воде океана содержится от 2 до 20 мг/л растворённых органических веществ. Хотя в океанах они распределяются неравномерно, в холодных водах крайних Севера и Юга их очень мало, а у экватора много. В среднем в океане 3,2 мг/л органических веществ, из них:

– *углеводов* в пересчёте на сахар 0,5–3,5 мг/л;

– *белка* 0,5–0,6 мг/л;

– *жиров* 40–50 мкг/л.

Эти органические вещества используют некоторые беспозвоночные, в первую очередь низшие – губки и кишечнополостные. Из высших – некоторые моллюски, черви.

Специализированные циркулирующие жидкостные системы появляются у животных, у которых имеется полость тела. Даже у первичнополостных животных (нематод, коловраток) жидкость, находящаяся в полости, переносит основную массу питательных веществ от кишечника и выносит продукты обмена.

Более сложная циркулирующая система у вторичнополостных животных. У них часто имеются две циркулирующие системы – целомическая

жидкость и кровь, которая циркулирует в особой трубчатой и капиллярной системах.

Целомическая полость, как известно, выстлана особым эпителием мезодермального происхождения (целомом), который ограничивает полость с находящейся там целомической жидкостью. Очень часто (у кольчатых червей) именно целомическая жидкость является местом концентрации и удаления опасных для организма продуктов метаболизма. В переносе питательных веществ она тоже имеет определённое значение.

Жидкость, которая циркулирует в трубчатой системе, называется кровью. Она имеет, кроме жидкости, набор особых клеток, выполняющих ряд функций. В том случае, когда вторичная полость частично или полностью редуцируется или сливается с первичной, то циркуляция жидкости идет по межклеточным пространствам за счёт сокращения соматической мускулатуры.

Движение жидкости циркулирующей системы у высших беспозвоночных, в принципе, возможно как по замкнутой, так и по незамкнутой циркулирующим системам. Незамкнутые циркулирующие системы характерны для всех первичнополостных и бесполосных животных, но у тех вторичнополостных, у которых произошло частичное или полное слияние полостей, возникает более сложная, незамкнутая циркулирующая система. В этом случае она обязательно имеет нагнетательный орган и некоторое количество сосудов и полостей. При этом происходит слияние крови с полостной жидкостью, и эта смесь называется *гемолимфой*.

У некоторых высших беспозвоночных, имеющих морфологически самостоятельные полостную и кровеносную системы, в силу высокой межклеточной проницаемости целомическая жидкость может смешиваться с кровью. Это наблюдается у некоторых иглокожих, но степень такого смешивания в разных систематических группах выражено по-разному.

Замкнутая, циркулирующая система у беспозвоночных тоже имеется, например, у олигохет, полихет, фородид, немертин, головоногих моллюсков, некоторых иглокожих, в несколько редуцированном виде – у пиявок. В замкнутой системе циркулирует кровь. Она транспортирует нужные и отработанные вещества по системе трубок-сосудов и передвигается по сосудам в значительной мере за счёт нагнетающего действия особого органа или органов. Обмен веществами осуществляется либо в капиллярах, которые имеют наиболее тонкие стенки и малые размеры, а также в синусах, которые тоже образуют капилляры. Циркуляция жидкости в виде гемолимфы или крови осуществляется с помощью насоса, имеющего систему клапанов, препятствующих обратному току жидкости, который называется сердцем. Морфологически сердца разделяют на несколько типов.

1-й тип. *Камеральные сердца.* Такие сердца имеются у моллюсков и позвоночных. У моллюсков количество камер, образующих сердце, в разных классах варьирует. Предсердий обычно 2, но у четырёхжаберных головоногих их 4. Желудочков обычно 1, но наиболее примитивные имеют 2. Кроме того, у головоногих есть жаберные сердца, расположенные около основания жабр, которые помогают движению крови по венам к предсердиям.

2-й тип. *Трубкообразные сердца.* Этот тип сердец характерен для членистоногих и представляет собой сократимую трубку. Некоторые дополнительно имеют тонкостенную приёмную камеру, которая охватывает собственно сердце. У других сердце свободно лежит в широкой полости перикарда, прикрепляясь лишь в нескольких точках. Кровь проникает в полость сердца через парные отверстия с клапанами. У многих насекомых сердце как бы подвешено при помощи крыловидных мышц, имеющих разное строение. Они тоже участвуют в работе сердца, так как, сокращаясь, они растягивают его, создавая внутри отрицательное давление (рис. 16). Гемолимфа отходит от сердца по одной (у насекомых) или нескольким (у высших раков) артериям. У насекомых артерия обычно не ветвится, а у крупных ракообразных она можетт распадаться на артериолы, переходящие в тканевые синусы. К тому же, в сердце раков кровь попадает из перикарда, а в него может доставляться по венам.

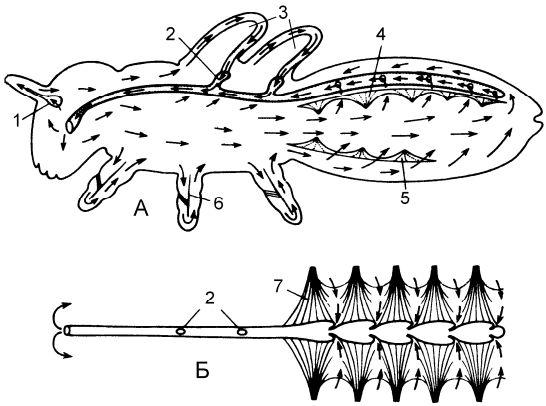


Рис. 16. Схема циркуляции гемолимфы у насекомых (по Weber, 1989):
А – путь гемолимфы в теле насекомого; *Б* – сердце и дорсальная диафрагма (вид сверху). *1* – головные ампулы; *2* – дорсальные ампулы; *3* – крылья; *4* – дорсальная диафрагма; *5* – вентральная диафрагма; *6* – диафрагма конечностей; *7* – диафрагмальные (крыловидные) мышцы

3-й тип. *Пульсирующие сосуды* представляют собой *кровеносные сосуды* замкнутой кровеносной системы. Такие сердца имеют кольчатые черви, немертины и голотурии. Сокращение у сосудов имеет волнообразную форму, при этом способностью сокращаться обладают только главные сосуды; это спинной, брюшной и некоторые боковые. Обычно боковые сосуды сокращаются синхронно, но у пиявок – поочерёдно.

Ритмы сердечной деятельности

Общий принцип зависимости частоты сокращения от размеров тела, характерный для позвоночных (чем меньше животное, тем чаще сокращается сердце), приложим и к беспозвоночным. Так, у дафний при 20°С сердце сокращается от 250 до 450 раз в минуту, а у речного рака – от 30 до 60. Большую роль также играет подвижность беспозвоночного. Например, у малоподвижных двустворчатых моллюсков ритм сокращения варьируется в пределах от 0,2 до 22 сокращений в минуту, а у кальмара – от 40 до 80. Частота сокращений сердца насекомых зависит от их состояния. При полёте или беге сердце насекомого сокращается в 2 и более раз чаще. Кроме того, ритм сокращения сердца также зависит от изменений температуры и от потребления кислорода в пределах их физиологического диапазона. Так, при увеличении температуры на каждые 10°С частота сокращений сердца увеличивается в 2–3 раза.

Устанавливается ритм сокращения сердца у ряда беспозвоночных так же как у позвоночных. Например, у моллюсков сокращение сердца имеет миогенную природу, и определено, что у мидий и брюхоногих любой участок сердца способен генерировать сокращение, которое может распространяться как на всё сердце, так и на его небольшие участки, т.е. локально.

Как оказалось, сердце моллюсков обладает довольно высокой чувствительностью к давлению, т.е. оно не способно развивать максимальное сокращение без предварительного растяжения, причём чем больше внутрисердечное давление, тем сильнее и чаще сокращается. Для разных видов величина сердечного давления, вызывающего сокращение, значительно различается. Только при давлении больше 2 см водного столба начинается регистрация сокращений у моллюсков родов *Aplysia*, *Octopus*, а у других моллюсков сердце способно сокращаться, когда внутрисердечное давление станет больше 40 см водного столба.

Электрокардиограмма сокращения сердца у моллюсков своеобразная и состоит из нескольких медленных волн, часто с более быстрым двухфазным компонентом в самом начале сокращения и более медленным в последующей части сокращения.

У большинства моллюсков сердце, как и полагается высшим животным, снабжено тормозными и ускоряющими нервами. Начинаться они могут от одного ганглия (с разных его участков). Например, у родов *Mya*, *Anodonta* они выходят из висцерального ганглия, а у *Helis*, *Limax* – из плеврального. У других (*Clinocardium*) источник ускоряющих импульсов находится в церебральном ганглии, а источник тормозящих – в висцеральном.

Химические вещества тоже влияют на ритм сердечных сокращений. *Ацетилхолин* тормозит сердечную деятельность у большинства моллюсков. *Эзерин* ещё больше усиливает действие ацетилхолина. *Бензохинон* действует наоборот, являясь антагонистом ацетилхолина, и вызывает ускорение или снижение тормозного эффекта ацетилхолина. Концентрация ацетилхолина для одних групп моллюсков может быть очень низкой – до 10^{-12} М, для других – такая концентрация не оказывает влияния, а при относительно высокой концентрации 10^{-4}–10^{-5} М он может оказывать стимулирующее действие на сердце, но это зависит от наличия ионов Na^{+}.

Управление работой сердца ракообразных и мечехвоста p. Limulus

Управление работой сердца ракообразных и мечехвоста происходит по схожей схеме. Осуществляется оно особыми нервными клетками (генерирующих волну возбуждения), находящимися на дорсальной стороне сердца. Образующаяся в них волна возбуждения вызывает сокращение сердца. Нервные клетки образуют более-менее компактный сердечный ганглий. У раков он состоит из разного количества нейронов (от 6 до 16). Например, у некоторых омаров в ганглии нейроны различаются по размерам: среди них 5 больших и 4 маленьких. У мечехвоста в ганглии множество мелких мультиполярных нейронов, лежащих вперемешку с большими униполярными.

Дорсальный ганглий является пейсмекером, т.е. водителем ритма. У мечехвоста он реагирует на местное тепло, локально поданное на сердце, при повышении температуры увеличивается и частота сокращений. Удаление пейсмекера вызывает остановку сердца, после чего оно может реагировать перистальтическим сокращением на растяжение его «кровью» или же на воздействие раствора, лишенного ионов K^{+}; при этом будут наблюдаться только локальные сокращения, т.е. миогенная природа сокращения присутствует, но слабо выражена.

Электрокардиограмма работающего сердца у ракообразных и мечехвоста имеет много общего. Одно сокращение происходит на несколько

импульсов раздражения. Кардиограмма имеет быструю начальную деполяризацию, за которой следует непостоянное число осцилляций (рис. 17, 18); такая картина характерна для тетануса, но у мечехвоста пик менее выражен.

Как отмечалось ранее, сердечный ганглий у ракообразных состоит из меньшего числа нейронов, и они могут быть неравнозначными. Так, у омара 4 мелких нейрона мультиполярные и являются пейсмекерными – водителями ритма, крупные – ведомые, так как они не способны на спонтанную активность. У омара мышцы сердца также отвечают только на несколько импульсов от нейронов. У ряда ракообразных различить пейсмекерные и ведомые нейроны пока не удалось, хотя различие в активности нейронов часто обнаруживается. В этом случае клетки, находящиеся на концах сердечного ганглия, оказываются чаще спонтанно активными, чем в середине. Скорость проведения возбуждения составляет около 1,5 м/с.

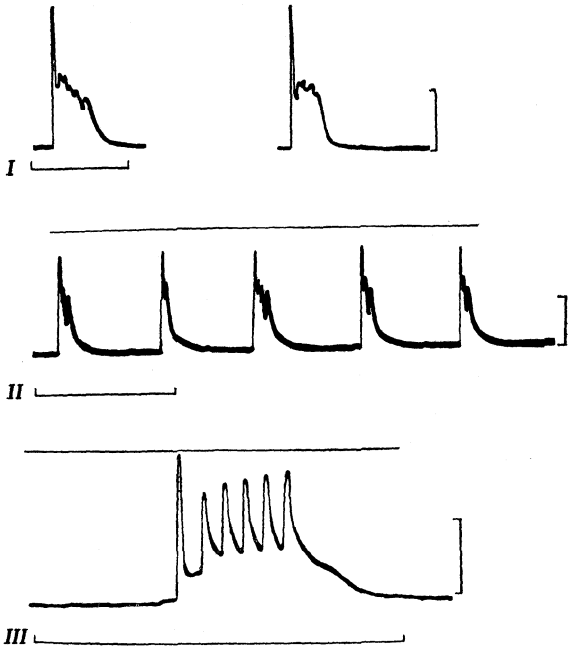


Рис. 17. Внутриклеточные потенциалы действия сердца ракообразных (по Проссеру, 1978): I – род *Maja*; II – род *Carcinus*; III – род *Palaemon*

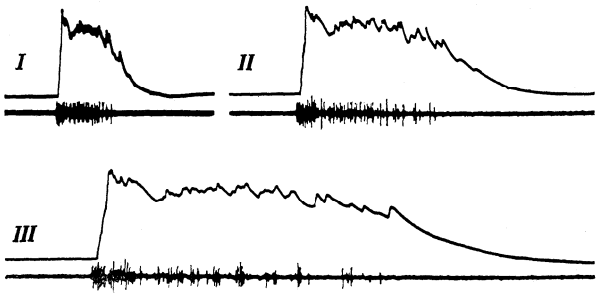


Рис. 18. Электрокардиограмма мечехвоста рода *Limulus* (при разных скоростях развёртки) (по Lang, 1971)

Сердце управляется не только сердечным ганглием. У ракообразных и мечехвоста к нему подходят несколько регуляторных нервов, которые оканчиваются в пейсмекерном ганглии (нейронах) и в сердечной мышце. Регуляторных нейронов может быть несколько, обычно ускоряющих бывает больше, чем тормозных, и выходить регуляторные нервы могут из разных частей центральной нервной системы. У мечехвоста тормозные выходят из задней части мозга, но откуда выходят ускоряющие, пока не известно. У ракообразных и те и другие – из околопищеводного ганглия, и тормозные всегда располагаются впереди ускоряющих. Тормозные импульсы гиперполяризуют сердечные нейроны, затрудняя их активность.

Ускоряющие нервы действуют на мембрану пейсмекерных нейронов и увеличивают крутизну нарастания пейсмекерных потенциалов. Следует отметить, что в отличие от моллюсков для мечехвостов и ракообразных пока не удалось найти химических медиаторов. Так, ацетилхолин (АХ) вызывает возбуждение в сравнительно высоких концентрациях (каких в тканях ракообразных никогда не бывает). Блокаторы тоже не найдены, а известные не влияют на частоту сокращений. Лишь у некоторых ракообразных найдены вещества, которые можно считать медиаторами, и то условно. Таковой является гамма-аминомаслянная кислота (ГАМК), которая влияет на частоту разрядов ганглия, но в высокой концентрации 10^{-4} М. Имеется также вещество (точно не дифференцировано), являющееся производным триптамина, которое ускоряет ритм сердца у коротхвостых крабов.

Таким образом, работа сердца у ракообразных и мечехвоста регулируется главным образом нейронами, находящимися в сердечном ганглии. Они относительно немногочисленные (только у *Limulus* их довольно

много), взаимодействуют очень точно и согласованно во времени, обеспечивая работу довольно протяжённого, а в ряде случаев – компактно расположенного сердца. Сердечная же мышца у них, хотя и способна к миогенной активности, находится под жестким нервным контролем, напоминая в большей части своих проявлений соматические мышцы.

Сердца пауков, скорпионов и насекомых

У паука рода *Eurypelma* сердце имеет ганглий с уни- и мультиполярными нейронами, его ЭКГ схожа с ЭКГ мечехвоста, т.е. его сердце можно считать нейрогенным. Но в отличие от мечехвоста и ракообразных, сердечный ганглий возбуждается медиаторами в более низких концентрациях, такими как ацетилхолин, адреналин, а также норадреналин, глутаман. Гамма-аминомаслянная кислота оказывает тормозящее влияние.

Скорпионы рода *Urodacus* тоже имеют пейсмекерный ганглий сердца, без него оно останавливается. Кроме того, сердце получает стимулирующую и тормозную иннервацию от центральной нервной системы. Медиаторы на сердце не влияют. Только ацетилхолин в высокой концентрации 10^{-4} М оказывает не ускоряющее, а тормозящие влияние.

Насекомые. Кровеносная система насекомых, в отличие от таковой ракообразных и мечехвоста, обычно, не несёт респираторной функции. К тому же насекомые имеют разные типы развития и их сердца отличаются значительным разнообразием по способу стимуляции. Работа одних обеспечивается нейрогенной стимуляцией (координацией), у других сокращение сердца имеет миогенную природу.

Нейрогенная природа управления работы сердца доказана для сердца мух *Sarcophaga*, их ЭКГ схожа с таковой у *Limulus*. Такая же ЭКГ встречается у жуков *Dytiscus*, *Galleria*, а у цикад даже найдены пейсмекерные ганглии во 2–7 сегментах. У таракана, кузнечика, сверчка, медоносной пчелы ацетилхолин повышает частоту сокращения сердца, а у некоторых управление идёт от крыловидных мышц, поскольку их перерезка ведёт к остановке сердца (вероятно, там находятся управляющие нейроны), но не у всех – у цикад сохраняется ЭКГ.

Несмотря на то, что у названных выше насекомых по всем признакам вроде бы отмечена нейрогенная природа управления работы сердца, нейроны в сердце обнаружены далеко не у всех. У тараканов рода *Periplaneta* есть ганглий в сердце, состоящий из 6 нейронов. Их разряды координированы с сердечными сокращениями, но после удаления сердечного ганглия ритмические сокращения сердца не прекращаются (вероятно, миогенная природа сокращения у них доминирует).

У бабочки *Hyalophora cecropia* сердце не содержит нервных клеток, следовательно, не имеет локализованной пейсмекерной зоны, и на него не влияют ни ацетилхолин, ни адреналин, ни эфир, что подтверждает справедливость отнесения его к миогенным. При этом его внутриклеточные потенциалы напоминают таковые сердца позвоночных. Кровь этих бабочек богата ионами калия и магния и бедна ионами натрия, а как известно, миогенная активность зависит в большой степени от кальция, скорее всего его роль выполняет какое-то другое вещество.

Таким образом, краткий обзор способов управления работой сердец членистоногих показывает, что они весьма разнообразны и источник, вызывающий их сократительную деятельность, может быть миогенной или нейрогенной природы. Кроме того, могут иметь значение местные, рефлекторные, регуляторные механизмы, находящиеся в центральной нервной системе, и идущие от неё тормозные и возбудительные нервы, отходящие от соответствующих нейронов. Пейсмекерные ганглии, даже когда они есть, часто не реагируют на гуморальные воздействия, хотя у некоторых членистоногих такое влияние может наблюдаться.

Особняком стоит сердце кольчецов, или Annelida. Кровеносная система кольчатых червей замкнутая, и многие кровеносные сосуды обладают спонтанной активностью. Следует отметить, что у этих червей сердце имеет очень расплывчатые границы. Обнаружено, что у некоторых кольчецов дорсальный и вентральный сосуды имеют независимую частоту сокращений (например, у гигантского дождевого червя). В сердце дождевых червей рода *Lumbricus* описаны нервные клетки, которые под воздействием ацетилхолина, адреналина, норадреналина ускоряют частоту сокращения кровеносного сосуда. Но для возникновения сокращений всегда важным фактором является растяжение кровью сосуда. У *пиявок* в сердце не найдено нервных клеток, но оно тоже реагирует на *адреналин* ускорением, а *мускарин* вызывает замедление. Вероятно, регуляция идёт через сегментарные нервы центральной нервной системы, так как обнаружены возбуждающие и тормозные нервы, подходящие к сердцу.

СИСТЕМА КРОВИ КАК ВНУТРЕННЯЯ СРЕДА ОРГАНИЗМА. ФУНКЦИЯ КРОВИ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Внутренняя среда животного представляет собой жидкость. Весовой объём этой системы составляет значительную часть массы животного. Особенно большая доля жидкости имеется у тех животных, у которых не выделяется замкнутая жидкостная система.

Наибольшая доля жидкости у высших животных у хитонов – у них 90% массы тела приходится на гемолимфу, у двустворчатых моллюсков она значительно ниже и достигает всего 50%. Соотношение гемолимфы от массы тела брюхоногих моллюсков варьирует в пределах 49–75%. Крайняя степень вариабельности принадлежит насекомым, у них гемолимфа может составлять от 1 до 49% от массы тела. У животных, имеющих замкнутую кровеносную систему, обычно масса циркулирующей крови меньше.

Через кровь, гемолимфу и прочие виды жидкости в циркулирующих жидкостных системах осуществляется постоянный транспорт веществ к клеткам тканей и от них. Для успешного транспорта требуется постоянство внутренней среды, ионного состава, pH. Ионный состав поддерживается на видоспецифичном уровне за счёт работы осморегулирующей системы (у низших многоклеточных и одноклеточных) или работы выделительной, дыхательной систем. При этом питание тоже играет немаловажную роль. pH поддерживается за счёт использования буферных комплексов, которые создают буферную ёмкость, поэтому поступающие в кровь кислоты и щёлочи существенно не меняют её ионный состав. Причём буферная ёмкость крови, как и всей жидкостной системы, возрастает в ходе эволюционного прогресса от беспозвоночных до позвоночных за счёт накопления белков, аминокислот, сахаров и других органических веществ. Хотя даже у высокоразвитых беспозвоночных количество белка в жидкости довольно низкое. Так, у песчаной ракушки (класс Двустворчатые) всего 0,09 объёмных процентов белка в гемолимфе, у виноградной улитки – 1,2–2,3, у осьминога – 10, а у шмеля – 5 объёмных процентов. В среднем у членистоногих, если измерить в весовых единицах, белка всего 2 мг на 1 мл гемолимфы.

У беспозвоночных, использующих кровь для переноса кислорода, главными белками, обеспечивающими буферную ёмкость, являются ды-

хательные пигменты. Они у беспозвоночных довольно разнообразны. Наиболее часто встречаются *гемоглобин*, *гемоцианин*, *гемоэритрин* (*гемеритрин*), *хлорокруорин*. Другие белки у беспозвоночных встречаются редко и в очень непостоянном количестве.

При отсутствии дыхательных пигментов, например у насекомых, буферная ёмкость в значительной мере определяется присутствующими в гемолимфе аминокислотами (до 60%), хотя сами аминокислоты могут составлять всего 10% от всех других компонентов крови. Роль других компонентов (сахара и т.д.), естественно, не ведущая, но может быть заметная. У позвоночных буферная роль белка особенно значительна.

Следует добавить, что с увеличением концентрации белков формируется ещё одно важнейшее свойство внутренней среды, а именно возрастает коллоидно-осмотическое давление. У сипункулид и двустворчатых оно равно 0,12–0,7 мм водного столба, у головоногих – 2,9–3,9 и т.д. У позвоночных оно ещё выше.

Сахар тоже играет определённую роль в создании коллоидно-осмотического давления. Особенно высокое значение он имеет у насекомых – уровень зависит от фазы развития и сезонных явлений и поэтому непостоянный. В целом же сахара у беспозвоночных в крови относительно мало.

Клетки крови

В любой циркулирующей системе многоклеточных животных имеются специализированные клетки. Разнообразие типов клеток крови берёт начало от разновидностей примитивных клеток, выселяющихся в мезоглею губок. Их представляют амёбовидные фагоцитирующие, лимфоцитоподобные клетки, амёбоциты и ацидофильные гранулоциты, способные выполнять пищеварительную и экскреторную функции. Разнообразие специализированных клеток у многоклеточных беспозвоночных невысокое, и в каждой группе имеется свой набор таких клеток (рис. 19).

Несмотря на то что иглокожие стоят высоко на эволюционном древе, их клетки крови малочисленны и представлены немногими типами; это фагоциты и элеоциты, которые находятся в целомической жидкости, перигемальной и кровеносной системах. Следует отметить, что по клеточному составу все циркулирующие системы, кроме амбулакральной, не отличаются. Элеоциты у них бывают в 2 формах: красного типа, имеющие пигмент *эхинохром*, и белого типа, которые непостоянны и превращаются в меланофоры, выполняющие функцию выделения, после того как попадают в эпидермис.

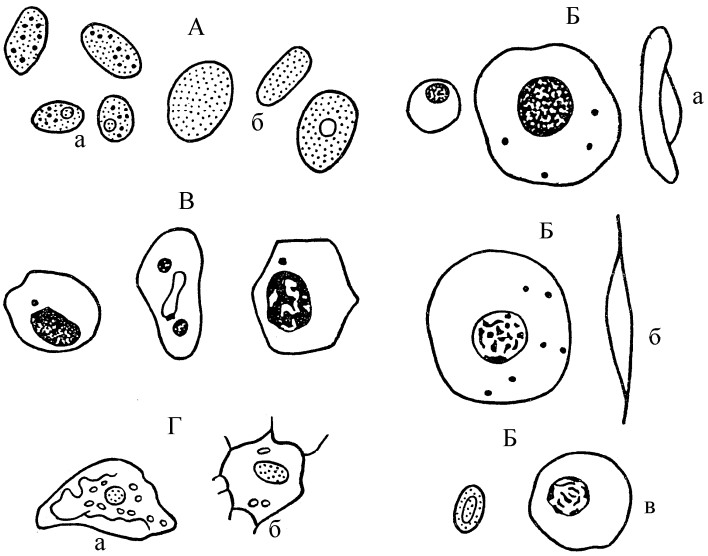


Рис. 19. Клетки крови беспозвоночных (по Заварзину, 1990):
А – пластинчатожаберные моллюски: *а – Arca tetragona*, *б – Solen legumen*;
Б – полихеты: *а – Glycera tesselata, б – Travisia forbesii*, *в – Polycirrus hematodes*;
(мелкие клетки – молодые, крупные – зрелые, плоские – вид сбоку); *В* – немертины
Drepanphorus sp. (заметно уплотнение и дегенерация ядра по мере старения клетки);
Г – иглокожие: *а – Cucumaria planci*, *б – Thyone aurantiaca*

У некоторых голотурий (морской огурец) встречаются мелкие лимфоцитоподобные клетки – гемоциты с гомогенной цитоплазмой, содержащей небольшое количество гемоглобина. У одних видов они овальные с ядром в центре, у других – безъядерные.

В гемолимфе моллюсков содержатся разнообразные клеточные элементы, их условно сводят к двум типам – амёбоцитам и эритроцитам, но одновременно они встречаются не у всех. Амёбоциты встречаются у всех и способны к агглютинации и фагоцитозу. Эритроциты – только у двустворчатых и содержат дыхательный пигмент.

В целомической жидкости аннелид имеются *амёбоциты* и *элеоциты*. Первые выполняют функции фагоцитоза и трофическую, вторые – только трофическую. Некоторые олигохеты (*Allolobophora caliginosa*) имеют амёбоциты двух видов – с базофильной и эозинофильной цитоплазмой.

Элеоциты у некоторых дождевых червей становятся резервными клетками, содержащими жир и мукоциты, которые, выделяясь на поверх-

ность служат смазкой. В сосудистой жидкости (в крови), где растворён гемоглобин, есть гемамёбоциты. У полихет в крови имеются почти настоящие эритроциты, в которых может содержаться гемоглобин.

Следует отметить, что клетки целомической жидкости могут переходить из одного типа в другой. Так, амёбоциты, накапливая жир, трансформируются в элеоциты, при этом они увеличиваются в размерах.

Концентрация этих клеток зависит от сезона и фазы жизни, летом и в период размножении их больше.

У ракообразных один основной тип – амёбоциты, которые дают несколько разновидностей, в зависимости от возраста клетки:

1. *Гемокоагулирущие клетки*, по-видимому, содержат гемагглютинины.
2. *Амёбоциты* способны к фагоцитозу.
3. *Амёбоциты зернистого типа* участвуют в синтезе *гемоцианина*.

Клетки гемолимфы насекомых

Клеточный состав гемолимфы насекомых довольно разнообразный. Общее название клеток гемолимфы – *гемоциты*. Единой классификации клеток их гемолимфы пока нет, наибольшее число исследователей придерживаются классификации Джонсона, который разделил все обнаруженные в гемолимфе клетки на 2 группы, состоящие из 9 морфологических типов или видов (рис. 20).

В первую группу входят 3 типа клеток, которые имеются почти у всех насекомых.

1. *Пролейкоциты* (*прогемоциты*) представляют собой небольшие округлые бледно-серые базофильные клетки (красящиеся щелочными красителями).
2. *Плазмоциты* – базофильные клетки непостоянной формы, лишённые каких-либо внутриклеточных включений.
3. *Гранулоциты* – разнообразные по форме клетки, содержащие бесцветные ацидофильные (красящиеся кислыми красителями) гранулы.

Все эти гемоциты легко образуют псевдоподии, т.е. переходят в амебоидное состояние. Они способны к митотическому и амитотическому делению, от них происходят такие же клетки и гемоциты дополнительной группы.

Вторая (дополнительная) группа гемоцитов содержит 6 типов клеток, встречающихся не у всех насекомых.

1. *Цистоциты* – разнообразные по форме базофильные клетки, снаружи покрытые гиалиновым слоем жидкой цитоплазмы. Ядра округлые, внутри гранулы и капельно-жидкие запасы ацидофильных питательных веществ. Эти клетки трудно отличить от гранулоцитов.

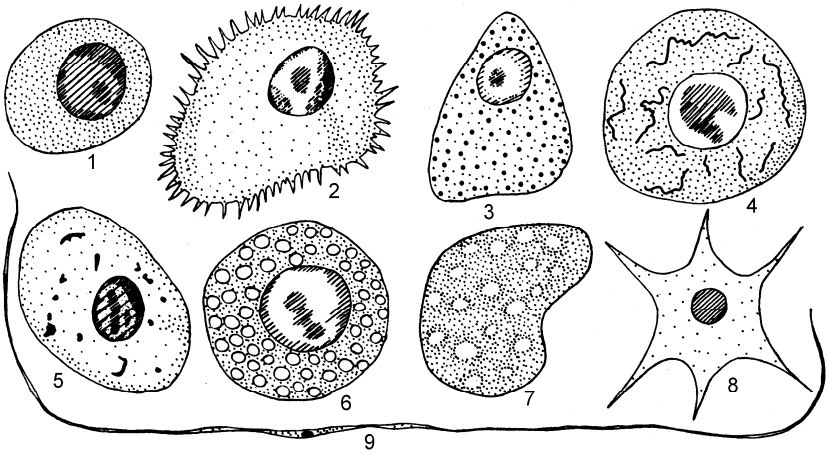


Рис. 20. Основные типы гемоцитов насекомых (по Jones, Chapman, 1985):
1 – прогемоцит; *2* – плазмоцит; *3* – гранулоцит; *4* – эноцит; *5* – цистоцит;
6 – сферическая клетка; *7* – адипогемоцит; *8* – подоцит; *9* – червеобразная клетка

2. *Сферические клетки* – округлые, овальные с крупными бесцветными или светло-желтыми включениями. Иногда их рассматривают как высокоспециализированный тип гранулоцитов.

3. *Эноциты* – крупные базофильные клетки с мелкозернистой цитоплазмой. Включения имеются в виде пластинчатых и игольчатых кристаллов. Обычно эноциты связаны с покровами насекомых.

4. *Адипогемоциты* – непостоянные по форме и по размерам клетки с большим количеством каплевидных или грануловидных включений. Адипогемоциты встречаются у многих насекомых.

5. *Подоциты* – очень большие уплощённые клетки с длинными цитоплазматическими отростками, не изменяющими свою форму, чем и отличаются от псевдоподий. Подоциты имеются в гемолимфе у двукрылых и чешуекрылых.

6. *Червеобразные клетки* – наиболее специализированный вид гемоцитов в виде удлинённых, почти нитевидных плазмоцитов. Они встречаются у жесткокрылых и чешуекрылых.

Все виды гемоцитов происходят, вероятно, из пролейкоцитов и плазмоцитов, при этом возможно их взаимопревращение.

Любая стадия развития характеризуется своей гемограммой. Она же отражает физиологические изменения организма и даже упитанность.

Поэтому можно использовать гемограмму для диагностики ранних стадий заболеваний насекомых, их заражённости паразитами или отравления инсектицидами.

Защитная функция крови от потери жидкости у беспозвоночных

Известно, что многие клетки крови беспозвоночных склонны к слипанию после контакта с воздухом или с окружающей внешней средой, но не у всех этот процесс имеет жизненно важное значение. Амёбоциты моллюсков способны слипаться, для этого у них имеются лапчатые псевдоподии, которые образуют хлопья или даже пробку, но при этом не наблюдается коагуляция плазмы. Очевидно, большого значения для сохранения жизни организма и предотвращения смерти от потери гемолимфы эта пробка из амёбоцитов не имеет, особенно при крупных ранах. Большое значение для сохранения гемолимфы имеет процесс сокращения мышц вокруг раны. Следует отметить, что оба эти процесса (агглютинация и сокращение мышц) имеют смысл только при незначительных ранах. У сохранивших жизнь после ранения моллюсков пробка и сгустки впоследствии уничтожаются фагоцитирующими клетками крови.

Иглокожие представляют собой морфологически и анатомически разных животных, и для них характерны большие вариации в процессе свёртывания крови. Все они имеют запоздалую реакцию на повреждение и начало вытекания жидкости (через 10–30 с). Различают три способа образования сгустков с различной степенью участия целомоцитов (клеток целомической жидкости).

При первом способе образования сгустков, некоторые целомоциты агглютинируют, образуя большие массы сцеплённых клеток. Это сцепление в принципе обратимо, клетки могут из него (сгустка) выходить. Образование сгустков зависит в большей степени от ионов K^+. Этот тип образования сгустков свойствен морским ежам и части видов офиур.

При втором способе образование сгустка начинается также, как при первом. Но после агглютинации мембраны соприкасающихся клеток разрушаются и цитоплазмы сливаются в общую массу. Это наблюдается у морских звёзд, встречается у ежей, голотурий и некоторых офиур.

При третьем способе образование сгустка начинается с разрушения отдельных клеток, их называют «взрывные». Они становятся центром образования сети, которая затем захватывает другие клетки, в том числе и других типов. Клетки, попавшие в эту сеть, не агглютинируют и не сливаются и потом могут выходить из этой сети. В процессе участвует

азотосодержащая субстанция неизвестного состава, так как доля азота в жидкости заметно снижается на 15–25%. Этот способ образования тромба свойствен ряду видов голотурий.

В образовании сгустка, закрывающего рану, у полихет может принимать участие и плазма крови, которая содержит фибриноподобный белок. Но он имеется не у всех видов, поэтому у некоторых в этом процессе участвуют только эритроциты, которые меняют форму и агглютинируют.

У ракообразных, так же как и у насекомых, имеется более сложный процесс образования тромба. Так, у речного рака в ответ на повреждение тканей образуются хлопья из клеток гемолимфы в результате агглютинации, которые затем обволакиваются сгустком из фибриноподобного белка плазмы, потом из сгустка выжимается сыворотка.

Гемоциты основной группы гемолимфы насекомых хорошо реагируют на раны, буквально закрывая их собой, а их амебоидные формы защищают организм от бактерий и даже многоклеточных паразитов. После более-менее надежного закрытия раны гемоцитами происходит коагуляция плазмы, в этом процессе участвуют гемоциты типа цистоцитов. Вероятно, они выделяют коагулины, которые вызывают загустевание плазмы, а затем наблюдается агглютинация, или склеивание, гемоцитов, хотя у ряда насекомых имеются отклонения в этом процессе. У таких видов сначала на гемоците (цистоците) образуются тонкие псевдоподии, вокруг которых происходит коагуляция гемолимфы, и в этой сетке начинают застревать другие гемоциты, которые и формируют кровяной сгусток.

У мечехвоста *Limulus* зернистые амёбоциты гемолимфы образуют агрегаты, в которых клетки связываются псевдоподиями и выделяют секрет в среду, далее клетки разрушаются и в гемолимфе образуется сгусток, т.е. клетки инициируют процесс, который вторично возникает в гемолимфе.

Значение крови в защите организма от бактерий и паразитов

В защите организма от бактерий и паразитов обычно принимают участие клетки крови, способные образовывать псевдоподии. У насекомых многие типы гемоцитов способны к фагоцитозу и могут уничтожать микроорганизмы и неживые объекты. В наибольшей степени эта способность свойственна пролейкоцитам, плазмоцитам, гранулоцитам, адипогемоцитам. Однако есть бактерии, которые подавляют реакцию гемоцитов по фагоцитированию. Многоклеточных паразитов гемоциты тоже могут изолировать, образуя вокруг его тела капсулу, которая препятствует поступлению питательных веществ и кислорода, что в конечном итоге вызывает его гибель. Обычно в образовании капсулы участвуют специали-

зированные производные от плазмоцитов, но специфических паразитов они не капсулируют, так как вещества, выделяемые такими паразитами, подавляют защитную реакцию клеток гемолимфы.

Главным фактором, обеспечивающим защитную реакцию у других беспозвоночных, также является способность клеток крови к фагоцитозу и образованию агрегации. Наибольшая роль в этом процессе принадлежит зернистым и незернистым амёбоцитам. Роль жидкой составляющей крови, т.е. плазмы и полостной жидкости, невелика, лишь у некоторых беспозвоночных полостная жидкость обладает бактерицидными свойствами, например у морских звёзд.

Во время линек насекомых гемоциты выполняют 3 функции.

1. *Эндокринная*. Суть её в том, что амебоидные клетки гемолимфы переносят активационный гормон от мозга к проторокальной железе личинки, и эта железа выделяет гормон линьки – *экдизон*. Возможно, что гемоциты сами синтезируют и выделяют какие-то вещества, необходимые для синтеза экдизона.

2. *Гистолитическая*. Эта функция имеется только у насекомых с полным превращением, для этого гемоциты переходят в амебоидную форму и фагоцитируют ненужные органы.

3. *Трофическая*. Эту функцию приобретают гемоциты, накапливающие определённые вещества в период гистолиза ненужных органов, а затем передающие их для строительства, роста и дифференцировки новых органов из имагинальных дисков. Особое значение имеют в этом процессе адипогемоциты, которые передают запасённые вещества в нужные места по цитоплазматическим отросткам.

ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ

Типы дыхательных систем

Свободноживущие низшие животные не имеют дыхательной системы, так как их относительно небольшое, тонкое или рыхлое тело снабжается кислородом, растворённым в воде, без посредников. При этом поступление кислорода усиливается за счёт прогонки воды по гастроваскулярной системе или при омывании парагастральной полости. Эндопаразитические животные дыхательной системы тоже не имеют, но они используют для окисления продуктов пищеварения процессы гистолиза, т.е. без кислородного окисления, и прочие потребности в кислороде у них очень низкие.

Снабжение кислородом клеток тела напрямую через покровы имеют не только низшие животные (губки, кишечнополостные), но и более высокоорганизованные, имеющие тонкие покровы. Так, например, у вторичнополостных животных, кровь, находящаяся в кровеносной системе, разносит кислород по всему телу, а получает его через капиллярную сеть покровов из внешней среды (дождевые черви). Часто прямое проникновение кислорода, является дополнительным его источником. Свободноживущие первичнополостные обычно не имеют дыхательной системы, и у них проникающий в тело кислород разносится по телу межклеточной и полостной жидкостями.

Кислород у животных с плотными покровами может проникать в тело через определённые участки, имеющие утончённые покровы, часто таким местом являются жабры. Жабры имеют обычно крупные животные, размер жабр коррелирует с подвижностью и условиями обитания, т.е. с относительной насыщенностью среды кислородом. При жаберном дыхании всегда есть переносчик кислорода (кроме насекомых), который входит в состав циркулирующей жидкостной системы. Это дыхание очень широко используется водными животными разных систематических групп.

Сухопутные животные жаберное дыхание используют крайне редко. Оно известно только у мокриц (подкласс Высшие раки, отряд Равноногие). Обычно сухопутные беспозвоночные используют либо легочную, либо трахейную системы, которые получили развитие у хелицеровых и трахейнодышащих животных, входящих в тип Членистоногие. При лёгочном дыхании в циркулирующей системе членистоногого обязательно имеется переносчик кислорода.

Переносчики кислорода у беспозвоночных и дыхательные функции крови

Если циркулирующая жидкость выполняет функцию переноса кислорода от дыхательной поверхности к тканям тела, то она имеет особый пигмент, который, собственно, и является переносчиком кислорода. Но в некоторых случаях его нет, тогда кислород переносится в растворённом виде в циркулирующей жидкости. Обычно у высокоорганизованных животных содержание растворённого кислорода в циркулирующей жидкости очень мало – менее 1%. Поэтому основное его количество переносится пигментом. Степень участия пигмента в переносе кислорода у разных животных может сильно варьировать. У одних животных он участвует в переносе кислорода постоянно, но у других – только когда парциальное давление кислорода низкое.

Кроме того, пигмент крови выполняет функцию буфера, участвуя в поддержании колоидно-осмотического давления крови.

Все пигменты, являющиеся переносчиками кислорода, представляют собой металлоорганические комплексы. Большинство из них содержит ионы железа, и лишь немногие – меди.

Дыхательные пигменты

У беспозвоночных переносчиками кислорода могут быть следующие пигменты: гемоглобины, миоглобин, хлорокруорин, гемоэритрин и гемоцианин.

Наиболее широко распространены *гемоглобины*, представляющие собой железопорфирины (гемы), связанные с белком (глобином). Из гемоглобинов беспозвоночных наиболее полно изучен железопорфирин, который у многих одинаков, но у разных животных связан с отличающимся по аминокислотному составу глобином, т.е. глобины у разных видов имеют отличия друг от друга.

Гемоглобины могут быть внеклеточными, т.е. растворёнными в жидкостях тела: крови, гемолимфе, целомической, полостной и межклеточной жидкостях. Они могут находится в особых кровяных тельцах (клетках) или в тканевых клетках, таких как мышечные или даже нервные.

Примеры расположения дыхательных пигментов у беспозвоночных

Наиболее распространенными дыхательными пигментами у беспозвоночных являются гемоглобины, модификации которых обычно называют общим термином *гемоглобин*.

Гемоглобин у *круглых червей* может быть в первичнополостной жидкости и в клетках гиподермы, что встречается у червей рода *Ascaris*.

Плоские черви. Гемоглобин имеется в тканях некоторых паразитических сосальщиков и прямокишечных турбеллярий.

Немертины. Место нахождения гемоглобина у немертин может быть различно, у одних видов он находится в эритроцитах, у других – в плазме крови, а у немногих (род *Polia*) – даже в клетках нервных ганглиев.

Аннелида (тип Кольчатые черви). У олигохет рода *Lumbricus* и пиявок (рода *Hirudo*) гемоглобин находится в плазме крови, кроме того, у рода *Lumbricus* в мышечных клетках имеется другой пигмент – миоглобин.

У многощетинковых червей (полихеты) места нахождения гемоглобина более разнообразны. Так, у полихет с замкнутой кровеносной системой он находится в клетках целомической жидкости и плазме крови (род *Terebella*), а у других представителей семейства Neeridae и др. – только в плазме крови.

У полихет с редуцированной кровеносной системой гемоглобин чаще обнаруживается только в клетках целомической жидкости, а у некоторых его вообще нет. Кроме того, у полихет могут быть и другие пигменты, о которых информация будет приведена ниже.

Эхиуриды, относящиеся к типу Annelida. У них гемоглобин имеется в клетках целомической жидкости, в мышцах стенки тела.

Моллюски. Гемоглобин имеется у немногих представителей этого класса. В кровяных тельцах он содержится у некоторых пластинчатожаберных (роды *Solen, Arca* и т.д.), а у видов рода *Planorbis*, относящихся к классу Брюхоногих, – в плазме крови.

Членистоногие. У насекомых гемоглобины встречаются очень редко. Их находят в трахеальных и некоторых других клетках у личинок хирономид (отряд Двукрылые) и личинок желудочных оводов (род *Gastrophilus*).

У представителей класса Ракообразных гемоглобина нет у всех Высших раков (подкласс Malacostraca). Но есть он у некоторых раков, относящихся к низшим ракам, из отряда Жаброногих (Anostraca), Листоногих (Phyllopoda) в том числе у дафний, щитней, а также паразитических Веслоногих (Copepoda), и Усоногих.

Форониды (тип Щупальцевые). У них гемоглобин содержится в кровяных тельцах.

Другой близкий к гемоглобину пигмент – *миоглобин*. Он близок к гемиглобину, являясь его мономером. Миоглобин встречается реже, преимущественно у моллюсков. У многих видов переднежаберных брюхоногих и у хитонов он находится в мускулатуре радулы. Малощетинковые черви из рода *Lumbricus* имеют миоглобин в мышцах тела.

Следующий пигмент, встречающийся у беспозвоночных, – *хлорокруорин*, который в разбавленном виде окрашивает раствор в зелёный цвет. Он тоже содержит железопорфирин, отличающийся от гема гемоглобина.

Хлорокруорин у полихет семейства Sabellidae содержится в плазме крови вместо гемоглобина, а у некоторых представителей семейства Serpulidae – в плазме крови вместе с гемоглобином.

Кроме вышеназванных дыхательных пигментов у беспозвоночных имеется ещё и *гемоэритрин*, относящийся к группе железосодержащих пигментов, у которого атомы железа не входят в порфириновое кольцо. Этот пигмент содержит почти в 63 раза больше железа, чем гемоглобин, и имеет фиолетовый цвет.

Гемоэритрин имеют некоторые полихеты (род *Magelona*), у которых он находится в кровяных тельцах. Кроме полихет, гемоэритрин обнаружен у *сипункулид* (дополнение к типу Кольчатые черви). Есть он у плеченогих из типа Щупальцевых, у Приапулид (дополнение к типу Круглые черви). У них гемоэритрин находят только в кровяных тельцах.

Последним из дыхательных пигментов, встречающихся у беспозвоночных является *гемоцианин*. Он представляет собой медьсодержащий протеид без порфириновой группы, который всегда растворён в плазме и очень редко встречается вместе с другими пигментами. По частоте встречаемости у беспозвоночных это второй пигмент после гемоглобинов. Гемоцианин найден у представителей разных классов моллюсков: боконервных, головоногих, некоторых брюхоногих. Имеется он и у членистоногих, например, у высших раков, мечехвостов, некоторых паукообразных.

Функции и некоторые физиологические свойства дыхательных пигментов

Гемоглобин. Функции и свойства гемоглобина у беспозвоночных могут довольно резко отличаться. Он может участвовать в переносе кислорода, что наблюдается у многих животных, имеющих его. Но у некоторых он просто обеспечивает запас кислорода на случай гипоксии, и, наконец, у отдельных видов гемоглобин не имеет никакого отношения к кислороду, так как является источником гематина, который идёт на нужды организма, например, используется в процессе созревания яиц, что наблюдается у аскарид.

В том случае, когда гмоглобин участвует в транспорте кислорода, его свойства у разных животных тоже могут отличаться. Например, у некоторых кольчатых червей, живущих в условиях, близких к анаэробным, гемоглобин может быть очень активным и способным насыщаться ки-

слородом (связывать его) при очень низких парциальных его давлениях (менее 2 мм рт. ст.). При этом функция гемоглобина не зависит от углекислого газа. Такие свойства имеет гемоглобин у олигохет из болот и застойных дренажных канав. Если этих червей поместить в условия более высокого давления кислорода (например, 10 мм рт. ст.), то у них наступит кислородное отравление.

У олигохет, живущих в более аэрированных условиях, гемоглобин имеет другие свойства. Например, у дождевого червя при парциальном давлении кислорода от 70 до 152 мм рт. ст. потребление кислорода более-менее стабильно и гемоглобин переносит около 40% кислорода.

Величина связывания и переноса кислорода очень сильно колеблется даже внутри вида, т.е. от особи к особи. В среднем P_{50} (давление, при котором насыщается 50% гемоглобина) оказалось равным 7 мм рт. ст., при этом CO_2 не подавляет это свойство. Даже при более низких парциальных давлениях кислорода насыщение гемоглобина у дождевых червей снижается лишь на 20%.

Как отмечали выше, гемоглобин может содержаться в разных клетках. У некоторых полихет он имеется в целомических клетках, причём там две его фракции, лёгкая имеет более высокое сродство к кислороду и угарному газу (CO), а тяжёлая – более низкое сродство к эти газам.

Разная степень участия гемоглобина в переносе кислорода наблюдается у пресноводных улиток, и это зависит от насыщения кислородом воды. При низких давлениях он участвует в переносе кислорода, а при высоких его роль снижается и улитка переходит к кожному дыханию. Но есть пределы, при которых этот процесс может происходить. У улиток *Planorbis* гемоглобин активно выполняет функцию переноса кислорода при P кислорода, равном 20–60 мм рт. ст., но при P меньше 40 мм рт. ст. кровь полностью не насыщается, а при давлении больше 60 мм рт. ст. насыщается настолько, что не может отдавать кислород тканям. Зато при P меньше 20 мм рт. ст. гемоглобин у этих улиток теряет способность служить в роли переносчика и даже резервуара кислорода, поэтому улитки вынуждены подниматься к поверхности, где насыщенность воды кислородом выше.

Кровь низших мелких ракообразных содержит гемоглобин; его больше, когда они живут в бедной кислородом среде, а при снижении содержания O_2 в воде они могут довольно быстро, в течение нескольких дней, увеличивать его количество. Виды, которые вообще не имели гемоглобина, способны его синтезировать в нужном количестве. Гемоглобин у этих рачков способен выполнять свою дыхательную функцию при довольно низких давлениях кислорода. Так, P_{50} их гемоглобина равно всего 3,5 мм рт. ст.

при 25°С и 1,1 – при 15°С. При этом углекислый газ не влияет на функцию их гемоглобина.

У личинок двукрылых рода *Chironomus* гемоглобин, кроме дыхательной функции (при довольно низких давлениях кислорода), обеспечивает ещё и запас кислорода на период остановки дыхания, что наблюдается при приёме пищи.

Функция гемоглобина находящегося в теле эндопаразитов, до конца не выяснена. У ряда нематод в экспериментальных условиях P_{50} гемоглобина в растворе составляет менее 0,05 мм рт. ст., а в естественных условиях, в которых они живут, давление кислорода значительно выше (4–9 мм рт. ст.). Если судить по ряду косвенных показателей, таких как влияние присутствия CO, который более сродственен к гемоглобину, на потребление O_2, то угарный газ не уменьшает потребление кислорода у некоторых нематод при давлении последнего от 5 до 30 мм рт. ст. Это позволяет предполагать, что эти черви не встречаются при жизни с такой концентрацией кислорода. Для нематод рода *Ascaris* по ряду показателей было установлено, что гемоглобин в тканях тела участвует в дыхании, а находящийся в полости жидкости – нет. Именно он, вероятно, является источником гематина, нужного для созревания яиц у самок.

Таким образом, гемоглобин спорадически встречается у представителей нескольких типов беспозвоночных, при этом некоторым гемоглобин необходим для транспорта кислорода, а у других он осуществляет иные функции. У ряда видов его функции всё ещё не выяснены. Хотя следует помнить, что есть много беспозвоночных, у которых гемоглобина нет, тем не менее они живут и выживают не хуже тех животных, у которых он есть.

Хлорокруорин. Молекула хлорокруорина имеет большие размеры, но он сходен с гемоглобином по функциональным свойствам. Хотя в целом, как показано на разных видах, он приспособлен для переноса кислорода при его высоких давлениях.

Для хлорокруорина чаще всего характерное давление 50%-ного насыщения составляет 30–40 мм рт. ст. Кислородная ёмкость крови, содержащей хлорокруорин, весьма велика и составляет 9,1 мл кислорода на 100 мл крови. Сродство хлорокруорина к CO выше, чем у гемоглобина. У тех животных, у которых он встречается вместе с гемоглобином, хлорокруорин может делить перенос кислорода. Там, где они разобщены по месту нахождения (хлорокруорин – в крови, гемоглобин – в мышцах), гемоглобин, вероятно, облегчает диффузию кислорода от хлорокруорина.

Гемоцианин. Гемоцианины членистоногих и моллюсков различаются по физиологическим свойствам, тем не менее они способны обратимо связывать кислород в количестве одной молекулы кислорода на два атома меди.

Окисленный гемоцианин имеет голубоватый цвет, а неокисленный – бесцветный. У некоторых головоногих (роды *Loligo, Octopus*) почти весь кислород транспортируется гемоцианином. При этом значение P_{50} составляет всего 36 мм рт. ст. при 23°С в отсутствие CO_2, причём кислород из гемоцианина очень хорошо поглощается тканями – 92%; это хорошо и плохо, так как в крови у этих моллюсков резервного кислорода остаётся очень мало.

У некоторых улиток гемоцианин может быть двух разновидностей, отличающихся по диссоциации в 1 мл NaCl, но их функциональные свойства почти одинаковые.

Перенос кислорода гемоцианином неплохо изучен на примерах ракообразных, мечехвоста и скорпиона. Так, насыщение кислородом гемоцианина в жабрах у омара достигает 49% и большая часть кислорода отдаётся в местах его потребления, с гемолимфой к жабрам возвращается 20%. У наземных крабов насыщение крови в жабрах ещё выше и достигает 85%, а в венозной крови его 20–40%. У скорпиона (род *Heteromerus*) кислородная ёмкость крови зависит от температуры и pH, это же наблюдается у мечехвоста.

Миоглобин. Считается, что миоглобин, имеющийся у некоторых брюхоногих моллюсков, одновременно с другим пигментом облегчает диффузию кислорода.

Гемоэритрин. Гемоэритрин сипункулид имеет разные свойства. У одних P_{50} наблюдается при 8 мм рт. ст., у других это свойство зависит от температуры. У сипункулиды (*Dendrostomum zosteriocolum*) содержится, по крайней мере, два гемоэритрина, при этом у них разные свойства и они различаются электрофоритически. Первый находится в сосудах щупалец и главных сократительных сосудах и имеет P_{50} при 40–50 мм рт. ст. Второй – в целоме, и для него P_{50} составляет всего 4,5 мм рт. ст.

Считается, что сосудистый гемоэритрин переносит кислород от дыхательных поверхностей, соприкасающихся с хорошо насыщенной кислородом морской водой, к целому, а целомический доставляет его к тканям.

У сипункулид, ведущих роющий образ жизни и не использующих щупальца для дыхания, всё может быть наоборот, так как сродство к кислороду у сосудистого гемоэритрина в этом случае оказывается больше, чем у целомического. Надо отметить, что ещё не у всех видов сипункулид, имеющих гемоэритрин, его функции выявлены, прежде всего, из-за трудностей добывания объектов, и даже у исследованных животных эти функции не до конца раскрыты.

ТРАХЕЙНОЕ ДЫХАНИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

В подтипе Трахейные, основное поступление кислорода в организм происходит по трахеям, которые у большинства видов во всех фазах жизненного цикла открываются наружу дыхальцами или стигмами. У некоторых видов на определённых стадиях развития либо обитающих в особых условиях, трахеи не имеют дыхалец. Это свойственно личиночным стадиям водных животных и эндопаразитическим видам. Насекомых, не имеющих дыхалец, принято называть *апнейстическими*.

Очень мелкие насекомые могут не иметь не только стигм, но и самой трахейной системы. Обычно радиус тела таких насекомых не более 1 мм. Кислород у них поступает внутрь через кожу благодаря диффузии, т.е. наблюдается кожное дыхание.

В то же время встречаются виды, у которых радиус более 1 мм, а трахейной системы нет. В этом случае на теле имеются участки с очень высокой проницаемостью для кислорода. Фактически у них появляются органы местного дыхания. Такие органы свойственны личиночным стадиям развития, живущим в особых условиях. В качестве органов местного дыхания служат образования особых придатков тела в виде нитей, пузырей, пластинок и т.д.

Крупные водные личинки насекомых обычно имеют специализированные придатки в виде жабр, которые связаны с трахейной системой. Несмотря на то что кислороду для проникновения в трахейную систему требуется преодолеть три барьера: покровы жабр, гемолимфу, покровы трахейной системы, он успешно проходит в трахейную систему и по ней – к местам потребления. Следует также учитывать, что кожное дыхание через покровы тела всегда имеется при любой дыхательной системе. Общее кожное дыхание сохраняется у всех, даже у воздушно-обитающих, имеющих обычную открытую трахейную систему. Кожное дыхание может обеспечивать поступление от 10 до 50% необходимого организму кислорода.

Типы трахейных жабр у водно-обитающих личинок насекомых

У многих видов разных отрядов насекомых личинки могут иметь следующие типы жабр:

1. *Брюшные жабры* имеют вид пластинок, перистых выростов, находящихся по бокам брюшных сегментов. Брюшные жабры есть у личинок подёнок, веснянок, ручейников и некоторых видов жуков. Брюшные жабры могут располагаться как открыто, так и закрыто и иметь разные размеры и степень подвижности. Размеры жабр обычно коррелируют с количеством кислорода, растворённого в среде обитания: чем его меньше, тем они больше. В брюшных жабрах всегда имеется трахейная сеть, которая соединена с трахейной системой личинки. Подвижность жабр способствует не только более успешному поглощению кислорода в самих жабрах, но и созданию тока воды вокруг тела личинки и более эффективному кожному дыханию на других участках тела.

2. *Концевые жабры* наиболее развиты у равнокрылых стрекоз (подотряд Zygoptera), хотя встречаются и в других отрядах, например, у личинок кровососущих комаров. Концевые жабры в виде удлинённых более-менее подвижных пластинок обеспечивают поступление до 45% кислорода. Но и без концевых жабр личинки стрекоз могут выжить, если в водоёме имеется высокое содержание кислорода.

3. *Ректальные жабры* представляют собой складки в виде лепестков, находящихся в прямой кишке. Наиболее известны ректальные жабры разнокрылых стрекоз (подотряд Anisoptera). Личинки этих стрекоз активно втягивают в заднюю кишку воду и затем выбрасывают её. Ритм таких повторений зависит от внешних и внутренних факторов. Ректальные жабры – самый эффективный способ жаберного дыхания личинок стрекоз. Они дают организму основное количество кислорода, и личинки мало зависят от его концентрации в воде. Кроме того, ректальные жабры используются для особенно быстрого движения (по типу реактивного), для захвата жертвы или, наоборот, для ухода от опасного хищника.

Своеобразный дыхательный орган имеют личики отдельных видов двукрылых (отряд Diptera) и некоторых видов жесткокрылых – это дыхальцевые кутикулярные жабры. Обычно они имеют вид небольших рожков, нитей, располагающихся на голове, реже – на других участках тела личинок. Кислород поглощается дыхальцевыми жабрами через пластрон, а затем проникает в трахеи и по ним разносится по телу.

Пластрон свойствен не только видам, имеющим дыхальцевые жабры, но и тем, кто имеет местное кожное дыхание. Обычно местное кожное дыхание характерно для насекомых на личиночных стадиях, являющихся эндопаразитами, или живущих в обеднённой кислородом среде.

Пластрон представляет собой гидрофобную сетчатую тонкую структуру различного ультратонкого строения (рис. 21). Ультратонкая «скульптура» пластрона заполнена тонким слоем воздуха. Затем кисло-

род из пластрона передаётся сначала в гемолимфу, а из неё в атриальную полость трахейной системы.

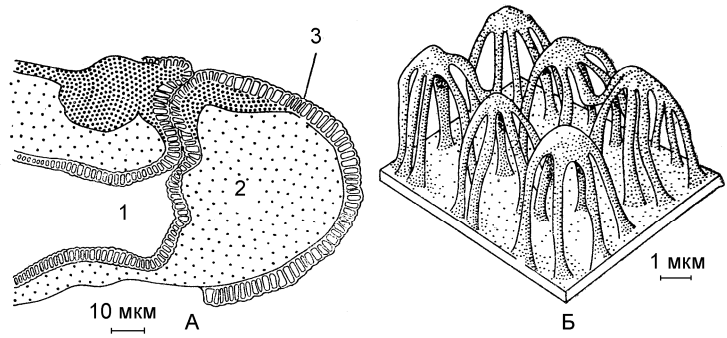


Рис. 21. Строение жабры и пластрона у куколки комара-долгоножки *Geranomyia unicolor* (по Hinton, 1968): *А* – продольный срез через вершину жабры; *Б* – микроструктура пластрона. *1* – атриальная полость, *2* – гемолимфа, *3* – пластрон

Общая поверхность таких жабр или участков, покрытых пластроном, очень велика и зачастую значительно превышает общую поверхность остального тела насекомого. Для некоторых куколок поглощение кислорода через кутикулярные жабры является основным способом газообмена и превалирует над общим кожным дыханием. Водные личинки и куколки, имеющие пластрон, не боятся временного обсыхания и способны развиваться в условиях быстро меняющегося уровня воды. Обычно животные с такой структурой малоподвижны или живут в обеднённой кислородом среде.

Дыхание с помощью открытой трахейной системы

Открытая трахейная система начинается с дыхальца. Количество пар дыхалец у насекомых бывает разное. У относительно древних примитивных 10 пар, из них 2 пары – грудные и 8 – брюшных. У современных высших имеется от 1 до 9 пар дыхалец.

Дыхальце – это образование, состоящее из трёх частей:

1. *Отверстие*.
2. *Атриальная полость* с фильтрующим аппаратом.
3. *Замыкательный аппарат* наружного или глубинного расположения.

Наружный замыкательный аппарат располагается у входа в атриальную полость и обслуживается одной мышцей-замыкателем, что характерно для грудных дыхалец. Глубинный замыкательный аппарат находится на дне атриальной полости и обслуживается двумя мышцами, т.е. имеется мышца-замыкатель и мышца-открыватель, что характерно для брюшных дыхалец (рис. 22).

Трахеи начинаются от атриальной полости, затем они ветвятся, а их окончания проникают во все органы и ткани. Трахеи образованы прокутикулой (без эпикутикулы) и имеют для прочности тенидии, которые представляют собой правильные спиральные утолщения. Перед окончанием трахея переходит в так называемые трахеолы, имеющие диаметр от 2 до 0,8 мкм. Трахеолы также обильно ветвятся, переходя в окончания, имеющие диаметр 0,1–0,2 мкм. Окончания трахеол тоже имеют тенидии и сопровождаются особыми звёздчатыми клетками. Окончания непосредственно контактируют с местами потребления кислорода.

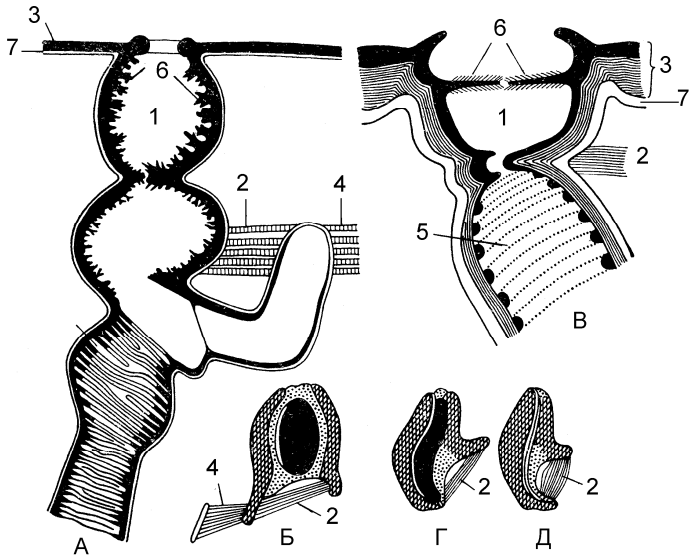


Рис. 22. Схема замыкательных аппаратов дыхалец (по Obenberger, 1952):
А – продольный и *Б* – поперечный (дыхальце открыто) срезы через дыхальце, обслуживаемое двумя мышцами; *В* – продольный и *Г–Д* – поперечные срезы через открытое и закрытое дыхальца, обслуживаемые одной мышцей.
1 – атриальная полость; *2* – мышца-закрыватель дыхальца; *3* – кутикула; *4* – мышца-открыватель дыхальца; *5* – трахея; *6* – структуры, образующие фильтрующий аппарат дыхалец; *7* – эпителий

В типичном случае от каждого дыхальца отходит одна стигмальная трахея, дающая три ветви трахей:

– дорсальная снабжает кислородом дорсальную мускулатуру и сердце;

– вентральная снабжает вентральную мускулатуру, мышцы ног, крыльев и брюшную нервную систему;

– медиальная снабжает кислородом пищеварительный тракт, жировое тело, гонады.

Все перечисленные выше трахеи относятся к сегментарным поперечным трахейным стволам.

Кроме них есть ещё продольные трахейные стволы, соединяющие сегментарные системы в единое целое. У некоторых видов насекомых на продольных стволах расположены воздушные мешки, которые лишены тенидиев и могут менять свой объём.

Вентиляция трахей

Для продвижения воздуха по трахейной системе насекомые могут использовать специальные движения, которые заметны при визуальном наблюдении, но у значительной части видов таких движений не заметно. Например, дыхательных движений нет у тараканов, жуков, гусениц чешуекрылых и т.д.

Обычно более-менее заметные дыхательные движения имеют подвижные насекомые. Дыхательные движения представляют собой либо дорзовентральное, либо продольное изменение объёма брюшка. В этом процессе принимают участие специальные мышцы, которые при сокращении вызывают уменьшение объёма, а при их расслаблении наблюдается увеличение объёма брюшка за счёт эластичности покровов. Хотя у некоторых насекомых и вдох (увеличение объёма) происходит за счёт соответствующих мышц.

Любая трахейная система имеет свою ёмкость, т.е. объём. При максимальном вдохе этот объём максимален, при максимальном выдохе он минимален. Разница объёмов между максимальным вдохом и максимальным выдохом составляет *жизненную ёмкость* трахейной системы. Остальной объём – это объём остаточного воздуха. Жизненная ёмкость всегда меньше общей ёмкости трахейной системы, т.е. в трахейной системе есть остаточный воздух определённого объёма.

Жизненная ёмкость у исследованных насекомых максимальна у плавунца и составляет около 66%. Хотя у других насекомых с выраженными дыхательными движениями она меньше и может составлять всего 20%. Когда нет выраженных дыхательных движений, что наблюдается у мало-

подвижных насекомых, то жизненную ёмкость измерить трудно. В этом случае, вероятно, обмен воздуха в трахейной системе происходит за счёт простой диффузии газов.

Движение воздуха как активное, так и пассивное может теоретически осуществляться несколькими путями.

Первый путь: вдыхаемый воздух проходит теми же путями, что и выдыхаемый, и все дыхальца работают на вдох, а затем на выдох.

Второй путь: воздух идёт разными путями. Одни дыхальца работают на вдох, другие – на выдох.

Третий путь: вдох осуществляется через дыхальца, а удаление CO_2 – через покровы, которые более проницаемы для углекислого газа изнутри наружу, чем для кислорода.

Специальные исследования показали, что насекомые используют все три пути, но чаще – второй. При этом при вдохе воздух заходит через грудные дыхальца (стигмы), а выходит через брюшные. Например, у саранчи воздух входит через 2 грудных дыхальца, а выходит через 6 брюшных. У некоторых насекомых при изменении активности может меняться и путь движения воздуха. Например, у пчёл в покое и при малой активности воздух идёт по первому пути, при высокой активности – по второму. Направление движения (путь) воздуха дополнительно регулируется согласованным открытием и закрытием соответствующих дыхалец.

При вдохе (инспирации) грудные инспираторные дыхальца открыты, а экспираторные соответственно закрыты. При выдохе всё происходит наоборот.

В силу малого размера трахей, особенно трахеол, свободное движение воздуха по ним затруднено, поэтому считается, что кослород проникает по трахеолам к месту потребления в результате процессов диффузии газов, так как парциальное давление кислорода в атмосферном воздухе выше, чем в трахеях, где он постоянно изымается для аэробного углеводного обмена.

Разница в парциальных давлениях – это основа диффузного потока O_2 внутри тела. В своё время А. Крог (1920) предложил формулу для определения уровня потребления кислорода у насекомых:

$$S = k\frac{(p - p_1)\times a}{l},$$

где S – количество потребляемого O_2 в единицу времени; k – коэффициент диффузии по трахеям, он равен 0,18; a – сумма поперечных сечений всех трахей; l – средняя длина участка трахей, в которой происходит диффузия кислорода; p – парциальное давление O_2 в атмосфере, состав-

ляющее 159 мм рт. ст.; p_1 – парциальное давление O_2 в тканях или в кончике трахеолы.

А. Крогу удалось вычислить, что у гусениц древоточца, не имеющих активных дыхательных движений, потребность O_2 составляет всего 3×10^{-4} см/с.

Расчёты Крога показывают, что диффузия газа в трахеолах может осуществляться вполне успешно, если его парциальное давление в тканях хотя бы на 2% ниже атмосферного. Многие считают, что диффузии вполне хватает при малоподвижном образе жизни, а при активном есть другие механизмы, обеспечивающие более быстрое поступление кислорода к мышцам и другим органам. Но Т. Вейс-Фо (1964) полагал, что и у летающих насекомых для снабжения кислородом крыловых мышц при полёте вполне достаточно диффузии.

Один из механизмов более активного продвижения воздуха к месту потребления был открыт относительно недавно при усовершенствовании методик исследования. Как оказалось, окончания трахеол заполнены жидкостью и высота столбика жидкости в них непостоянна, она зависит от функционального состояния ткани, с которой они контактируют или входят в неё. Считается, что при активном потреблении кислорода при аэробном обмене в клетках очень быстро наступает его дефицит и начинают накапливаться недоокисленные продукты обмена веществ. В результате этого повышается осмотическое давление, которое заставляет переходить жидкость из трахеолы в клетки, причём этот процесс идёт против направления действия капиллярных сил, составляющих величину до 10 атм. Вслед за уменьшением величины столбика жидкости её место занимает воздух, из которого поглощается кислород в большем количестве, так как увеличивается площадь соприкосновения заполненной воздухом трахеолы с тканью или клетками. При уменьшении уровня потребления кислорода увеличивается величина столбика жидкости, и он возвращается к первоначальному уровню.

В течение жизни у насекомого интенсивность дыхания меняется. Она определяется внешними и внутренними факторами, такими как содержание кислорода и углекислого газа в атмосфере, уровень потребления кислорода и скорость удаления углекислого газа. Поэтому насекомые имеют регуляторные механизмы дыхания.

Регуляция дыхания насекомого

Регуляция дыхания насекомого может осуществляться тремя способами:

1) изменение ритма дыхательных движений;

2) изменение схемы работы дыхалец;

3) включение дополнительных механизмов вентиляции трахей.

Регуляторные механизмы позволяют насекомому адекватно изменять количество кислорода, поступающего в трахею, но не могут усиливать его поступление из трахей в клетки, там другой механизм. Наиболее вероятный способ – это рассмотренное выше изменение величины столбика жидкости в окончании трахеолы.

Очень заметно изменяются ритм и величина дыхательных движений при изменении содержания кислорода в окружающей среде. При его низком содержании величина и ритм дыхательных движений увеличиваются. Но имеется порог чувствительности, при котором наступает изменение дыхательных движений. У разных видов он отличается. Некоторые виды на куколочной стадии реагируют на 1% изменения содержания кислорода в среде.

Повышение содержания углекислого газа в окружающей среде действует подобно снижению кислорода.

Активные движения (особенно полёт) приводят к повышенному потреблению кислорода. Например, у саранчи при полёте его потребность увеличивается в 24 раза, у пчелы – в 50, а у бабочек – в 100–150 раз. Хотя запас кислорода в воздухе, находящегося в трахеях, всегда превышает его потребность в состоянии покоя в 12 раз. Часто при полёте изменяется режим работы дыхалец, вентиляция трахей обычно идёт по второму пути, но дыхальца груди перестают ритмично закрываться, они остаются непрерывно открытыми и постоянно работают на вдох. Проталкивание воздуха по грудным трахеям происходит за счёт ритмического изменения объёма груди. У насекомых воздух через грудные дыхальца может поступать и выходить через брюшные в объёме до 0,32 л на 1 г веса/час.

Кроме механической регуляции поступления кислорода, имеет место и нервная регуляция дыхательных движений. Осуществляется она благодаря специальным импульсам центральной нервной системы. Обычно центры управления дыхательными движениями у насекомых находятся в брюшной нервной цепочке.

Если нервная система не концентрирована, т.е. имеется большое число ганглиев в брюшном отделе, то каждый ганглий контролирует соответствующий сегмент тела и его дыхательные движения. Здесь, как правило, расположены первичные центры, которые управляют самими дыхательными движениями, и среди них есть ведущий центр, который как бы навязывает всем остальным ритм дыхательных движений, благодаря которым достигается согласованность дыхательных движений всех сегментов тела. Обычно ведущий центр находится либо в последнем грудном

ганглии, либо в первом брюшном, а при жаберном дыхании у водных личинок – в последнем брюшном.

В центре есть специальные генераторные нейроны, которые оказывают влияние на частоту импульсов нейронов, управляющих дыхательными движениями и находящихся в других ганглиях. Однако первичный центр может работать и автономно; обычно же, кроме ведущего, есть и вторичный центр, который либо тормозит, либо стимулирует действия первичного центра.

Вторичный центр расположен в головных ганглиях, но у части видов может находиться и в грудных ганглиях. При искусственном выключении вторичного центра у насекомых наступает изменение ритма дыхания в сторону замедления или гипервентиляция трахей.

Как выяснилось, свое регуляторное воздействие вторичные центры оказывают адекватно благодаря их высокой чувствительности к углекислому газу, чего нет у первичных. Вероятно, вторичные центры реагируют не на его количество, а на небольшое изменение pH, вызываемое увеличением или уменьшением углекислоты, в результате меняется частота импульсов, исходящих по нервам (аксона) из вторичных центров, что вызывает, в конечном итоге, соответствующее изменение ритма дыхательных движений.

Кроме согласования дыхательных движений, наблюдается согласованное открытие и закрытие дыхалец. В управлении дыхальцами участвует непарный нерв, который у прямокрылых и стрекоз по двум двигательным аксонам посылает определённые импульсы от соответствующих специальных клеток, являющихся водителями ритма грудных дыхалец. В брюшном отделе у дыхалец обычно 2 группы мышц, это закрыватели и открыватели, и они получают каждый свою инервацию. По аксонам идут разные сигналы. Если нужно закрыть дыхальце, то по аксону, идущему к мышце-закрывателю, сигналы достигают максимума, в это время сигналы в аксоне, идущем к открывателю, почти исчезают, затем все меняется и дыхальце открывается.

Среди насекомых есть виды, у которых дыхальце обслуживается большим числом аксонов и импульсы по ним идут так же согласованно. В результате регуляции открытия и закрытия дыхалец контролируются поступление воздуха в них и направление его движения по трахейной системе.

На ритм открытия и закрытия влияют внешние факторы, в том числе количество углекислого газа в воздухе. Выявлено, что чем его больше, тем дольше открыты дыхальца, по отношению к кислороду всё наоборот. Это связано с тем, что углекислый газ влияет на передачу возбуждения с аксона на мышцу. Наиболее ярко эффект его влияния обнаруживается в грудных дыхальцах, где обычно имеется один мускул – замыкатель.

Кроме газовой составляющей, на ритм открытия и закрытия дыхалец влияют: влажность воздуха, количество воды внутри организма, температура окружающего воздуха, уровень активности самого насекомого.

Общий дыхательный обмен

В ходе дыхательного обмена из атмосферного воздуха поглощается атомарный кислород и выделяется углекислый газ. Кислород необходим всем аэробным организмам, имеющим аэробные окислительные процессы, главным из которых является цикл Кребса.

Количество потребляемого кислорода зависит от многих факторов: экологические условия, количество и качества пищи, насыщенность воздуха водяными парами, подвижность насекомого. Для разных видов необходимо разное количество кислорода на единицу веса в час. Например, при 25°С при нормальном составе воздуха и одинаковых давлении и влажности:

– таракан потребляет кислорода (в покое) 0,3–0,34 $мм^3$/мг веса в час;

– жуки – 0,8–1,25 $мм^3$/мг веса в час;

– двукрылые имеют самый высокий показатель – 2,0–3,6 $мм^3$/мг веса в час.

Приведённые данные потребления кислорода являются минимальными для дыхательного обмена, который гарантирует сохранение жизни у неподвижного насекомого в оптимальных условиях.

При повышении температуры у насекомых, обитающих в умеренных широтах, повышается и дыхательный обмен. Так, если уровень потребления O_2 при 10°С принять за 1, то при увеличении температуры на 10°С потребление O_2 увеличивается в 2–3 раза. Такое увеличение в потреблении кислорода наблюдается через каждые 10°С, но до определённой критической температуры, которая у разных видов может отличаться. Для одних это 35°С, для других – 45°С. Но у насекомых, живущих в полярных областях или тропиках, изменения носят неодинаковый характер: у одних видов нет реакции на увеличение температуры, у других потребление кислорода при повышении температуры на 10°С увеличивается более чем в 3 раза.

Влажность воздуха тоже оказывает влияние, но менее определённого характера. Пока только у тараканов и дрозофил найдены более-менее закономерное изменения в потребности кислорода при изменении влажности.

Изменение освещённости в сочетании с временным фактором влияет на насекомых более заметно. Увеличение освещённости после ночи стимулирует увеличение потребления кислорода для дневных насекомых,

которые таким способом готовятся к дневной активности. Для ночных, наоборот, уменьшение освещённости приводит к увеличению потребности в кислороде, а увеличение освещённости – снижает, так как эти насекомые днём неактивны.

Дыхательный коэффициент

При общем газообмене у насекомых окисляются органические вещества, главным образом углеводы, белки и жиры. Эти вещества при окислении требуют разного количества кислорода, и, соответственно, соотношение потреблённого кислорода и выделенного углекислого газа будет различно. Дыхательный коэффициент представляет собой отношение объёма выдыхаемого CO_2 к вдыхаемому O_2, т.е.

$$R_q = \frac{VCO_2}{VO_2},$$

где V – объём соответствующего газа.

Экспериментально было установлено, что при окислении углеводов $R_q = 1$, т.е. объём углекислого газа равен объёму кислорода. Для белков дыхательный коэффициент варьируется в зависимости от аминокислотного состава и составляет 0,77–0,82. Для жиров дыхательный коэффициент равен 0,7. Измеряя дыхательный коэффициент, можно определить, какое вещество использует насекомое в своём энергетическом обеспечении.

В некоторых случаях коэффициент больше 1, это возможно когда происходят сложные процессы – либо расщепления органических насыщенных кислот, либо превращения углеводов в жиры, или когда кислород берётся частично из тканей самого организма.

Однако у дневных бабочек, питающихся нектаром, т.е. углеводной пищей, $R_q = 0{,}7$. Считают, что это происходит вследствие того, что углеводы вначале превращаются в жиры и лишь затем окисляются.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ

В результате расщепления углеродов, белков, жиров в организме животного образуется АТФ, который используется для энергетического обеспечения жизнедеятельности, в том числе строительства тела, замены клеточного вещества. При преобразовании пищевых органических молекул в организме появляются отходы или излишки каких-то веществ. Если бы животные использовали только углеводы, то конечным продуктом их расщепления во всех обменных путях были бы CO_2 и H_2O, а они, как известно, не ядовиты, легко проходят сквозь ткани (особенно углекислый газ) и удаляются.

Использование в качестве источника энергии и строительства белков приводит к появлению излишков азота в виде аммиака. Это соединение обязательно накапливается в организме, поскольку после расщепления белков на аминокислоты для дальнейшего использования (окисления) их углеродных скелетов (в разных циклах) необходимо отщепить аминогруппы от этих аминокислот (если аминокислота служит энергетическим субстратом и не используется для строительства тела). Но аммиак, как правило, для животных ядовит, поэтому он должен выводиться из организма в форме более безвредного конечного продукта.

Наиболее часто в виде конечного продукта азотистого обмена выделяются ионы аммония и аммиака, мочевина, мочевая кислота, реже – гуанин. Кроме того, могут выделяться и другие азотистые соединения, но их «удельный» вес всегда менее 50% от общего выделяемого азота.

В ряде случаев основные компоненты тоже могут выделяться не в виде одного вещества, а в смеси с другими основными компонентами. Например, у земляных червей выделяются ион аммония (NH_4^+) и мочевина. У крокодилов – NH_4^+ и мочевая кислота.

Независимо от типа выделительной системы у беспозвоночных состав выделяемого конечного продукта в большой степени зависит от условий обитания животного. Водные животные в качестве выделительной системы используют протонефридии, метанефридии и их различные модификации – видоизменённые целомодукты (антенальные и мандибулярные железы у ракообразных), «почки» у моллюсков и т.д. Обитающие в воде насекомые и клещи имеют, как и сухопутные собратья, мальпигиевы сосуды, и кроме них могут иметь ещё тарзальные органы (которые есть и у первичнотрахейных), но выделяют, главным образом, ионы аммония в виде очень слабого раствора. Объём этого раствора большой, но водным

животным экономить воду не надо, поэтому у них расщепление белка идёт с использованием соответствующих ферментов, дающих на определённых стадиях ионы аммония, и не только его. Так как процессы расщепления очень сложны, то основному конечному продукту сопутствуют другие вещества.

Большинство наземных животных, как отмечалось выше, ограничены в воде, поэтому у них в организме азот накапливается в виде менее токсичных азотистых соединений, таких как мочевина или мочевая кислота, требующих меньшего количества воды для разбавления до безопасного для организма уровня. Даже у наземных ресничных червей выделяется мочевина, хотя она всё же требует относительно небольшого количества воды. Наземные насекомые излишки азота удаляют, главным образом, в виде кристаллов мочевой кислоты, и вода для этого не требуется.

У наземных паукообразных вместо мочевой кислоты обычно выделяется гуанин. Некоторым наземным беспозвоночным свойствен уникальный способ удаления излишков азота – они выделяют газообразный аммиак. Такой процесс выделения наблюдается у наземных равноногих раков *Oniscus asellus*, *Porcellio scaber*. Некоторые наземные брюхоногие моллюски тоже выделяют газообразный NH_3, но это не единственный путь экскреции у них.

Процессы высвобождения азота из аминокислот

Для того чтобы можно было использовать аминокислоты, которые получаются в результате расщепления белков под действием пищеварительных ферментов, для дальнейшего расщепления они должны подвергаться реакциям переаминирования, т.е. переносу аминогруппы на новое соединение, получаемое в результате реакции аминокислоты с углеводом. Реакция идёт под действием особых ферментов, обычно производных витамина B_6. В процессе переаминирования большинства аминокислот образуется α-глутаминовая кислота. Дальнейшее отщепление аминогруппы от α-глутаминовой кислоты в виде аммиака осуществляется в реакции окислительного дезаминирования этой аминокислоты при участие фермента *глутаматдегидрогеназы*. Кроме этого фермента, в преобразовании участвуют НАД и другие вещества.

Глутаматдегидрогеназа у ракообразных участвует и в процессе осморегуляции. Так, у тех, которые способны обитать в условиях разной солёности (эвригалинные), концентрация свободных аминокислот максимальна в условиях, когда окружающая их среда гипертоническая, т.е. осмотическая концентрация солей выше во внешней окружающей среде,

чем внутри животного. При переходе в гипотоническую среду эта концентрация аминокислот падает, но одновременно увеличивается выделение аммиака. Считается, что в гипертонической среде поглощение O_2 и выделение NH_3 идут на низком уровне, так как, вероятно, NH_3 используется НАД H^+ и α-кетоглутаровой кислотой для синтеза глутаминовой кислоты, концентрация которой в этих условиях достигает высокого уровня. Затем она используется для синтеза других аминокислот с помощью переаминирования. Поэтому в гипертонической среде наблюдается максимальная концентрация свободных аминокислот.

В гипотонической среде глутаминовая кислота дезаминируется, в результате увеличивается выделение аммиака. Уменьшение концентрации глутаминовой кислоты приводит к уменьшению концентрации других аминокислот, так как начинают действовать трансамилазы. НАД Н и α-кетоглутаровая кислота становятся более свободными и более активно участвуют в процессах связывания кислорода.

Вероятно, на активность глутаматдегидрогеназы, которая обычно участвует в реакциях окислительного дезаминирования глутаминовой кислоты, влияют катионы Na^+, но уже в направлении синтеза глутаминовой кислоты. На активность этого фермента влияют также анионы Cl^-.

У дождевого червя *Lumbricus terrestris* митохондриальная глутаматдегидрогеназа кишечника также дезаминирует глутаминовую кислоту и может функционировать совместно с трансамилазами, имеющимися здесь, участвовать в процессах трансдезаминирования. У многощетинковых червей пока глутаматдегидрогеназа не найдена, считают, что она отсутствует.

В отношении моллюсков до сих пор не ясно, как отщепляются аминогруппы (азотистый катаболизм) у аминокислот, не известно, имеется ли у них путь трансдезаминирования. Даже когда у них обнаруживается глутаматдегидрогеназа, она не дезаминирует глутаминовую кислоту и пролин. У моллюсков в качестве трансамилаз выступают оксидазы *L*-амино-кислот, но они активны только в отношении *L*-аланина, *L*-аспаргиновой и *L*-глутаминовой кислот. То есть их функция в качестве альтернативной глутаматдегидрогеназе весьма ограничена. Оксидазы *L*-аминокислот не активны в отношении следующих аминокислот: глутаминовой и аспаргиновой кислот, аланина, пролина, изолейцина, глицина, серина, треонина.

Оксидазы *L*-аминокислот у моллюсков обычно связаны с какой-либо определённой клеточной фракцией, а у некоторых видов они присутствуют в растворимой цитоплазме. Кроме моллюсков, оксидазы *L*-аминокислот могут встречаться у представителей других типов беспозвоночных.

Когда у беспозвоночного нет глутаматдегидрогеназы, освобождение аммиака может происходить в пуриновом нуклеотидном цикле, например у многощетинковых червей.

Токсичность аммиака для беспозвоночных

По отношению к современным животным аммиак обычно токсичен, но есть и устойчивые к нему организмы, среди них – плесневые грибы. Беспозвоночные, в общем, являются более устойчивыми к аммиаку, чем позвоночные, но в каких-то пределах. Например, личинки мух *Lucilia cuprina* выдерживают концентрацию аммиака до 7,1 мкмол./мл; сухопутный краб – до 2–6,9; морской краб – до 1; наземные улитки – до 0,1–0,2; осьминог – до 0,2–0,7; некоторые кольчатые черви – до 0,5–4,4 мкмол./мл. Следует отметить, что среди позвоночных тоже есть относительно устойчивые виды.

При соединении аммиака с хлором у речного рака образуется хлористый аммоний, который оказывает специфическое воздействие, заключающееся в подавлении поглощения кислорода брюшной нервной цепочкой. У других ракообразных (омары) соли аммония не подавляют поглощение кислорода нервной тканью. Одновременно с уменьшением поглощения кислорода брюшной нервной цепочкой под воздействием ионов аммония можно наблюдать двукратное увеличение синтеза глутаминовой кислоты, что указывает на использование α-кетоглутаровой кислоты и НАДН (он изымается из цикла Кребса).

Во время диапаузы, когда уровень обмена очень низкий, соли аммония вызывают эффект её окончания. Во время покоя отношение НАДН/НАД довольно высокое, если появляются соли аммония, это соотношение снижается, потому что НАДН начинает использоваться для синтеза глутаминовой кислоты, катализируемого глутаматдегидрогеназой, и достижение определённого уровня её концентрации оказывает решающее действие в окончании диапаузы.

Пути детоксикации аммиака. Существует два основных метаболических пути обезвреживания аммиака, который высвобождается при расщеплении аминокислот. Это циклы мочевины и мочевой кислоты.

Экскреция у насекомых

Органы выделения насекомого имеют в основном ту же функцию, что и у других животных, т.е. удаление конечных продуктов обмена вещества и поддержание постоянства внутренней среды организма. Добавляется лишь функция сохранения воды в большей или меньшей степени.

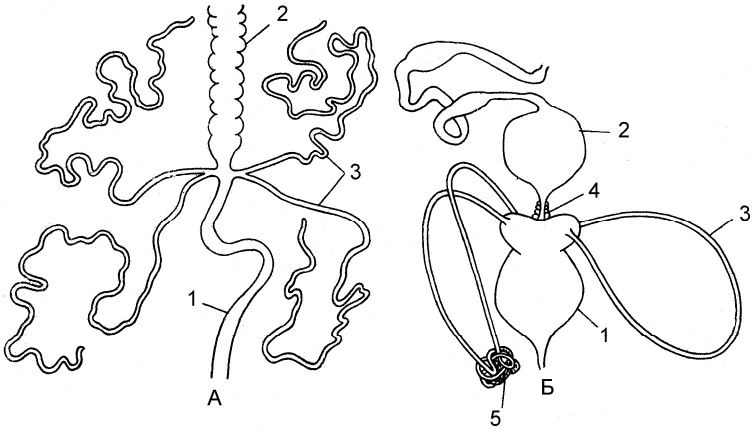


Рис. 23. Мальпигиевы сосуды и часть кишечника личинки слепня *Tabanus autumnalis* (*А*) и клопа *Dysdercus fasciatus* (*Б*) (по Олсуфьеву и Бэрриджу, 1960): *1* – задняя кишка; *2* – средняя кишка; *3* – мальпигиевы сосуды; *4* – крипты средней кишки; *5* – трахеи

Основной орган выделения насекомого – *мальпигиевы сосуды* (у высших насекомых). Они представляют собой замкутые на вершине трубочки, открывающиеся на границе средней и задней кишки (рис. 23).

Мальпигиевы сосуды либо свободно плавают в гемолимфе (рис. 23, *А*), либо срастаются попарно концами, образуя петли (у некоторых клопов – две петли) (рис. 23, *Б*), либо все или часть их вершин прирастает к задней кишке (криптонефрия), что наблюдается у сетчатокрылых, жуков и некоторых чешуекрылых. Криптонефрия чаще наблюдается у тех насекомых, которым необходимо очень сильно экономить воду. В этом случае они используют большое количество воды, отсасываемой из фекальных масс, для промывки мальпигиевых сосудов. У таких насекомых одна и та же вода как бы циркулирует по «кругу».

Количество мальпигиевых сосудов у насекомых может колебаться от 2 до 100 штук, редко больше. Их число для каждого вида специфично. В пределах небольшой таксономической группы вариация по числу сосудов небольшая. Мальпигиевы сосуды имеют небольшую, но всегда заполненную экскретами полость. Экскреты растворены или взвешены в воде. Стенка сосуда состоит из однослойного эпителия, имеющего рабдориум (палочковидный слой), в клетках много митохондрий и есть эндоплазматический ретикулум (тонкие микрофибриллы, образующие сеть). Снаружи эпителий покрыт базальной мембраной и одет тонкой

оболочкой из мышечных клеток, которые, самостоятельно сокращаясь, обеспечивают перистальтику мальпигиевого сосуда, необходимую для перемешивания содержимого и проталкивания экскретов в заднюю кишку.

Работа мальпигиевых сосудов, как отмечалось, направлена на поддержание постоянства химического состава гемолимфы и тесно связана с одной из функций задней кишки. Самая простая функция мальпигиевых сосудов заключается лишь в насасывании внутрь плазмы гемолимфы и передаче её в заднюю кишку, где уже происходит выделение экскретов и возвращение воды и ионов назад в гемолимфу, что наблюдается у некоторых прямокрылых. У большинства насекомых сами мальпигиевы сосуды, насасывая гемолимфу, концентрируют в себе экскреты за счёт, главным образом, возвращения воды и ионов в гемолимфу, а задняя кишка лишь окончательно дорабатывает экскреты и непереваренные остатки, т.е. готовит чистые экскременты к выводу наружу.

Всего у насекомых выделяют 4 типа мальпигиевых сосудов.

1-й тип наиболее простой, выполняет самую простую функцию и характерен для прямокрылых. У насекомых, имеющих этот тип сосудов, их число достигает 250. Их слепые концы свободно плавают в гемолимфе, клеточный состав однороден.

2-й тип более сложный, он свойствен многим Coleoptera. Для него характерным является криптонефрия, т.е. прирастание вершин сосудов к задней кишке и изъятие из неё воды. При этом функция мальпигиевых сосудов такая же, как у прямокрылых, т.е. образование первичной мочи. Но у некоторых видов лишь часть сосудов способна реабсорбировать воду, например 2 из 6, что наблюдается у листоедов рода *Galerucella*.

3-й тип имеет несколько вариантов. Обычно число сосудов невелико, но они неоднородны по функциям, а иногда и по строению. У некоторых клопов сосуды срастаются вершинами, образуя две петли. Они свойственны клопам и двукрылым.

Первый вариант имеется у клопов, у которых 2/3 длины мальпигиевой трубочки поглощают из гемолимфы воду, мочевую кислоту, минеральные соли. Рабдориум эпителиальных клеток на этом участке очень плотный. В оставшейся 1/3 общей длины сосуда он менее плотный, как бы раздвинутый, рыхлый. Здесь происходит отсасывание воды и нужных ионов и возвращение их в гемолимфу.

Второй вариант характерен для некоторых двукрылых, в этом случае в мальпигиевых сосудах функционально отделы не выделяются. Они состоят из обычных и звездчатых клеток, лежащих вперемешку. Считают, что обычные клетки пропускают из гемолимфы все вещества, а звёздчатые отсасывают воду и ионы, т.е. возвращают их в гемолимфу.

Третий вариант. Мальпигиевы сосуды чётко подразделяются на 4 отдела: дистальный, промежуточный, медиальный и проксимальный. Такие сосуды имеются у части видов двукрылых.

В дистальном отделе идёт перемещение внутрь сосуда мочевой кислоты, её солей, ионов Ca^{++}. В промежуточном и медиальном – транспорт воды из гемолимфы. В последнем (проксимальном) происходит отсасывание из экскретов и возврат в гемолимфу воды и ионов.

4-й тип. Мальпигиевы сосуды несут в себе сочетание 2-го и 3-го типов, т.е. наблюдается прирастание к задней кишке и подразделение на отделы. Этот тип характерен для Lepidoptera, у которых дистальный конец (приросший) не переводит внутрь мочевую кислоту. Он отсасывает воду из задней кишки и передаёт её в последующие отделы, а изъятие мочевой кислоты и её солей из гемолимфы идёт в промежуточном и медиальном отделах.

Состав и транспорт веществ в мальпигиевых сосудах

Первичная моча, которой является жидкость, поступающая в мальпигиевы сосуды, создаётся за счёт фильтрации из гемолимфы воды, солей, сахара, аминокислот и экскретов. Скорость экскреции зависит, как выявлено, от наличия ионов K^+, что наблюдается у многих исследованных насекомых, хотя встречаются виды, у которых этот процесс зависит в равной степени от Na^+, K^+.

Осмотическое давление как внутри мальпигиевых сосудов, так и снаружи одинаковое. При этом концентрация K^+ больше внутри, а Na^+ – снаружи. Транспорт веществ осуществляется активным способом, а не пассивным, так как разность потенциалов (от –16 до +45 мВ) не обеспечивает электрохимическое перемещение ионов сквозь стенки сосуда.

Мочевая кислота является одним из основных азотистых экскретов у насекомых. В гемолимфе её от 1 до 100 мг на 1 мл. В мальпигиевы сосуды мочевая кислота переходит в виде уратов (мочекислого калия и мочекислого натрия) в соответствующих отделах сосудов. Если сосуды относятся к 3-му и 4-му типам, то в проксимальном отделе мочекислые калий и натрий освобождаются, соответственно, от Na и K и мочевая кислота выпадает в осадок в виде кристаллической конкреции. Центром кристаллизации мочевой кислоты являются пузырьки диаметром 0,1 мкм, выделяемые рабдориумом клеток.

Активность мальпигиевых сосудов повышается под влиянием диуретического гормона, который выделяется нейросекреторными клетками центральной нервной системы. Этот гормон появляется после кормления

насекомого. Нейросекреторные клетки, выделяющие диуретический гормон, у клопов находятся в среднегрудном ганглии, в его задней части. У жуков имеется два типа антагонистических гормонов. Переднегрудные ганглии выделяют диуретический гормон, а некоторые нервные клетки подглоточного узла – угнетающий, который тормозит экскрецию мальпигиевых сосудов.

Дополнительные экскреторные органы у сухопутных насекомых

У низших Apterygota в отрядах Collembola и Thysanura основную экскреторную функцию выполняют парные лабиальные органы (слюнные железы), которые гомологичны антеннальным и максиллярным железам ракообразных. Мальпигиевы сосуды у них не развиты, за исключением представителей отр. Thysanura.

Высшие насекомые реже имеют изменение функций слюнных желез. Известно, что у некоторых шелкопрядов лабиальные железы гусеницы, выделяющие шёлк, сохранясь у имаго, регулируют водный обмен и участвуют в выделении экскретов.

Максиллярные железы клопов являются остатками метанефридиев аннелид и тоже выполняют выделительную функцию.

У самцов тараканов имеются урикозные железы, которые секретируют мочевую кислоту, они входят в комплекс добавочных половых желез, их секреция выделяется на сперматофор, что предотвращает поедание его самкой.

Рассмотренные выше органы выделения относятся к органам *выделительной экскреции*. К числу наиболее важных органов *накопительной экскреции* относят жировое тело, в котором имеются уратные (мочекислые) клетки. Они располагаются по всему телу среди трофоцитов, и особенно их много по периферии жирового тела. Мочевая кислота в уратных клетках находится в виде кристаллов, взвешенных в цитоплазме. Отложение мочевой кислоты в жировом теле идёт одновременно с работой мальпигиевых сосудов. Особенно развит такой процесс у эндопаразитов, что позволяет им изолировать мочевую кислоту от своего тела. То же происходит у двукрылых на стадии куколки. В то время, когда задняя кишка и мальпигиевы сосуды у них разрушаются, удаление уратов из гемолимфы происходит за счёт накопления их в жировом теле.

У высших перепончатокрылых – ос, шмелей, пчёл – мальпигиевы сосуды на стадии личинки оканчиваются слепо. Они не содержат мочевую кислоту, которая накапливается внутри организма, особенно в жировом

теле. На стадии куколки мальпигиевы сосуды открываются, и опасные соединения азота переносятся туда, а из них – в заднюю кишку, которая опорожняется сразу же после отрождения взрослого насекомого.

В накоплении уратов участвуют и эпидермальные клетки, и их производные, так как в них могут, а в некоторых обязательно, накапливаются продукты белкового обмена в виде пигментов – меланинов, оммохромов, птеринов.

Накопление азотистых соединений происходит и в клетках гемолимфы, которые затем оседают в разных частях полости тела, особенно много таких гемоцитов в перикардиальном синусе.

Следует добавить, что не у всех насекомых выделяется только мочевая кислота, имеются и другие азотистые соединения.

Органы накопительной экскреции встречаются и у других беспозвоночных. У них для этой цели используются покров, мышечная система и специальные клетки в целоме, в том числе в околосердечной сумке. Но в ряде случаев накопленные пурины (мочевая кислота и т.п.) могут вовлекаться в биохимические процессы по мере необходимости. У насекомых мочевая кислота, находящаяся в жировом теле, может использоваться, но только тогда, когда там есть особые симбионты, что точно установлено для таракана *Periplaneta americana* и вощинной моли *Galleria mellanulla*.

МЫШЦЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Без движения нет жизни. У животных специальная мышечная система обеспечивает не только движение, но и функции, связанные с пищеварением, выделением, размножением. Обычно животные имеют несколько типов мышц. Критерием их своеобразия может быть не только строение, но и временная характеристика.

Наиболее простые сократительные элементы встречаются у простейших, например, сувоек, трубачей рода *Stentor*. Они представляют собой сократительные фибриллы.

У многоклеточных животных, начиная с кишечнополостных, появляется мышечная ткань. Функционально мышцы можно разделить на несколько видов, или типов. Первый тип – *позные*, их сокращение или расслабление приводит к изменению положения животного или отдельных его частей. Обычно они связаны с внутренним или внешним скелетом, в том числе и с кожей.

Позные мышцы также обеспечивают движение ног, крыльев, ротовых частей и т.д. Эти мышцы могут быть быстрые или фазные. Они часто образуют антагонистические пары или рычажные системы.

Другой тип представляют мышцы, которые располагаются в стенках полых органов и составляют единую систему, в которой сокращение одной её части растягивает соседние. Эти мышцы находятся в пищеварительном тракте, в стенках тела кольчецов, голотурий, кишечнополостных. Их называют *тоническими*, и они могут быть кольцевыми, парными и продольными.

Регуляция деятельности фазных и тонических мышц осуществляется рефлекторным путём, но многие тонические мышцы обладают спонтанной ритмической активностью, хотя она может контролироваться нервной системой.

Гистологические типы мышц

Известно, что основным структурным элементом мышцы является мышечная нить, или *протофибрилла* (рис. 24). Она состоит из сократительного белка разного состава. Один белок *миозин* образует *толстые нити*; у многих животных, в том числе беспозвоночных, диаметр этих нитей составляет от 150 до 300 Å. Другой белок *актин* образует тонкие

нити, их диаметр 45–70 Å. Соотношение толстых и тонких нитей протофибрилл у беспозвоночных варьирует не только в зависимости от вида, но и от места положения миофибрилл. Например, у мечехвоста в А-диске на одну толстую нить приходится 12 тонких при длине саркомера 8 мкм (80 000 Å). В мышцах некоторых раков и тараканов это соотношение толстых и тонких нитей составляет 1:6. В грудных мышцах тараканов и чешуекрылых – 1:4, в летательных мышцах стрекоз и падальной мухи – 1:3, а в мышцах позвоночных, в том числе и сердечной, – 1:2.

В животном мире по частоте встречаемости доминируют *поперечно-полосатые* или *исчерченные* мышцы, в которых толстые и тонкие нити располагаются упорядоченно. Тонкие нити окружают толстые, и в поперечно-полосатом мышечном волокне прикреплены к Z-дискам, являющимся одновременно и границей саркомеров, из которых слагается *миофибрилла* (см. рис. 25), а из миофибрилл слагается *мышечное волокно* (рис. 24). Между волокнами имеется соединительная ткань, количество которой сильно колеблется в разных типах мышц.

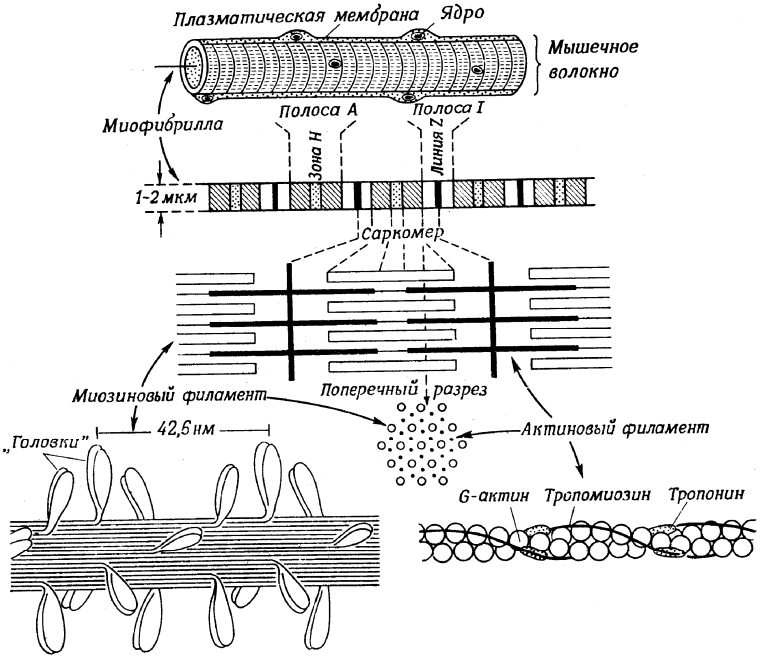


Рис. 24. Строение поперечно-полосатого мышечного волокна (по Penzlin, 1990)

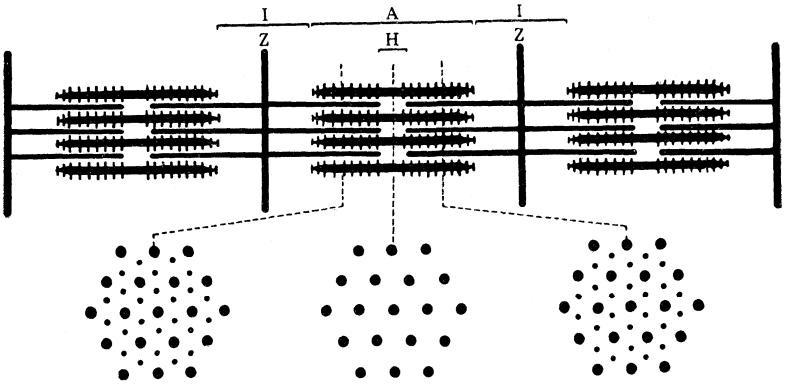


Рис. 25. Схема строения саркомеров поперечно-полосатой мышцы с перекрывающими друг друга рядами тонких нитей, поперечными мостиками и *Z*-пластинками в середине *I*-дисков (по Huxley, 1971). Вверху – продольный разрез, внизу – поперечный через разные участки саркомера. *H* – светлая полоска (пространство между тонкими протофибриллами); *A* – диск (толстые протофибриллы); *I* – диск (неперекрытые участки тонких протофибрилл)

Наружный слой мембраны волокна (наружная сарколемма) связан с этой соединительной тканью, в то время как внутренний слой мембраны представляет собой физиологическую плазматическую мембрану.

Количество миофибрилл в волокне у беспозвоночных бывает разное. Например, у насекомых их максимальное количество насчитывают у дубового шелкопряда – 980 миофибрилл в одном мышечном волокне грудной мускулатуры, их диаметр всего 1–2 мкм. У двукрылых и перепончатокрылых миофибрил в волкне меньше, но их диаметр достигает 3–4 мкм.

Каждое мышечное волокно имеет систему «обслуживания» и обязательно одно или несколько ядер. Система обслуживания, или *тубулярная система*, представляет собой систему канальцев, которая состоит из впячиваний сарколеммы (наружная сарколемма связана с соединительной тканью, которая в разном количестве, зависящем от типа мышц, располагается между волокнами и внутренней сарколеммой или физиологической плазматической мембраной), которые проникают в волокно на различных расстояниях в области Z-пластинки или на границе А- и I-дисков – это поперечные или Т-канальца (рис. 26). На мышечном волокне есть ещё сеть продольных канальцев, которая называется *саркоплазматический ретикулум* (эндоплазматический ретикулум) с ячеистой «оплёткой» вокруг саркомера, с вздутиями, цистернами, прилегающими к Т-канальцам. По Т-канальцам мембрана сарколеммы впячивается внутрь

волокна, по ней возбуждение передаётся с наружной мембраны на саркоплазматический ретикулум, обеспечивая переход от возбуждения к сокращению.

В каждом волокне обязательно есть и митохондрии, их число и форма варьируют. Например, у насекомых в мышечном волокне есть овальные и относительные большие митохондрии, которые неподвижны, и мелкие, округлые, подвижные.

Кроме поперечно-полосатых мышц, имеются *промежуточные* типы мышц, которые наиболее широко представлены у беспозвоночных. Такие мышцы имеют разнообразную исчерченность или своеобразное гистологическое строение.

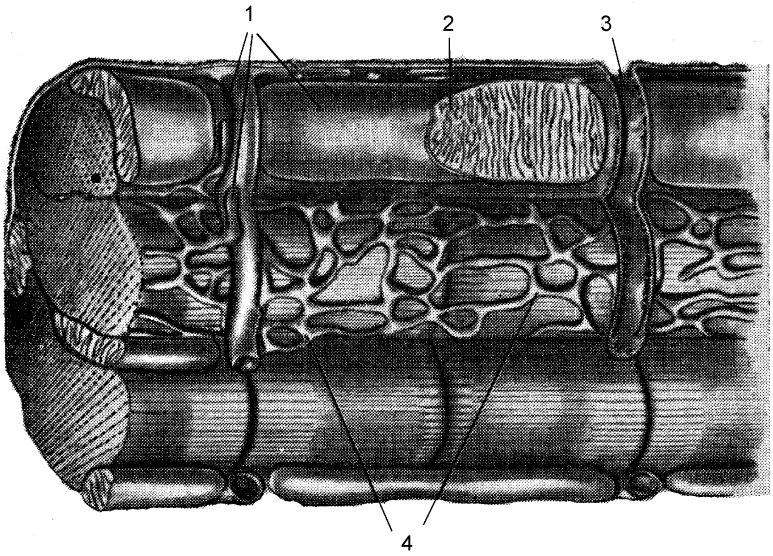


Рис. 26. Модель мышцы (по Fawcett, mcNutt, 1969): *1* – субсарколемные цистерны; *2* – митохондрии; *3* – Т-каналец; *4* – саркоплазматический ретикулум

Так, у трематод мышечные волокна имеют типичную для поперечно-полосатых мышц исчерченность лишь на одной стороне, а на другой расположены митохондрии.

В полупрозрачных мышцах двустворчатых моллюсков, некоторых мышцах кальмара и в кожно-мускульном мешке дождевого червя видна косая исчерченность, образующаяся из-за того, что Z-пластинки расположены или беспорядочно, или уступами, т.е. по диагонали (рис. 27).

У Дождевых червей мышечные волокна имеют ленточную форму с пучками нитей в кортексе, расположенными по спирали.

В перечисленных выше мышцах промежуточного типа тубулярная система менее развита, по сравнению с типичными поперечно-полосатыми мышцами.

Многие беспозвоночные, за исключением членистоногих, и позвоночные имеют гладкие, или неисчерченные, мышцы. Характерной особенностью этих мышц является то, что волокна могут быть очень длинными, до 2 см, хотя могут быть и короткими. Форма гладкого мышечного волокна веретёнообразная. Все волокна в диаметре имеют небольшую толщину 2–5 мкм. Т-канальцев нет, тубулярная система если и есть, то слабо выражена, но в некоторых случаях в них отмечается большое количество пиноцитозных пузырьков.

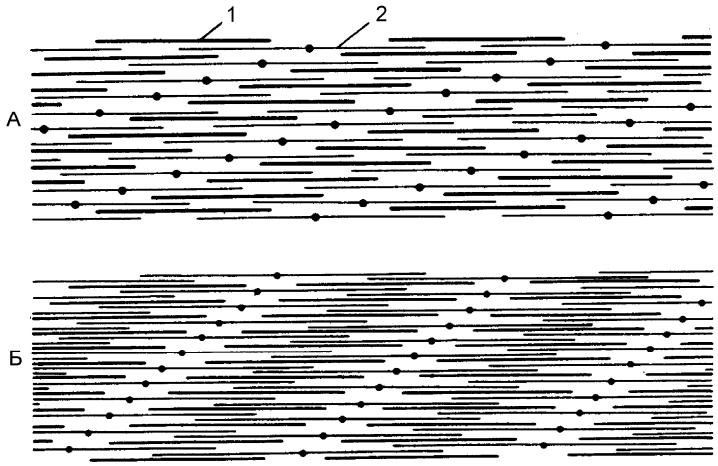


Рис. 27. Схема процесса сокращения косоисчерченной мышцы
в кожно-мускульном мешке дождевого червя *Lumbricus terrestris* (по Zebe, 1989):
А – рассабленное состояние; *Б* – сокращённое состояние. *1* – толстая нить; *2* – тонкая нить

В этих мышцах отсутствует поперечное ориентирование толстых и тонких нитей. Среди нитей разбросаны тёмные тельца – это, вероятно, гомологи Z-пластинок. У позвоночных толстые и тонкие нити невсегда отчётливо различаются, у беспозвоночных – в большинстве случаев хорошо различимы. Даже в пороцитах (миоцитах) губок различают нити двух размеров.

В мышцах стенки тела аскарид (класс Круглые черви) от одной из сторон мышечного волокна отходят отростки по направлению к нервно-

му стволу, где они образуют синаптический контакт с ним. Кроме того, эти мышечные волокна имеют особый отросток, в котором расположено ядро (рис. 28).

У беспозвоночных в некоторых неисчерченных мышцах, имеющих как короткие, так и длинные волокна, есть очень толстые нити (1 000–1 500 Å), на которых отчётливо видны полосы шириной 145 Å. Такие полосы повторяются через каждые 760 Å. Эти толстые нити содержат другой белок – парамиозин (тропомиозин А), а миозин, по-видимому, расположен поверх него. Такие толстые нити видны в некоторых запирательных мышцах-аддукторах моллюсков, в биссусном ретракторе мидий, в ретракторе хоботка сипункулиды, в мышцах стенки тела волосатика (Nematomorpha).

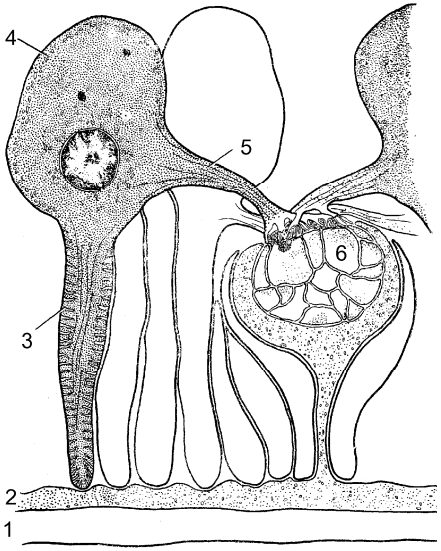


Рис. 28. Мышечные клетки *Ascaris*; поперечное сечение (схема) (по Gergely, 1966): *1* – кутикула; *2* – гиподерма; *3* – периферические миофибриллы мышечного волокна; *4* – мышечная клетка с отростком; *5* – отросток мышечной клетки, идущий к нервному стволу; *6* – нервный ствол

Некоторые гладкие мышцы (как короткие, так и длинные) могут быть богато иннервированы, причём в иннервации могут участвовать сразу два нейрона. Другие слабо иннервируются, т.е. нервные окончания могут быть расположены далеко друг от друга – через 5–10 и более мышечных

волокон. В этих случаях управление идёт групповое и возбуждение (сигнал к действию) передаётся, вероятно, через медиатор, который легко диффундирует через межклеточное пространство.

Большинство коротких мышц активируются двумя способами. У одних активация и проведение возбуждения обеспечиваются нервным путём, т.е. обычным способом. Такие мышцы называют *мультиунитарные*. У других возбуждение возникает спонтанно. Это *унитарные* мышцы, обладающие миогенным ритмом (что не встречается у длинных), и возбуждение передается от волокна к волокну через контакты с малым электрическим сопротивлением. У беспозвоночных большинство гладких мышц являются мультиунитарными, например, ретрактор хоботка сипункулид, ретракторы радулы у улиток; у иглокожих много таких мышц, а у кишечнополостных мало.

Унитарные мышцы встречаются у некоторых моллюсков и иглокожих.

Сократительные белки и некоторые их свойства

Основной компонент поперечно-полосатых мышц – миозин. Он состоит из крупных и сложных молекул. Они настолько велики, что их можно видеть с помощью электронного микроскопа. Молекулы миозина состоят из длинной хвостовой части (1 400 Å), диаметром 20 Å и глобулярной головки длиной 100 Å, диаметром 50–70 Å. Глобулярная головка состоит из двух долей. К молекулам миозина присоединены 3–4 легких компонента, которые могут составлять 12–15% всей массы миозиновой молекулы головной части.

Хвостовая часть состоит из двух полипептидных субъединиц или цепей с весом 200 000–212 000 Ат. ед. Они образуют в хвостовой части две перевитые α-спирали. Миозиновая молекула неоднородна, на протяжении приблизительно 900 Å от конца хвоста она состоит из двух цепей *легкого меромиозина* (ЛММ) с молекулярным весом 120 000–150 000 Ат. ед., эта часть находится как бы внутри толстой нити. Наружу обращена другая часть миозиновой молекулы, которая прикрывает снаружи ЛММ другой молекулы (рис. 29). Наружная часть миозиновой молекулы – головная (100–200 Å) и остаток хвостовой (500 Å) частей – состоит из *тяжёлого меромиозина* (ТММ), с молеклярным весом приблизительно 340 000 Ат. ед. Именно эта часть имеет АТФазную активность, выражающуюся в способности соединятся с актином с образованием поперечных мостиков.

Поперечные мостики выступают попарно от головки с той и другой стороны нити в А-диске. Мостики располагаются как бы ступенчато, т.е. с определённым поворотом на 67,5°, например в быстрых мышцах насе-

комых, на расстоянии 143 Å друг от друга. Таким образом, с двух концов А-диска получается как бы спираль из мостиков, закрученная в противоположные стороны.

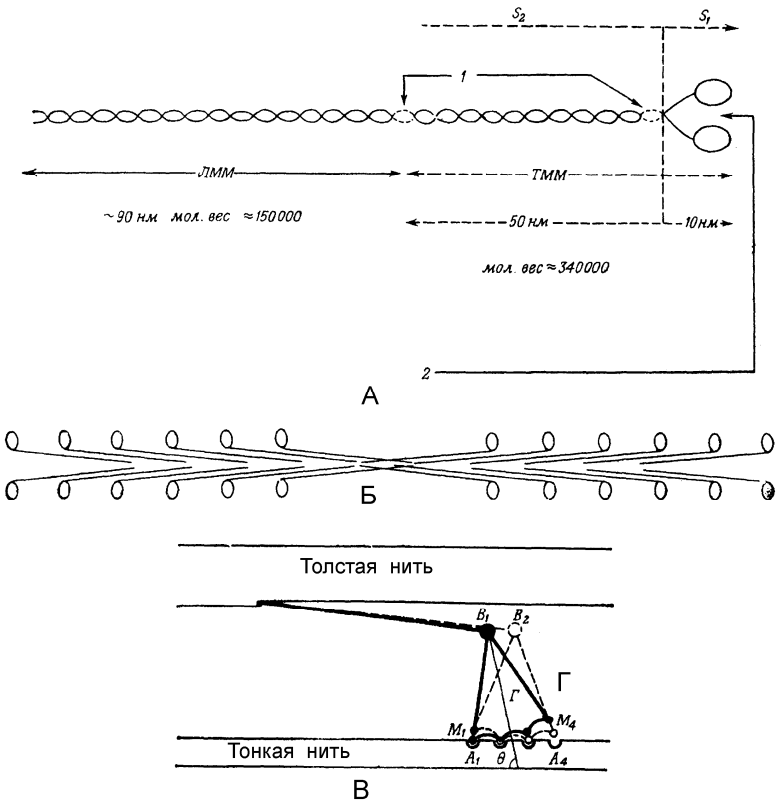


Рис. 29. Схематическое изображение миозина и толстых нитей (по Huxley, 1971): *А* – строения миозиновой молекулы; *Б* – расположение миозиновых молекул в толстой нити; *В* – возможные механические изменения, возникающие в поперечных мостиках при сокращении; *Г* – головка миозина, соединённая с толстой нитью. *1* – точки действия трипсина и папаина; *2* – «головка», или S_1-субъединицы, обладающие АТФазной активностью и взаимодействующие с актином; B_1, B_2 – эластичный компонент, изменяющий положение; M_1–M_4 – изменение места прикрепления головки на тонкой нити

Тонкие нити состоят в основном из *актина*, являющегося их главной составной частью. Актиновые нити в мышцах во всех случаях имеют диаметр 60–90 Å и состоят их двух перевитых правозакрученных спиралей с повторяющимися участками по 360 Å, в каждом из которых имеется 13 «бусинок» G-актина диаметром 56,5 Å. Актин как у позвоночных в некоторых мышцах, так и у некоторых беспозвоночных имеет совершенно одинаковый состав, например в аддукторе морского гребешка, мантии *Loligo*, продольной мышце дождевого червя, толстой кишке морской свинки.

Часто разделить актин и миозин в мышцах бывает очень трудно, например у насекомых и мечехвоста.

Дополнительные сократительные белки

В миофибриллах мышц животных могут быть и другие сократительные белки. Часто этот комплекс сократительных белков называют тропомиозином, он обычно состоит из двух белков – тропомиозина В и тропонина.

У позвоночных тропомиозина может быть до 15%. У исследованных насекомых в мышцах тропомиозина содержится до 9%, в то время как миозина – 55,2%, а актина – 21%. Молекулярный вес тропомиозина В – 70 000 Ат. ед., а тропонина – 80 000–90 000.

Тропомиозин состоит из двух компонентов. Первый – тропонин А – имеет большое сродство к ионам кальция, так как несёт отрицательный заряд. Он связывает 4 иона кальция на 1 молекулу и имеет молекулярный вес 18 000–20 000 Ат. ед. Второй – тропонин В с молекулярным весом 60 000 Ат. ед., состоящий из двух субъединиц с молекулярным весом 23 000 и 37 000. Итоговая молекула тропомиозина имеет палочковидную форму длинной 400 Å, шириной 20–30 Å. Эти молекулы располагаются по всей длине тонкой нити.

Тропонин оказывается связанным с тропомиозином через каждые 400 Å и, по-видимому, прикрепляется к молекулам тропомиозина в определённых пунктах. Тропомиозин из некоторых мышц позвоночных и беспозвоночных образует более лёгкие субъединицы с молекулярным весом 35 000 Ат. ед., образующие двухцепочечную спираль, характерную для тонких нитей.

Аминокислотный состав тропомиозинов у исследованных животных (кролик, минога, кальмар, двустворчатый моллюск, омар) отличается незначительно.

Другой сократительный белок, имеющийся у животных, – это α-Актинин с молекулярным весом 180 000 Ат. ед., состоящий из двух по-

липептидных цепей с одинаковым весом 90 000. α-Актинин ускоряет суперпреципитацию и усиливает АТФ-азную активность миозина. α-Актинин проявляет это действие через актин, с которым он связывается, контактируя с тропомиозином.

α-Актинин локализован в Z-пластинке и составляет около 1% от всех миофибриллярных сократительных белков. В Z-пластинке имеются и другие белки, которых всего 6% от находящихся там белков.

В последнее время выявлено ещё несколько белков, чьи функции раскрыты неполностью. Из них определённое функциональное значение могут иметь β-актин, μ-актин.

Теория сокращения миофибрилл

Известно много теорий сокращения и большинство из них основано на идее взаимного скольжения толстых и тонких нитей Хаксли (рис. 30).

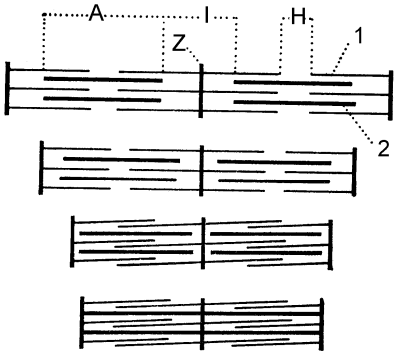


Рис. 30. Изменение взаимного расположения протофибрилл при сокращении миофибриллы (по Смиту, 1965): *1* – актиновые (тонкие) протофибриллы; *2* – миозиновые (толстые) протофибриллы; *A, I, H, Z* – элементы саркомера

Чтобы возникло скольжение толстых нитей вдоль тонких, ведущее к сокращению или развитию напряжения без изменения длины нитей, должны произойти конфигурационные изменения миозина, кроме образования мостиков и гидролиза АТФ.

Согласно одной из гипотез, при расщеплении АТФ изменяется угол наклона мостиков. Это может вызвать вращение головок миозина или скручивание миозиновой цепочки. Такие изменения угла наклона поперечных мостиков были отмечены в мышцах насекомых.

Другая гипотеза говорит о том, что последовательные взаимодействия мостиков создают торсионные усилия, вызывающие скручивание нитей.

Роль кальция. Главным фактором, определяющим возможность сокращения в мышечном волокне любого типа, является наличие ионов Ca^{++}. В отличие от позвоночных, у беспозвоночных, как показали специальные измерения, пороговая концентрация ионов Ca^{++} обычно на 1–2 порядка ниже. Так, в глицеринизированных мышцах насекомых актомиозиновая АТФ активируется при пороге 10^{-8} М, а у теплокровных – при пороге 10^{-6} М. У насекомых уже при $7{,}5\times10^{-7}$ М Ca^{++} наблюдается максимальная активация.

Для мышечного сокращения обязательно присутствие в клетке ионов Ca^{++} (даже для простейших организмов).

90% Ca^{++} в покоящейся мышечной клетке находится во внутриклеточном депо. Нервный импульс от ЦНС приводит к высвобождению Ca^{++} из депо. Его путь у беспозвоночных несколько отличается от такового у позвоночных. Так, в мышцах моллюсков ионы Ca^{++} присоединяются к активным центрам лёгких цепей миозина, после чего становится возможным взаимодействие других активных центров миозина с актином. Заметим, что у позвоночных Ca^{++} связывается тропонином А и снимает после этого торможение взаимодействия актина с миозином. Перед расслаблением Ca^{++} удаляется путём его активного поглощения мембранами СР, при этом энергию для поглощения даёт АТФ. Частицы СР (его микросомная фракция) из различных мышц беспозвоночных обладают одинаковой способностью связывать Ca^{++}. У позвоночных тот же механизм.

В гладких мышцах Ca^{++} меньше, чем в поперечнополосатых, и его связывание прекращается при более низкой концентрации. Как уже упоминалось, электрический сигнал должен вызвать потенциал действия, т.е. перейти с мембраны внутрь клетки, вызвать возбуждение, которое, в свою очередь, приведет к сокращению. Сквозь мембрану сигнал идет, вероятно, через особые участки. Так, в быстрых мышцах эти участки находятся в системе поперечных канальцев саркомеров, т.е. в Т-системе. Располагаются Т-системы на уровне Z-дисков, а в мышечных волокнах крабов – на границе А- и I-дисков. В тонких экспериментах удалось фиксировать спайки, идущие по волокну от Т и СР канальцев, причём периферические миофибриллы волокна реагируют несколько раньше, чем внутренние, – скорость проведения снаружи вовнутрь составляет 7 см/с. Хотя ещё не всё понятно в тонкостях взаимодействия сигнала и химических процессов, в том числе и каким образом электрический сигнал в Т-канальцах вызывает высвобождение Ca^{++} из СР-системы.

Механические свойства мышц

Мышцы обладают определенными механическими свойствами, которые влияют на их способность к сокращению, для обеспечения этого важно соотношение *сократительных* элементов к *эластическим*. Эластические элементы присутствуют в мышцах в виде соединительной ткани, окружающей каждое мышечное волокно, но у беспозвоночных по сравнению с позвоночными её обычно мало. Сократительные и эластические элементы можно назвать *параллельными* элементами, в то время как сухожилия и связки, которые хорошо представлены у позвоночных и очень слабо – у беспозвоночных, образуют *последовательные* элементы. Слабая развитость последовательных элементов у беспозвоночных приводит к тому, что некоторые их мышцы, например летательные мышцы насекомых, менее растяжимы по сравнению с поперечнополосатыми мышцами позвоночных.

Сравнение способности к растяжению поперечнополосатых и гладких мышц беспозвоночных показывает, что гладкие мышцы с короткими волокнами более растяжимы, чем поперечнополосатые. Так, у сипункулид ретрактор хоботка по отношению к длине в состоянии покоя легко увеличивается более чем в 10 раз, но у них волокна в покое собраны в складку.

Теоретически же мышечное волокно может удлиняться без разрушения до уровня, когда нет взаимного перекрытия толстых и тонких нитей. А при максимальном напряжении (сокращении) тонкие нити подходят вплотную друг к другу в середине А-диска. Если укорочение саркомера будет происходить дальше, то возможны слипание тонких нитей и даже выход толстых нитей сквозь Z-диск в соседний саркомер. Теоретически этого не должно быть, но в летательных мышцах насекомых такое явление обнаруживается.

Мышцы, в зависимости от назначения, могут развивать определённое усилие, измеряемое в кг/см^2. Как и у позвоночных, этот показатель у беспозвоночных значительно варьирует от вида к виду и от назначения мышцы. Так, разгибатель омара (его медленная часть) развивает усилие 2,8 кг/см^2, а быстрая часть разгибателя – всего 0,025 кг/см^2. Для сравнения: коксальные мышцы таракана – 0,8 кг/см^2, аддуктор устрицы – 12, но кратковременно, а длительно – всего 0,6.

Большинство мышц при повторяющихся раздражениях развивает большее напряжение, чем при одиночном сокращении. КПД (коэффициент полезного действия) мышц всё же невелик и составляет менее 25%. Большая часть химической энергии не идёт на механическую работу, а превращается в тепло.

Химический источник энергии

Известно, что непосредственным источником энергии для пространственной перестройки сократительных белков является АТФ, но его в мышцах как позвоночных, так и беспозвоночных мало (около 5×10^{-6} мол/г) и хватает только на несколько сокращений. Для поддержания сокращений требуется 10^4–10^3 мол/мин на 1 г, поэтому в мышечном волокне идёт непрерывный синтез АТФ. Непосредственным участником восстановления АТФ являются особые вещества, которые принято называть фосфагенами. У позвоночных к таким веществам относится креатинфосфат, у беспозвоночных число фосфагенов больше. Перенос богатого энергией фосфата осуществляется от фосфагена соответствующим ферментом, в результате АДФ превращается в АТФ. Судить об образовании АТФ из АДФ и АМФ можно по количеству фосфагена. Он может образовываться или быстро восстанавливаться, и в конечном итоге его количество зависит от окислительных и гликолитических циклов.

Расщепление АТФ происходит в фазе сокращения, а фосфорилирование АДФ – при расслаблении или во время поддержания сокращения. Образование новых порций фосфагена или их восстановление идёт либо окислительным путём, либо в гликолитическом цикле. В ходе этих циклов, довольно сложных, исходные вещества (углеводы, аминокислоты и т.д.) превращаются с помощью ферментов в нужные фосфагены. У моллюсков фосфагеном служит фосфоаргинин (аргининфосфат), он же отмечен у членистоногих, кишечнополостных, некоторых низших червей. Иглокожие имеют разные фосфагены. Так, у голотурий и морских звезд – только аргининфосфат, а у офиур – только креатинфосфат. Представители некоторых родов морских ежей в мышцах содержат два фосфагена – аргининфосфат и креатинфосфат, в то время как другие роды – только аргининфосфат.

Кольчатые черви и сипункулиды отличаются бóльшим разнообразием фосвагенов. В настоящее время у них известно 7 фосфагенов. Представители некоторых семейств одновременно имеют до трёх фосфагенов. Кроме названных выше фосфагенов у них найдены гликоциаминфосфат, гипотауроциаминфосфат, ломбрицианинфосфат, офелинфосфат, тауроциаминфосфат. У свободноплавающих полихет, как правило, отсутствует аргининфосфат и набор фосфагенов меньше по сравнению с сидящими полихетами, у которых он больше. При этом объяснения этому явлению (большему набору фосфагенов у сидящих полихет) пока нет.

Нервная активация мышц у беспозвоночных

Нервные окончания членистоногих не образуют отдельных концевых пластинок, и медиатор выделяется там, где аксон лишён шванновских клеток, т.е. в любом месте его контакта с мышечным волокном, а нервные волокна могут опутывать мышечные клетки плотной сетью. Хотя к мышцам, которые состоят из многих волокон, может подходить небольшое число аксонов (от 1 до 5), имеющих множество синаптических контактов благодаря своеобразию передачи нервных импульсов от них на волокно (рис. 31).

У позвоночных моторный аксон теряет миелиновую оболочку и разветвляется, образуя несколько нервных окончаний. Мембрана каждого нервного окончания вместе с сарколеммой образует множество складок, при этом мембрана нервного окончания отделена от мышечной мембраны пространством в 500 Å.

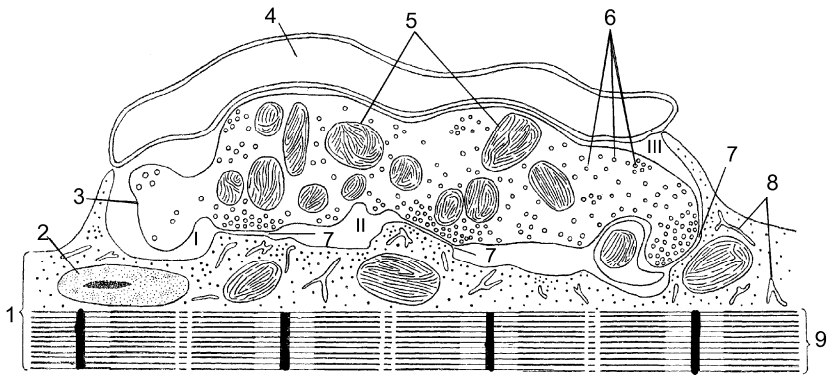


Рис. 31. Схема типичного для скелетной мускулатуры насекомого нервно-мышечного синапса (по Тыщенко, 1977): *1* – мышечное волокно; *2* – ядро мышечного волокна; *3* – аксон; *4* – нейрилемма; *5* – митохондрии; *6* – синаптические везикулы; *7* – синаптическая щель; *8* – перерезанные в разных направлениях трубочки эндоплазматической сети; *9* – миофибрилла

Число возбуждённых волокон в мышце может варьировать, так как они, вероятно, избирательно реагируют на частоту нервных импульсов, которые получают от разных участков аксона. Обычно к мышце подходит несколько аксонов, которые функционально различаются, однако тормозной аксон один, а возбуждающих один или несколько. В некоторых случаях к мышце подходит всего один аксон, и он обычно возбуждающий.

В мышце волокна могут иннервироваться разным числом входящих в неё аксонов. Так, некоторые мышцы клешни рака получают несколько аксонов, но 7% волокон контактирует с четырьмя возбуждающими аксонами, 27% – с тремя, 26% – с двумя, а 38% – всего с одним. Возбуждающие аксоны функционально могут различаться, среди них есть быстрые и медленные. К волокнам они могут подходить вместе. Кроме того, у ракообразных один аксон может иннервировать несколько мышц.

В мышцах с двойной и множественной иннервацией ответ может определяться типом мышечных волокон, местом положения мышечного волокна и свойствами аксона, активного в данный момент. Так, летательные (крыловые) мышцы быстролетающих перепончатокрылых, двукрылых, а также мышцы, связанные с производством звука, могут сокращаться с частотой, превышающей скорость восстановления возбудимых мембран, т.е. мышца может сокращаться несколько раз в ответ на один потенциал действия (как фибриллярные мышцы насекомых). Такие мышцы, обслуживающие звуковой аппарат цикад, обеспечивают производство звука с частотой от 200 до 7 000 Гц. К этим быстрым мышцам нервных аксонов подходит меньше, чем к более медленным. Некоторые летающие насекомые совершают более 2 000 взмахов крыльев в секунду, например комары звонцы. При этом скорость полёта не всегда зависит от частоты взмахов, в бóльшей степени она зависит от угла наклона крыльев. Некоторые мухи при меньшей частоте взмахов достигают скорости 150–375 см/с (13,5 км/ч), а крупные слепни – 40 км/ч.

Мантии кальмара и осьминога, чтобы создать реактивную силу для атаки или бегства, должны сокращаться быстро и полностью. Сокращение обеспечивает мантийный ганглий, который связан с системой гигантских аксонов. Один импульс каждого гигантского аксона вызывает сокращение тысяч мышечных волокон мантии, при этом время сокращения – 60 мс. Кроме того, мантия получает много тонких аксонов, идущих вдоль гигантских, они вызывают медленное сокращение, необходимое для дыхания.

У некоторых двустворчатых моллюсков край мантии снабжён мышечной полоской, способной как к фазным, так и тоническим сокращениям. Ганглиозные клетки, заключённые в их мантии, проявляют спонтанную активность, вызывающую тоническое сокращение. У гребешка мышечные волокна быстрого аддуктора имеют множественную иннервацию и все синапсы принадлежат к «быстрому» типу, т.е. медиаторные пузырьки круглые и более крупные по сравнению с тормозными, более мелкими и угловатой формы.

Висцеральные мышцы беспозвоночных

У насекомых и ракообразных поперечнополосатая мускулатура кишечника очень похожа на висцеральную мускулатуру позвоночных. Но у насекомых в саркомере обычно большее количество тонких нитей окружают толстую миозиновую нить. Так, в некоторых висцеральных мышцах насекомых их насчитывается до 12 по сравнению с шестью в локомоторных. Кроме того, в исчерченных мышцах задней кишки таракана зафиксированы спонтанные флуктуации потенциала покоя, которые могут вызвать спайки, а затем сокращение, особенно если мышца растягивается. Подходящие нервы (аксоны) от брюшного ганглия тоже вызывают возбуждающий постсинаптический потенциал. Оказывается, задняя кишка у таракана способна как к миогенной, так и к нервной активации. У других насекомых, вероятно, те же свойства. Но у саранчи (р. *Locusta*) спонтанная активность передней части задней кишки обычно выше, чем задней её части. У раков миогенной активности мышц, окружающих кишечник, пока не выявлено, но к ним подходит много нервных окончаний, образующих развитое нервное сплетение.

В кишечнике моллюсков имеются только неисчерченные мышцы. У кальмара перистальтику желудка можно вызвать растяжением, что указывает на миогенную природу. Торможение перистальтики имеет нервною природу, так как вызывается ацетилхолинином. У слизня, вероятно, характер сокращения в разных областях кишечника определяется центральной нервной системой. У хитона задняя кишка имеет разную степень иннервации, его прямая кишка более богато снабжается аксонами и не способна к миогенной активности, а менее богато снабжённая нервами задняя кишка обладает спонтанной активностью. У двустворчатых задняя кишка не имеет спонтанной активности.

Не все сокращения неисчерченных мышц имеют миогенную природу, они тоже могут иннервироваться и способны как к быстрым, так и медленным, тоническим сокращениям. При этом часть мышц способна к спонтанной активности только при наличии спонтанно активных нейронов.

Медиаторы передачи возбуждения с нервов на мышцы у беспозвоночных

Фармакологические вещества, блокирующие или усиливающие нервно-мышечную передачу у позвоночных, не эффективны у ракообразных и насекомых в обычных концентрациях. Вероятно, ни ацетилхолин, ни норадреналин у них в нервно-мышечной передаче не участвуют.

Наиболее вероятным медиатором является L-глутамат, он деполяризует мышцу, вызывая её сокращение. Подсчитано, что при частоте 5 сокр./сек, каждый импульс освобождает в среднем 2,2 «кванта» медиатора (один квант равен количеству, необходимому для появления одного миниатюрного возбуждающего постсинаптического потенциала (мВПСП)).

Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК) имитирует действие тормозного медиатора, вызывая гиперполяризацию мембраны посредством увеличения проводимости для Cl^- в концентрации 10^{-7} М.

У паукообразных в качестве медиаторов служат другие, пока неизвестные, вещества.

В связи с тем, что у членистоногих существуют различные схемы иннервации, один и тот же аксон может оказывать различное действие в зависимости от частоты импульсов. Следует добавить, что некоторые мышечные волокна дают тонические, а другие – фазные сокращения при одной и той же частоте. Медиатор возбуждения – L-глутамат – может вызвать как быстрые, так и медленные сокращения, в зависимости от распределения нервных окончаний. Тормозной медиатор ГАМК может действовать пре- и постсинаптически, повышая проницаемость для Cl^-. Также очевидно, что многие регуляторные функции, осуществляемые у позвоночных на уровне спинного мозга, у ракообразных перенесены в нервно-мышечные синапсы.

Ацетилхолин может быть медиатором у других беспозвоночных, вызывая сокращения либо всех имеющихся у них мышц, либо отдельных типов мышц (сипункулиды, аннелиды, иглокожие). Так, у некоторых двустворчатых моллюсков точно установлено, что в миофибриллах запирательных мышц, имеющих особо толстые нити (диаметром 300–500 Å), окруженные тонкими (диаметром 55–60 Å), медиатором возбуждения является ацетилхолин, который вызывает длительно удерживающееся сокращение. Причём это длительное сокращение потребляет приблизительно в 250 раз меньше энергии по сравнению с аналогичными по функциям мышцами позвоночных. В уникальной мышечной системе круглых червей, в том числе и у аскарид, медиатор ацетилхолин возбуждает, а ГАМК тормозит.

ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРВНЫХ СИСТЕМ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

У самых низших беспозвоночных, таких как губки, нервной системы как таковой нет, отсутствует даже стабильный клеточный состав в тканях. Большинство губок не реагируют на раздражители, имеющие химическую, электрическую и механическую природу. Хотя у некоторых видов губок можно наблюдать согласованное сокращение оскулумов, а затем всего тела. Таким способом они, по-видимому, периодически создают обратный ток воды, который необходим для очистки каналов от твёрдых частиц большого диаметра. Иногда у некоторых видов наблюдаются кажущиеся координированными сокращения всего тела при выбрасывании в окружающую среду личинок.

Вполне вероятным механизмом передачи «сигнала» к согласованным действиям является распространение механического воздействия, оказываемого миоцитами (колленциты, пороциты) друг на друга. Они, сокращаясь, растягивают соседние клетки, а те воздействуют на другие миоциты, в результате чего идёт согласованное сокращение оскуломов или тела или того и другого одновременно. У губок рода *Rhabdocalyptus* можно вызвать ответ электрическим стимулом. Этот генерированный ответ распространяется по всему телу со скоростью 0,25 см/с, вызывая закрытие оскуломов.

Нервная система кишечнополостных

Эти примитивные двуслойные животные имеют нервную систему, состоящую из нервных клеток с отростками (нейронов). У нейронов можно обнаружить функциональную дифференцировку на чувствительные, ассоциативные и двигательные.

Чувствительные клетки имеют продолговатую узкую форму и выходят на поверхность эктодермы концом, лишённым отростков и имеющим конусообразное заострение. Отходящие от противоположного конца отростки стелятся вдоль опорной пластинки, соединяясь с отростками других нервных клеток.

Ассоциативные и двигательные нервные клетки расположены субэпителиально – на уровне мышечных отростков. Форма их тела неправильная, отростков много. Эти отростки контактируют с другими отростками или с мышечными отростками эпителиально-мускульных клеток. Отростки равнозначны, что характерно для всех кишечнополостных.

Все типы нейронов возникают как из эктодермы, так и из других слоёв. Совокупность нейронов, отростками образует *диффузную нервную сеть*.

Синапсы могут быть как обычные одноконтактные, так и многоконтактные, в этом случае отростки тянутся параллельно друг другу на протяжении до 30 мкм. С помощью электронного микроскопа удалось выявить 2 типа синапсов.

1. *Поляризованные синапсы* имеют синаптические везикулы только с одной стороны синаптического контакта.

2. *Неполяризованные синапсы* способны к двустороннему проведению, поэтому оба окончания синаптического контакта имеют везикулы.

Ширина синаптической щели у гидры составляет 15 нм, диаметр синаптических везикул – 120–200 нм. Время проведения через 20 синапсов на расстояние 10 см со скоростью 1–2 м/с составляет 85 мс.

Нервно-мышечная передача у кишечнополостных имеет 2 стадии.

Первая – предварительная сенсибилизация (облегчение) продолжительностью до 3 с.

Вторая – пусковая, или передача возбуждения и сокращения, величина которого зависит от степени облегчения.

Ацетилхолин, адреналин не влияют на нервно-мышечную систему актиний (кл. Коралловые полипы). Моноамины, такие как тирамин, триптамин, повышали чувствительность быстрых мышечных систем к одиночному раздражению.

У сцифомедуз и гидромедуз нервная сеть проводит возбуждение во всех направлениях, к тому же у них имеется два и более параллельных пути для проведения возбуждения, т.е. две и более нервные сети.

Скорость проведения возбуждения по нервным сетям кишечнополостных составляет у полипа рода *Renilla* 7,8 см/с, у актинии р. *Metridium* – 13, у медузы р. *Aurelia* – 50. В нервной сети кишечнополостных имеются мультифункциональные нейроны, сочетающие в себе две функции – сенсорную и моторную, а также такие, которые выполняют три функции – сенсорную, моторную и ассоциативную.

Гидрант рода *Tubularia* имеет три системы передачи возбуждения, по которым импульсы передаются с разной скоростью. В сети, расположенной эпителиально, скорость передачи возбуждения составляет 6 см/с. Две другие сети находятся внутри тела и имеют скорость передачи возбуждения 17 и 15 см/с, но их импульсы, в отличие от первой сети, блокируются ионами Mg^{2+}.

У *сцифомедуз* помимо диффузной нервной сети, которая состоит из тонких волокон и координирует медленные пищедобывательные движе-

ния, выявляется также и сквозной нервный путь, идущий к мышцам, осуществляющим быстрые плавательные движения. Он образован крупными волокнами. Таким образом, нервные системы могут быть быстрыми или медленными. Скорость проведения возбуждения по медленной системе составляет 4,4–14,6 см/с, по быстрой – 120.

У медуз кроме диффузной сети проявляется элементарная централизация нервной системы. Она связана с краевыми чувствительными органами (ропалиями), представляет собой скопление нервных (ганглиозных) клеток по краю колокола, состоящее из двух колец – верхнего и нижнего. Нервные клетки верхнего кольца контактируют с периферическими рецепторными структурами, составляющими чувствительную часть нервной системы. Ганглионарные клетки нижнего кольца посылают отростки к мускулатуре колокола. В то же время на нижней поверхности колокола есть ещё две нервные сети, и они относительно самостоятельные, т.е. слабо связаны с нервными клетками нижнего кольца.

Шестилучевые бесскелетные коралловые полипы имеют довольно сложное поведение, слагающееся из плавания, ползания по дну или раковине, «хождения» на щупальцах. Основой движения является базальный диск, с помощью которого они могут не только перемещаться, но и закапываться в рыхлый грунт дна. Все эти поразительные для актиний двигательные акты обеспечиваются примитивной диффузной нервной системой.

Кишечнополостные способны к элементарному обучению, но память у них кратковременная, не более 3–4 часов.

Гребневики имеют более совершенную нервную систему, приближающуюся по строению к таковой более высокоорганизованных плоских червей. Вокруг рта у них в результате концентрации нервных элементов образуется циркуморальное нервное кольцо и меридиальное скопление нервных клеток, находящихся вдоль рядов гребных пластинок. Это сгущение сливается у аборального полюса в аборальный чувствительный орган.

У ползающих гребневиков наблюдается цефализация, т.е. образование головного церебрального ганглия и билатеральная организация радиальных нервных тяжей. Раздражение на одной стороне тела вызывает здесь сокращение мышц и расслабление их на другой стороне тела.

Нервная система плоских червей

Нервная система плоских червей по происхождению является эктодермальной. У части низших турбеллярий нервная система представляет

собой диффузное субэпителиальное нервное сплетение без стволов и продольных сгущений, что напоминает нервную сеть кишечнополостных. Однако нервных сетей у этих червей обычно несколько. Две из них сочетают сенсорную и двигательную функции, располагаясь внутри эпидермиса и под ним, а третья лежит глубже, в мышечном слое, и выполняет двигательную функцию.

Высшие *турбеллярии* более высоко организованы. В.Н. Беклемишев считал, что их изменения проходили в следующих направлениях:

– централизация нервного аппарата;

– погружение нервных элементов вглубь тела;

– усиление роли церебрального ганглия;

– внешнее архитектоническое упрощение нервного аппарата;

– усложнение внутренней структуры, обеспечивающей бóльшую сложность поведения животного.

Преобразование нервного аппарата приводит к образованию так называемой *ортогональной нервной системы*. Ортогон состоит из ассоциативных и двигательных нервных клеток, которые вместе с отростками собираются в несколько пар продольных тяжей; их обычно называют стволами. Они соединяются большим числом поперечных и кольцевых коммисуральных стволов. В их промежутках, т.е. между стволами, имеется только периферическая нервная система, состоящая из чувствительных клеток и отростков двигательных нервных клеток. В ортогоне укорачивается связь между ассоциативными и двигательными нейронами, но удлиняется с периферийными, т.е. чувствительными нервными клетками и мышцами.

В ходе эволюции обнаруживается тенденция к уменьшению числа стволов и комиссур. В ответ на возникновение на переднем конце тела органов чувств или их концентрации происходит концентрация нервных клеток, формирующих мозговой (церебральный) ганглий. Он принимает на себя функцию контроля над другими нервными центрами, а также начинает координировать сложные взаимоотношения между организмом и средой, оказывает возбуждающее и тормозное действие на периферические нейроны. Но условные рефлексы у плоских червей вырабатываются плохо, трудно.

Синаптические связи плоских червей изучены недостаточно. Ацетилхолин и удаление мозгового ганглия подавляют движение *Fasciola hepatica*.

У круглых червей, немертин, тоже имеющих ортогональные нервные системы, более чётко оформляются окологлоточные нервные кольца и выделяются главные продольные нервные стволы.

Нервная система кольчатых червей

Церебральная нервная система кольчатых червей состоит из парных надглоточных, подглоточных узлов (ганглиев) и окологлоточных коннектив. Подглоточный ганглий у некоторых кольчатых червей образуется в результате слияния сегментарных узлов 2–7 ганглиев. Туловищный отдел нервной системы имеет две коннективы, проходящие по брюшной стороне, на которых в каждом сегменте туловища оформляется по одному ганглию, соединённому поперечной комиссурой. У примитивных червей брюшные коннективы удалены друг от друга и нервная система напоминает лестницу. В ходе эволюции наблюдается тенденция к более сильному сближению продольных нервных стволов до почти тесного соприкосновения и образования *брюшной нервной* «*цепочки*». Ганглии при этом не теряют самостоятельности, комиссуры либо сильно укорачиваются, либо почти исчезают. У кольчатых червей чётко проявляется тенденция к погружению центральной нервной системы из субэпидермального положения вглубь тела и выхода её из мышц в целомическое пространство.

Наиболее сложно устроены ганглии брюшной нервной системы дождевых червей. Их брюшная нервная цепочка снаружи одета соединительно-тканной оболочкой, под которой проходит слой продольных мышечных волокон. От каждого ганглия обычно отходит 3 пары боковых поперечных нервов. Первая и задняя пары большей частью являются двигательными, а средняя – чувствительной (рис. 32).

В брюшных нервных ганглиях различают:

– дорсальную область ассоциативных волокон и гигантские волокна. Назначение последних заключается в быстрой передаче импульсов вдоль цепочки для защитной реакции, например быстрого втягивания тела в норку;

– двигательную область, находящуюся под дорсальной областью. Из неё выходят дорсальные корешки. Нервные клетки, из которых выходят дорсальные аксоны, лежат вентрально и латерально в наружной части ганглия;

– нейропиль, расположенный в центре; в нём осуществляются синаптические контакты аксонов;

– область чувствительных вентральных пучков, образованную центральными отростками чувствительных клеток, находящихся на периферии в эктодермальном эпителии;

– область ассоциативных волокон, расположенную вентральнее, которая граничит с телами вентрально расположенных нервных клеток (рис. 33).

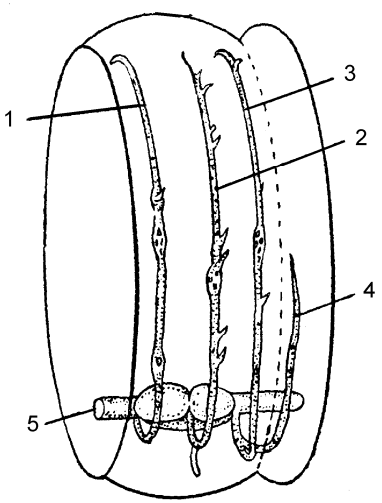


Рис. 32. Схема строения невросомита малощетинкового червя (по Ливанову, 1956):
1 – передний кольцевой нерв сомита; *2* – средний чувствительный нерв сомита;
3 – задний кольцевой нерв сомита; *4* – четвёртый нерв сомита;
5 – брюшные нервные стволы

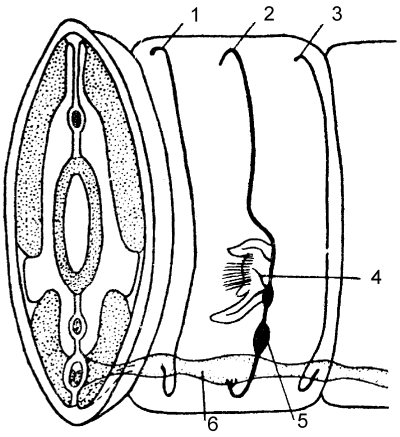


Рис. 33. Схема строения невросомита многощетинкового червя
(по Ливанову, 1956): *1* – передний кольцевой нерв сомита;
2 – средний чувствительный нерв сомита; *3* – задний кольцевой нерв сомита;
4 – параподия; *5* – параподиальный ганглий; *6* – брюшные нервные стволы

В строении ганглия и расположении нервных клеток у кольчатых червей имеется значительное сходство с нервным ганглием насекомых. Форма клеток обычно грушевидная, нейроны большей частью униполярны, аксоны имеют боковые разветвления. Но есть такие нейроны, у которых от узкой части отходит ещё несколько отростков, т.е. они являются мультиполярными. В двигательной зоне встречаются рассеянные веретенообразные клетки, которые не образуют каких-либо упорядочных скоплений. В ассоциативной зоне у большинства нервных клеток отростки не выходят за пределы ганглия, но есть и такие клетки, у которых отростки идут в соседние ганглии.

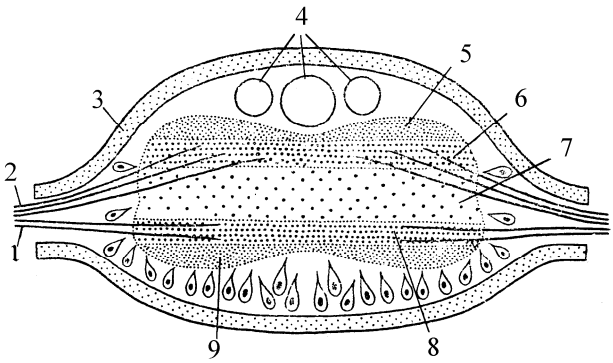


Рис. 34. Схема поперечного разреза брюшного ганглия дождевого червя (по Верещагину и Лапицкому, 1966): *1* – чувствительные (вентральные) корешки; *2* – двигательные (дорсальные) корешки; *3* – оболочка ганглия; *4* – гиганские волокна; *5* – дорсальная ассоциативная область; *6* – двигательная область; *7* – нейропиль; *8* – чувствительная область; *9* – вентральная ассоциативная область

В ганглии есть небольшая группа маленьких нервных клеток, иннервирующих внутренние органы. Они располагаются между первым и вторым пучками нервов. Их отростки выходят в составе трёх нервов, идущих к мышцам кишечника и нефридиями. Эта группа нервных клеток функционально подобна системе непарного нерва у насекомых.

Надглоточный ганглий у олигохет находится в третьем сегменте тела. Кроме коннектив от него отходят передние нервы и волокна чувствительных клеток, находящихся на переднем конце тела. По коннективам от наглоточного ганглия идут волокна, которые посылают информацию от него и передают ему. Латеральнее коннектив расположены компактные участки нервного сплетения, это окологлоточные ганглии, связанные

с коннективами 6–7 перемычками. Они являются центрами переднего отдела вегетативной нервной системы (рис. 35).

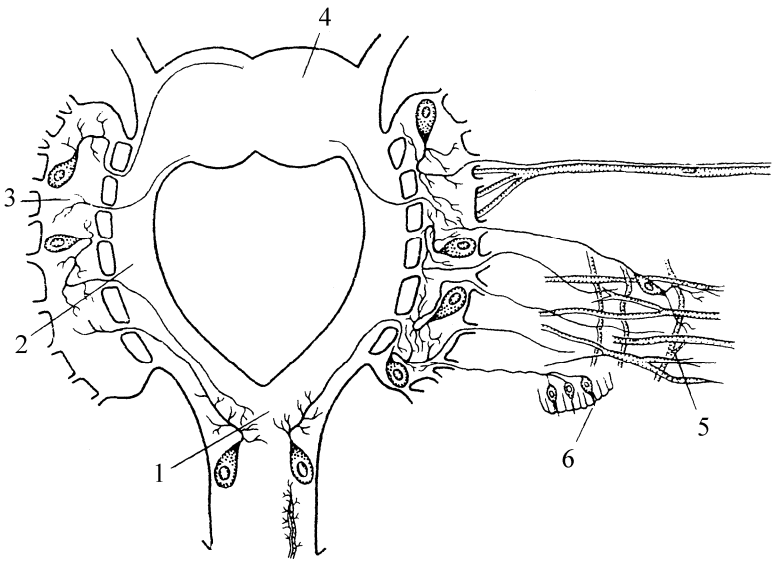


Рис. 35. Схема строения головных ганглиев дождевого червя (по Верещагину и Лапицкому, 1978): *1* – подглоточный ганглий; *2* – коннективы; *3* – окологлоточные ганглии; *4* – надглоточный ганглий; *5* – мышцы глотки; *6* – чувствительные нервные клетки в эпителии глотки

Надглоточный ганглий контролирует соматический двигательный аппарат и вегетативные функции. Нейроны в надглоточном ганглии мелкие, те из них, которые имеют веретёнообразную форму, располагаются дорсально и вентрально в его поверхностном слое. Общее число нейронов невелико, около 500 шт. Все они являются ассоциативными, моторных среди них не обнаружено.

Кроме мелких нервных клеток есть около 50 крупных. Их отростки идут в коннективы. Они лежат у поверхности либо около нейропиля. Вероятно, это сложные ассоциативные нейроны поливалентного типа.

У *полихет* надглоточный ганглий более сложного строения. В нём обособляются три отдела: передний, средний и задний.

Передний отдел иннервирует пальпы.

Средний – глаза и антеннальный отдел тела.

Задний – затылочный орган (нухальный), исполняющий роль хеморецепторного органа, осуществляющего в том числе контроль качества пищи.

У подвижных полихет возникают стебельчатые тела (corpora pedunculata) которые являются высшим ассоциативным центром. Они находятся в среднем мозге и образованы компактной грибовидной массой клеточных тел и стебельком из их отростков. Отростки заканчиваются в среднем мозге, но часть их связывает отростки другого, симметрично расположенного грибовидного тела, а часть идёт к переднему и затылочному отделам мозга.

Подглоточный ганглий является исполнительным органов и управляется надглоточным ганглием.

Подглоточный ганглий у дождевого червя парный и расположен в четвёртом сегменте тела. Он иннервирует третий и четвёртый сегмент. От него отходит 6 пар нервов. Покрытие его типичное. В зоне выхода второй пары нервов имеются нервные клетки вегетативной нервной системы, они иннервируют мышечную оболочку мозга или ганглия, кишку, сосуды, нефридии.

Моторные клетки передней половины подглоточного ганглия посылают отростки в передние три пары нервов, идущих к органам третьего сегмента, и в нервы, отходящие от коннектив. Клетки задней половины, соответственно, – в три пары задних нервов, иннервирующих четвёртый сегмент. Вероятно, эти нервные клетки совмещают моторную и ассоциативную функции, так как их аксоны сильно ветвятся и синаптически контактируют с другими. Есть и чисто ассоциативные нейроны, у которых имеются длинные отростки, идущие в надглоточный ганглий и вниз, т.е. в брюшную нервную цепочку.

Подглоточный ганглий отвечает за регуляцию мышечного тонуса.

В центральной нервной системе обнаружено много медиаторных веществ, но пока не выявлена их специфичность.

Для некоторых нервных клеток выявлена электрическая взаимосвязь с коэффициентом ослабления 2–4, причём короткие импульсы затухают быстрее.

Имеется у дождевых червей и система гигантских аксонов, их три. Медиальный аксон имеет диаметр 75 мкм, латеральные – 50. Боковые аксоны связаны между собой анастомозами, или мостиками. Внутри гигантских аксонов имеются перегородки. Скорость проведения возбуждения по медиальному аксону – 15–45 м/с, по латеральным – 15 при температуре 24°С. Потенциал покоя у гиганских аксонов 45–60 мВ. Потенциал действия у них типичный с овершутом и составляет величину 100–120 мВ.

Нервная система моллюсков

По строению у большинства моллюсков нервная система относится к разбросано-узловому типу, но боконервные моллюски имеют наиболее примитивную форму нервной системы этого типа.

У хитонов передний мозг представляет собой длинную полукольцевую комиссуру (церебральная комиссура) без дифференцировки на ганглии, вероятно, вследствие слабых рецепторных возможностей и малоподвижности. От церебральной комиссуры отходят парные педальные и плевровисцеральные стволы, имеющие много комиссур, соединяющих их. От субцеребральной комиссуры отходит висцеральный отдел нервной системы и субрадулярные ганглии, иннервирующие вентральную сторону ротовой полости (рис. 36).

Центральный отдел нервной системы хитонов напоминает ортогон плоских червей и так же, как он, содержит нервные клетки в стволах. У хитонов также имеется периферическое нервное сплетение, расположенное под кожей и в мускулатуре ноги.

Высокоорганизованные классы моллюсков имеют более сложное строение нервной системы, в ней происходит образование ганглиев и укорачиваются внутрицентральные пути, при этом коннективы, соединяющие ганглии, освобождаются от нервных клеток. В ганглиях выделяется нейропиль, в котором происходит синаптическая связь между нервными клетками.

Хорошо изучена нервная система представителей кл. Gastropoda, у которых имеются различные отклонения от типичного строения: наличие парных церебральных, буккальных, педальных, плевральных, париетальных и непарного висцерального ганглия зависит от наличия органов чувств (глаз, статоцистов, головных щупалец) (рис. 37).

Однако у виноградной улитки *Helis pomatia* центральная нервная система представлена церебральным (надглоточным) ганглием и сложным подглоточным комплексом, который образован слиянием педального, плеврального, париетального и висцерального ганглиев.

В церебральном отделе различают 3 отдела: *метацеребрум*, *процеребрум*, *мезоцеребрум*.

Процеребрум образует переднелатеральную долю и состоит из нескольких частей. Клеточные тела мелких размеров располагаются на периферии ганглия, в котором есть нейропиль. От процеребрума отходят уносящие и входящие аксоны, которые связывают его с метацеребрумом. Многочисленные мощные аксоны связывают его с щупальцами, выполняющими хеморецепторную функцию. Процеребрум является высшим сенсорно-ассоциативным центром, связанным с рефлекторной деятельностью (рис. 38).

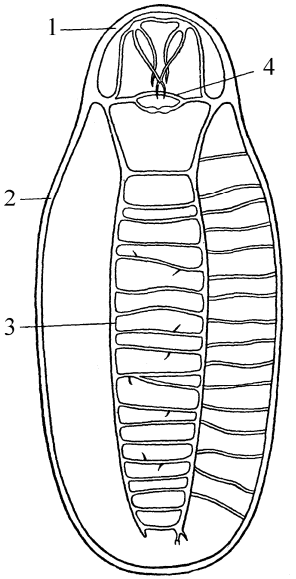


Рис. 36. Нервная система хитона (по Пользнеру, 1950):
1 – церебральная нервная дуга; *2* – плевровисцеральный ствол;
3 – педальный ствол; *4* – подглоточная дуга

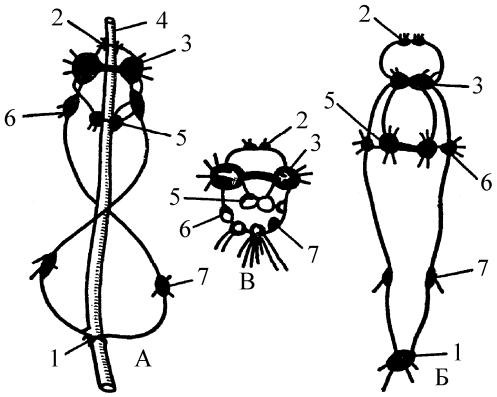


Рис. 37. Разные формы нервной системы у брюхоногих моллюсков.
А – Prosobranchia; *Б* – Opisthobranchia; *В* – Pulmonata (по Коршельту и Гейдеру, 1971):
1 – висцеральный ганглий; *2* – буккаральный ганглий; *3* – церебральный ганглий;
4 – кишечный канал; *5* – педальный ганглий; *6* – плевральный ганглий;
7 – париетальный ганглий

К процеребруму примыкает метацеребрум, по периферии у него расположены мелкие и крупные нервные клетки. Выделяют три доли – плевральную, педальную, комиссуральную (рис. 38, *3–5*). Через них проходят восходящие и нисходящие пути церебрального ганглия. Метацеребрум иннервирует глаза, статоцисты, а также глотку, слюнные железы, желудок.

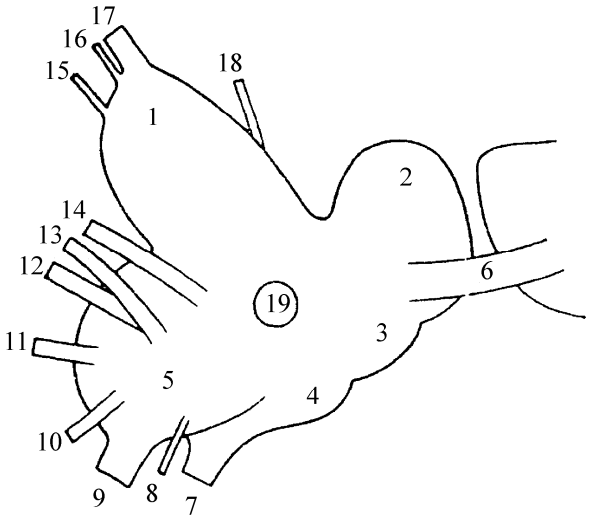


Рис. 38. Церебральные ганглии виноградной улитки (по Верещагину и Лапицкому, 1978): *1* – процеребрум; *2* – мезоцеребрум; *3* – педальная доля метацеребрума; *4* – плевральная доля метацеребрума; *5* – комиссуральная доля метацеребрума; *6* – церебральная комиссура; *7* – тентакулярный нерв; *8* – зрительный нерв; *9–11* – внутренний, средний, наружный губные нервы; *12* – нервы пениса; *13* – церебробуккальная коннектива; *14* – церебропедальная коннектива; *15* – цереброплевральная коннектива; *16* – нерв статоциста; *17*, *18* – внутренний и наружный перитентакулярные нервы; *19* – гигантская метацеребральная клетка

Мезоцеребрум представлен парными выпуклыми долями, локализованными впереди церебральной комиссуры (рис. 38, *2*). Под оболочкой они содержат большие униполярные нервные клетки и, кроме того, множество мелких нервных клеток. Последние, по-видимому, осуществляют нейросекреторную и регулирующую функции активности половых желез.

Церебральный ганглий связан коннективами с подглоточным комплексом. Его плевральная доля соединена церебральной коннективой с

педальным ганглием и почти не имеет периферических нервов (немногочисленные нервы идут к мантии). Правый и левый плевральный ганглии соединены между собой плевро-педальной комиссурой через педальный ганглий и педальные комиссуры (рис. 39). Кроме того, он связан с париетальным ганглием и осуществляет иннервацию мантии, у некоторых моллюсков – иннервацию ктенидии и органов химического чувства (осфрадии). К париетальному примыкает висцеральный ганглий – непарное образование, которое иннервирует заднюю часть пищеварительного тракта, репродуктивные органы, почку, печень и сердце. Правый париетальный ганглий не имеет висцеральной доли.

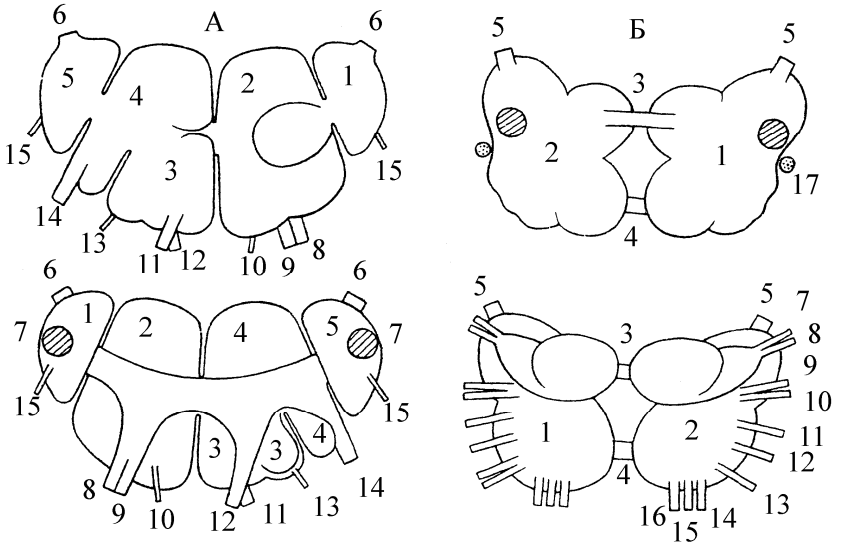


Рис. 39. Подглоточный комплекс виноградной улитки (по Верещагину и Лапицкому, 1978): *А* – ганглии висцеральной дуги с дорсальной (верхний рисунок) и вентральной (нижний рисунок) сторон. *1* – правый плевральный ганглий; *2* – правый париетальный ганглий; *3* – висцеральный ганглий; *4* – левый париетальный ганглий; *5* – левый плевральный ганглий; *6* – цереброплевральная коннектива; *7* – плеропедальная коннектива; *8* – наружный правый мантийный нерв; *9* – внутренний правый мантийный нерв; *10* – аортальный нерв; *11* – интенстиальный нерв; *12* – анальный нерв; *13* – кожный мантийный нерв; *14* – левый мантийный нерв; *15* – нерв колумеллярной мышцы. *Б* – педальные ганглии с дорсальной (верхний рисунок) и вентральной (нижний рисунок) сторон; *1* – правый педальный ганглий; *2* – левый педальный ганглий; *3* – передняя педальная комиссура; *4* – задняя педальная комиссура; *5* – церебральнопедальная коннектива; *6* – плевропедальная коннектива; *7–16* – нервы ноги; *17* – статоцист

Педальный ганглий – парное образование, иннервирующее мускулатуру ноги, он лежит отдельно, но связан с церебральными коннективами.

Наиболее сложное строение ганглиев центральной нервной системы свойственно головоногим моллюскам, особенно осьминогам. У них в ганглиях на околопищеводном кольце нервные клетки имеются не только в коре, т.е. по периферии, но и в нейропиле. Эти ганглии осьминогов гистологически напоминают строение серого вещества у позвоночных.

Особенности синаптической передачи у брюхоногих моллюсков

В нервной системе моллюсков выделяют группы нейронов, обладающих различной медиаторной специфичностью.

Одна группа относится к холинергической категории. Нейроны синтезируют ацетилхолин из холина и ацетил-СоА. Есть и ацетилхолинэстеразы, разрушающего его. Но на разные нейроны ацетилхолин действует по-разному. Для одних (Д-нейроны) он является передатчиком возбуждения, а для других (Н-нейрон) – торможения.

Другая группа нейронов относится к категории триптаминергических. У них синаптическим медиатором является серотин.

Встречаются и моноаминергические нейроны. Их медиаторы – дофамин и норадреналин.

Таким образом, можно отметить, что у моллюсков кл. Gastropoda встречается довольно много медиаторов. Вероятно, вследствие происхождения нейронов от различных клеточных линий, в результате чего появляется специфический медиаторный химизм.

Нервная система и органы чувств членистоногих (подтипы: Жабродышащие, Трахейные, Хелицеровые)

Строение нервной системы членистоногих напоминает строение таковой кольчатых червей. Она слагается из парного головного мозга (надглоточных ганглиев), окологлоточных коннектив и брюшной нервной цепочки.

Подтип Жабродышащие (Branchiata)

Головной мозг ракообразных имеет более сложное строение, чем у кольчецов. Он состоит из парных долей: процеребрума и дейтоцеребрума. Однако ганглий сегмента, несущего вторую пару антенн, часто смещается вперёд и сливается с дейтоцеребрумом. Последним дополнительным отделом мозга является тритоцеребрум.

Эти отделы надглоточного мозга иннервируют определённые жизненно важные органы. Так, от процеребрума идут нервные волокна к глазам, их называют зрительными нервами. По ходу зрительных нервов часто образуются дополнительные скопления нервных клеток.

Дейтоцеребрум иннервирует антеннулы (антенны I), а антенны (антенны II) иннервируются либо следующим отделом – тритоцеребрумом, либо окологлоточными коннективами. К тритоцеребруму подходят нервы от окологлоточных коннектив.

От головного мозга отходит и симпатическая (вегетативная) нервная система, которая главным образом иннервирует кишечник. Она состоит из церебрального отдела (ротожелудочного, или краниального) и непарного симпатического нерва, который образует несколько ганглиев.

У членистоногих в состав нервной системы входят специальные клетки, которые способны выделять особые гормоны – нейросекреты. Эти гормоны поступают в гемолимфу и влияют на деятельность отдельных органов, обмен веществ, процессы линьки и метаморфоза и т.д. Нейросекреторные клетки расположены в различных частях протоцеребрума, дейтоцеребрума, тритоцеребрума и ганглиев брюшной нервной цепочки.

Брюшная нервная цепочка начинается от окологлоточных коннектив, которые сходятся на подглоточном ганглии, а от него отходит пара брюшных нервных стволов. В каждом сегменте на них образуются ганглии. Но такая схема свойственна только наиболее примитивным членистоногим, например жаброногим.

У большинства членистоногих, в том числе и у высших ракообразных, брюшная цепочка подвергается изменениям. Во-первых, брюшные нервные стволы сближаются, правый и левый ганглии каждого сегмента сливаются, и комиссуры между ними исчезают. Во-вторых, происходят изменения её продольного строения. Часто наблюдается продольная концентрация ганглиев нервной цепочки. По мере наступающего в разных группах раков тесного слияния отдельных сегментов тела друг с другом, происходит сближение ганглиев в продольном направлении, укорачивание продольных стволов и даже слияние ганглиев в единый нервный узел.

Так, у речного рака тело состоит из 18 сегментов, вне головного мозга (иннервирующего антенуллы, антенны и глаза) в составе брюшной нервной цепочки остаётся 12 нервных узлов. Первый – это подглоточный узел, включающий три слившихся ганглия трёх сегментов, несущих ротовые конечности, и присоединившиеся к ним ганглии трёх сегментов, несущих ногочелюсти. Далее располагаются 5 грудных узлов – по числу сегментов, несущих ходные ноги, и 6 брюшных ганглиев, последний из них иннервирует не только свой сегмент, но и тельсон.

Максимальная концентрация нервной системы среди ракообразных достигается у крабов. У них имеется лишь две нервные массы: головной мозг и общая масса в груди, являющаяся результатом слияния всех нервных узлов брюшной цепочки.

Подтип Хелицеровые (Chelicerata)

Главной отличительной чертой строения центральной нервной системы Хелицеровых является полное отсутствие дейтоцеребрума в надглоточном нервном узле, лишь у некоторых представителей подтипа он частично представлен.

У представителей класса ***Мечехвосты*** (Xiphosura) головной мозг внешне не расчленён, но имеет сложное гистологическое строение: содержит зрительные центры, остатки центров, иннервировавших у предков усики и антеннулы, но исчезнувшие у хелицеровых, т.е. головной мозг имеет остатки дейтоцеребрума.

Сзади к мозгу прилегают утолщенные участки окологлоточных коннектив, посылающих нервы к хелицерам. От окологлоточных коннектив иннервируются все конечности головогруди и жаберные крышки.

Брюшная нервная цепочка имеет 6 ганглиев. Слияние ганглиев наблюдается в задней части, которая образована слиянием нескольких нервных узлов. Особенность брюшной нервной цепочки в том, что отходящие от её ганглиев нервы, иннервирующие брюшные конечности, соединены боковыми продольными нервными стволами.

В классе ***Паукообразные*** (Arachnida) головной мозг имеет сложное строение и большое сходство с таковым ракообразных, но в нём полностью отсутствует дейтоцеребрум, и поэтому имеется всего два отдела: протоцеребрум, иннервирующий глаза, и тритоцеребрум, посылающий нервы к хелицерам (первой паре головогрудных конечностей). Брюшная нервная цепочка проявляет у низших (скорпионы) метамерность, при этом подглоточный ганглий, в отличие от ганглий брюшка, сливается со всеми четырьмя ганглиями груди. У других паукообразных намечается и осуществляется тенденция к слиянию отделов брюшной нервной системы.

Так, прослеживается слияние всех грудных ганглиев в один грудной нервный узел или головогрудный ганглий, а у пауков и брюшной отдел нервной цепочки присоединяется к этому образованию. Наивысшего объединения нервная система паукообразных достигает у сенокосцев и клещей. У них между головным и грудным ганглиями нет чёткой границы, в результате чего вокруг пищевода образуется единое ганглиозное нервное кольцо.

Подтип Трахейные (Tracheata)

В классе *Многоножки* (Myriapoda) нервная система состоит из головного мозга, имеющего довольно сложное гистологическое строение, свидетельствующее о том, что голова многоножек образована из большего числа сегментов, превышающего количество пар головных придатков.

В мозге помимо пары ганглиев, посылающих нервы к антеннам, имеются парные скопления нервных клеток, которые соответствуют вставочному (интеркалярному) сегменту.

Брюшная нервная цепочка состоит из подглоточного ганглия, который иннервирует все ротовые конечности, и ряда хорошо обособленных парных туловищных ганглиев, сидящих на двух сближенных продольных нервных стволах. В пределах класса встречается и довольно выраженная концентрация брюшной нервной цепочки. У Diplopoda в брюшной нервной цепочке в первых четырёх туловищных сегментах (включая шейный) имеется по одной паре ганглиев, а в других – по две, что указывает на сложность происхождения этих сегментов в результате попарного их слияния.

В пределах класса Насекомые происходит дальнейшее гистологическое усложнение надглоточных узлов. По общему плану строения нервная система насекомых имеет много общего с рассмотренными выше. Однако у насекомых, в отличие от некоторых низших ракообразных, нет нервной лестницы, т.е. коннективы брюшной нервной цепочки всегда сближены. Кроме того, нервная система чётко подразделяется на центральную и вегетативную.

Наиболее массивна и хорошо видима только центральная нервная система. Она состоит из мозга и брюшной нервной цепочки. Мозг расположен в головном отделе у имаго и большинства личиночных стадий насекомых с хорошо выраженной головой. Но у личинок некоторых двукрылых (круглошовные мухи) он несколько смещён от переднего конца тела, вследствие отсутствия выраженной головной капсулы. Надглоточный нервный узел насекомых представляет собой синганглий, образовавшийся в результате довольно тесного слияния трёх ганглиев, границы между которыми выражены только у некоторых видов на личиночной стадии.

По функциям и отходящим нервам довольно успешно можно различить три отдела надглоточного узла (рис. 40).

Первый отдел – ***протоцеребрум*** – наиболее крупный и имеет довольно сложное строение. Обслуживает главным образом органы зрения (глазки и фасеточные глаза). С этой функцией связаны оптические доли

протоцеребрума, которые выступают по бокам, их размер коррелирует с размером и функциональными свойствами фасеточных глаз. Иногда морфологически выделяются находящиеся впереди грибовидные тела, их размеры в значительной мере зависят от ассоциативных способностей насекомого. Наиболее хорошо они развиты у общественных насекомых, у которых грибовидные тела из-за больших размеров выступают из протоцеребрума бугорками.

Второй отдел – ***дейтоцеребрум*** – иннервирует антенны. Антеннальный нерв имеет два обособленных корешка – двигательный и чувствительный. В месте их отхода обычно имеется обонятельный бугорок (по одному на правой и левой половине дейтоцеребрума). У некоторых насекомых наблюдается обратная пропорция величины этих бугорков по отношению к зрительным долям протоцеребрума.

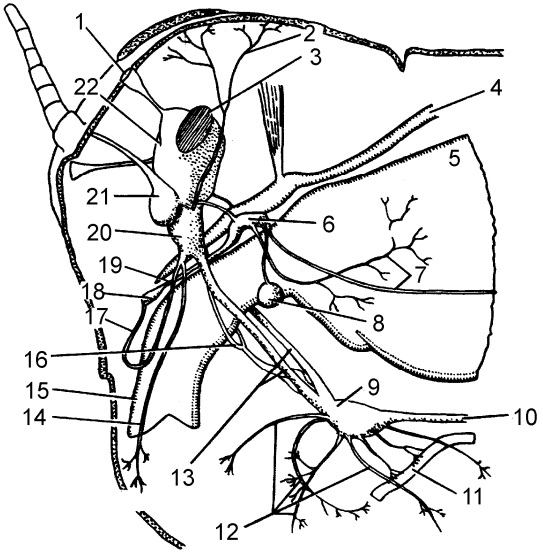


Рис. 40. Нервная ситема саранчи, вид сбоку (по Снодграссу, 1985):
1 – оцеллярная ножка; *2* – нерв иннервирующий покровы тела; *3* – оптическая доля; *4* – аорта; *5* – зоб; *6* – затылочный ганглий; *7* – стомотодеальные нервы; *8* – прилежащее тело; *9* – подглоточный ганглий; *10* – вентральная нервная цепочка; *11* – проток слюнной железы; *12* – нервы, иннервирующие ротовой аппарат; *13* – окологлоточные коннективы; *14* – нерв, иннервирующий лабрум; *15* – глотка; *16* – тритоцеребральная комиссура; *17* – фронтальная коннектива; *18* – фронтальный ганглий; *19* – возвратный нерв; *20* – тритоцеребрум; *21* –дейтоцеребрум; *22* – протоцеребрум

Третий отдел – ***тритоцеребрум*** – иннервирует верхнюю губу и мышцы уголков рта. Тритоцеребрум состоит из двух симметричных половинок, свисающих по бокам пищевода, под которым они обычно соединены поперечной комиссурой. От каждой доли тритоцеребрума отходят окологлоточные коннективы. Огибая пищевод, они сходятся под ним на подглоточном ганглии, от которого начинается вентральная нервная цепочка.

Подглоточный ганглий по происхождению является результатом полного слияния ганглиев трёх сегментов головы, он обслуживает ротовые конечности и слюнные железы. Начинающаяся от него вентральная нервная цепочка на каждой из двух продольных коннектив имеет по одному ганглию в каждом сегменте тела, так как каждая пара ганглиев обслуживает свой сегмент. У насекомых вентральные коннективы сближены, ганглии тесно соприкасаются, поэтому их комиссуры незаметны. В грудных сегментах ганглии заметно крупнее тех, которые находятся в брюшных сегментах. Количество грудных ганглиев должно соответствовать числу грудных сегментов, но в некоторых случаях их количество может уменьшаться за счёт слияния трёх или только двух ганглиев (рис. 41).

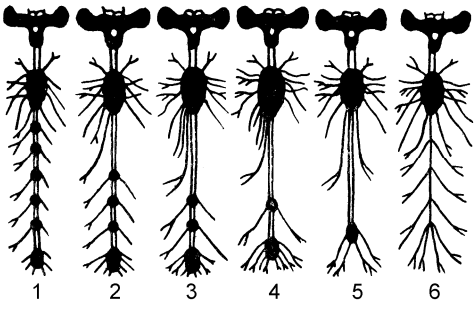


Рис. 41. Схема строения нервной цепочки у мух из разных семейств (по Брандту, 1879): *1* – слепни (Tabanidae); *2* – львинки (Stratiomyidae); *3* – шаровки (Cyrtidae); *4* – журчалки (Syrphidae); *5* – большеголовки (Conopidae); *6* – настоящие мухи (Muscidae)

Брюшных ганглиев даже в самом многочлениковом брюшке максимально 8–9, но обычно за счёт слияния их меньше. В классе насекомых периодически встречаются тенденции к уменьшению числа нервных ганглиев. Есть виды, у которых все брюшные и грудные ганглии сливаются в одну нервную массу, располагающуюся в груди. Следует отметить, что при частичном или полном слиянии ганглиев иннервация тела всё равно идёт посегментно (рис. 41).

Второй частью нервной системы насекомых является вегетативная нервная системы. Она обслуживает внутренние органы и состоит из трёх отделов (рис. 42).

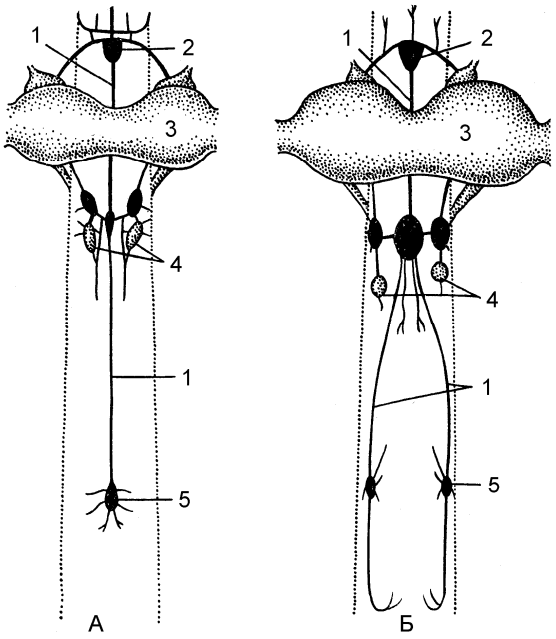


Рис. 42. Ротожелудочный отдел симпатической нервной системы (по Имсу, 1980):
А – с одним возвратным нервом и одним желудочным узлом; *Б* – с их удвоением.
1 – возвратный нерв; *2* – лобный ганглий; *3* – надглоточный узел;
4 – прилежащие тела; *5* – желудочный узел

1. ***Краниальный*** (черепной, головной, относящийся к голове) ***отдел*** вегетативной нервной системы представлен стоматогастрической системой. Она начинается от тритоцеребрума. От каждой его половинки отходит по коннективе; коннективы сходятся во фронтальном ганглии, лежащем над пищеводом впереди мозга. От него начинается возвратный нерв, который идёт над пищеводом, проходит под мозгом и позади него входит в затылочный ганглий. От затылочного ганглия может отходить 1 или 2 пищеводных нерва (у таракана – 1, у саранчовых – 2). Они заканчиваются вентрикулярным ганглием. Со стоматогастрической системой тесно связаны мозговые железы или *кардиальные тела (corpora cardiaca)* и

прилежащие тела (corpora allata). У некоторых клопов затылочный ганглий и мозговые железы сливаются в единое непарное образование.

Стоматогастрическая система иннервирует переднюю кишку и сердце. Мышцы внутренних органов тоже иннервируются этой системой, причём она регулирует ритм и амплитуду миогенных сокращений. Например, у саранчи перистальтические сокращения кишечника регулируются вентрикулярными ганглиями. Стоматогастрическая система связана со своими подопечными органами специальными латеральными нервами.

Кардиальные и прилежащие тела являются эндокринными органами. Они накапливают, производят и выделяют в гемолимфу гормоны, регулирующие деятельность внутренних органов, обмен веществ, поведение, развитие и размножение насекомых.

2. ***Туловищный отдел*** представлен непарным нервом. Он расположен между коннективами грудных и брюшных ганглиев. Непарный нерв считается аналогом симпатической нервной системы позвоночных. Его ответвления регулируют работу трахей и замыкательных аппаратов дыхалец. Считается, что непарный нерв оказывает регулирующее влияние и на скелетные (например, крыловые) мышцы, снижая их утомляемость. Высшим ассоциативным центром системы непарного нерва является тритоцеребрум.

3. ***Каудальный отдел*** представляет собой часть непарного нерва, который в последнем брюшном ганглии распадается на две ветви; последние иннервируют заднюю кишку и половые органы.

У всех насекомых ганглии и коннективы покрыты ганглионарной оболочкой, только у некоторых, например палочников и саранчовых, сверху имеется ещё *экстранейральная оболочка*, образованная клетками жирового тела. Оболочки надёжно изолируют нервную систему от прямого контакта с гемолимфой и в то же время обеспечивают снабжение нервной системы всеми необходимыми веществами.

Сама ганглионарная оболочка двухслойная. Наружный слой или *нейрилемма* состоит из небелкового вещества и большого количества белковых фибрилл. Главная задача первого слоя – защита центральной нервной системы от механических повреждений (рис. 43).

Под нейрилеммой находится клеточная оболочка – *перинейриум*. Клетки перинейриума регулируют транспорт ионов и молекул через нейрилемму, что обеспечивает постоянный химический состав внутренней ганглионарной жидкости, которая необходима для генерации потенциалов нервными клетками. Кроме этого, перинейриум берёт из гемолимфы питательные вещества, необходимые для поддержания жизни нервных

клеток. Клетки перинейриума являются клетками, обслуживающими ганглий целиком. Кроме них, каждый нейрон и его отростки обволакиваются особыми *глиальными клетками*, которые тоже участвуют в трофическом обслуживании центральной нервной системы. Глиальные клетки образуют так называемую *нейроглию*, она регулирует главным образом поступление необходимых ионов и молекул к нервным клеткам.

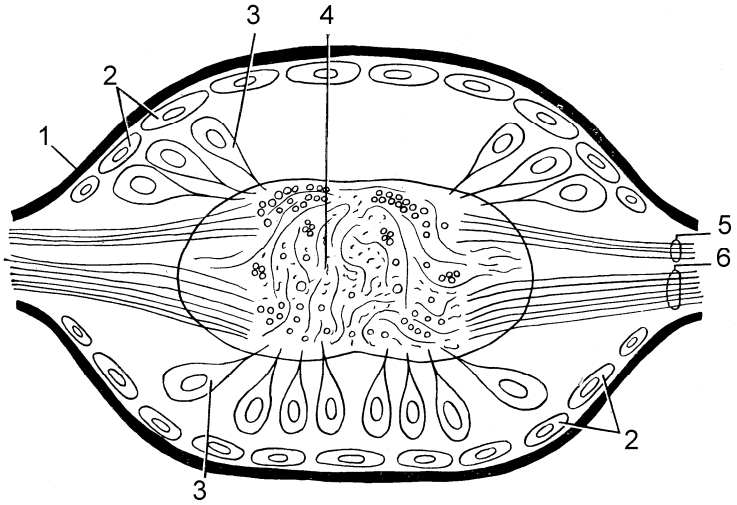


Рис. 43. Схема поперечного среза через ганглий насекомого (по Тыщенко, 1986):
1 – нейрилемма; *2* – перинейриум; *3* – нервные клетки; *4* – нейропиль;
5 – дорсальный корешок бокового нерва; *6* – вентральный корешок

Под ганглионарной оболочкой находится *корковый слой* ганглия, который слагается из тел нейронов и обслуживающих их обволакивающих и глиальных клеток.

Центральная часть ганглия не содержит тел нейронов, в ней находятся только отростки и разветвления нервных клеток – это нейропиль. В нём сосредоточены все синаптические контакты между нервными клетками (рис. 43, *4*; 44).

По такой схеме построены практически все ганглии брюшной нервной цепочки, но мозг и его отделы могут иметь более сложное строение, особенно это относится к первому отделу – протоцеребруму. В нём находится несколько ассоциативных центров, которые получают возбуждение из других отделов центральной нервной системы и от разнообразных рецепторов (рис. 45).

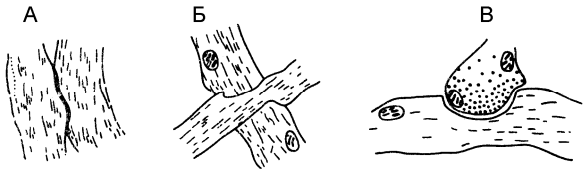


Рис. 44. Основные типы синаптических контактов в нейропиле насекомых (по Трулло-Ченосу, 1962): *А* – продольный контакт; *Б* – перекрёстный контакт; *В* – концевой контакт

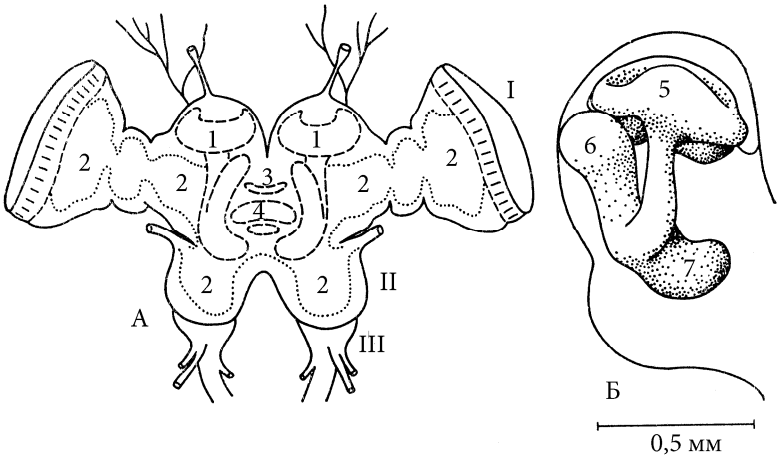


Рис. 45. Основные ассоциативные центры мозга саранчи *Gomphocerus rufus – А*; схема расположения грибовидного тела в мозге таракана *Periplaneta americana – Б* (по Мэйнарду, 1956; Хуберу, 1965): *I* – протоцеребрум; *II* – дейтоцеребрум; *III* – тритоцеребрум. *1* – грибовидное тело; *2* – нейропиль; *3* – протоцеребральный мост; *4* – центральное тело; *5* – чашечка грибовидного тела; *6* – α-лопасть ножки грибовидного тела; *7* – β-лопасть ножки грибовидного тела

Анатомически в *протоцеребруме* выделяется *центральное тело*, *протоцеребральный мост*, *грибовидные тела*. Центральное тело и протоцеребральный мост находятся в межцеребральной области мозга, т.е. практически в центре – в нейропиле. Они образованы группами нервных клеток с тесно переплетёнными отростками. Грибовидные тела расположены симметрично по обе стороны от средней линии и имеют сложное строение. У них выделяют расширенную верхнюю часть – *чашечку*. Она состоит из множества особых *глобулярных нейронов*. Их отростки образуют *ножку, или стебелёк*. Ножка на конце подразделяется на α-лопасть, на-

правленную вперёд, и β-лопасть, направленную назад. Как отмечалось ранее, размер и сложность грибовидных тел варьирует в зависимости от сложности поведения насекомого.

Количество глобулярных нейронов, входящих в состав грибовидного тела, достигает 300–400 тыс. у таракана, у комара *Culex pipiens* – 2110, у медоносной пчелы – 340 тыс. В то же время нейроглиальных клеток в грибовидных телах меньше, чем в корковом слое. Их в 10–50 раз, а иногда и более, меньше, чем нейронов.

Оптические доли протоцеребрума также неоднородны, в них выделяют три ассоциативных центра (I, II и III), которые часто называют оптическими ганглиями. В них осуществляются последовательные синаптические переключения, т.е. перенос информации от омматидиев в другие участки центральной нервной системы.

В межцеребральной области много нейросекреторных клеток, которые участвуют в регуляции поведения, развития, метаморфоза, диапаузы и т.д.

Если протоцеребрум состоит главным образом из ассоциативных нейронов и отростков чувствительных клеток, в то время как двигательных нейронов очень мало, то в дейтоцеребруме их находится значительно больше, но они обслуживают исключительно мускулатуру антенн. Чувствительные центры этого отдела мозга получают аксоны от чувствительных рецепторных нейронов, которые расположены в члениках антенн. Их отростки образуют контакты с концевыми разветвлениями ассоциативных нейронов, составляющих собственно чувствительный центр дейтоцеребрума.

Тритоцеребрум является наиболее простым по своей организации. Количество нейронов относительно небольшое, среди них имеются мотонейроны, ассоциативные и нейросекреторные нейроны. Двигательные нейроны посылают свои аксоны к верхней губе, мышцам уголков рта. Тритоцеребрум связан с вегетативной нервной системой и является её высшим центром.

Функции головных ганглиев насекомых

В голове насекомого, как, впрочем, и у всех членистоногих, расположено два нервных центра – мозг и подглоточный ганглий. Головные ганглии, во-первых, обслуживают придатки головы, т.е. выступают в роли первичных рефлекторных центров; во-вторых, выполняют функции вторичных рефлекторных центров. Это выражается в их способности затормаживать или возбуждать сегментарные рефлексы, а также согласовывать деятельность отдельных мышц во время сложных двигательных ак-

тов. При этом учитывается, что мышцы насекомого находятся всегда в тонусе, т.е. тоническом напряжении, на фоне которого совершаются двигательные акты.

Тонус устанавливается каждым ганглием брюшной нервной цепочки, но под контролем мозга и особенно – его протоцеребрального отдела. Поэтому разрушение только продольной половины головного мозга вызывает расслабление мышц в соответствующей половине тела, а расслабление головного мозга целиком – общее ослабление мышечного тонуса. Локомоторная активность насекомого находится под влиянием двух систем головных ганглиев – тормозящей и возбуждающей.

Тормозящая система находится в протоцеребруме, она состоит, вероятно, из нейронов, расположенных в чашечках грибовидных тел. Причём они могут оказывать друг на друга влияние (рис. 45, *1*). Удаление этих участков ведёт к повышению активности.

Там же, вероятно, расположены и другие тормозящие нейроны, угнетающие и другие рефлексы, которые осуществляются грудными и брюшными ганглиями. Так, у сверчков в чашечках грибовидных тел найдены нейроны, тормозящие деятельность звуковоспроизводящего аппарата, но зато в ножке грибовидного тела есть нейроны, вызывающие его возбуждение.

Возбуждающая система. Её местоположение в мозге трудно выделить, т.е. она является неспецифической и охватывает несколько участков мозга, один из которых находится в подглоточном ганглии, а другие – в надглоточном.

В мозге неспецифические возбуждающие нейроны, по некоторым данным, расположены в центральном теле протоцеребрума, так как после его разрушения локомоторные акты подавляются. Раздражение центрального тела, наоборот, повышает их активность.

Механизм взаимовлияния этих двух центров не совсем понятен, но ясно, что поведение насекомого регулируется на основе строго сбалансированного соотношения сигналов, поступающих в грудные ганглии от центрального тела и шляпок грибовидных тел.

В тритоцеребруме у саранчовых обнаружен источник возбуждающих сигналов, который передаёт возбуждение через непарный нерв на крыловой нервно-мышечный прибор.

Обе системы тесно связаны, например подглоточный ганглий возбуждает двигательную активность, но сам тормозится протоцеребрумом (рис. 46). Так, удаление мозга целиком вызывает увеличение подвижности насекомого.

Ещё одна из функций мозга – *контроль периодов активности и покоя*, т.е. внутренних эндогенных околосуточных изменений двигательной ак-

тивности, которые не исчезают даже при круглосуточном освещении или темноте.

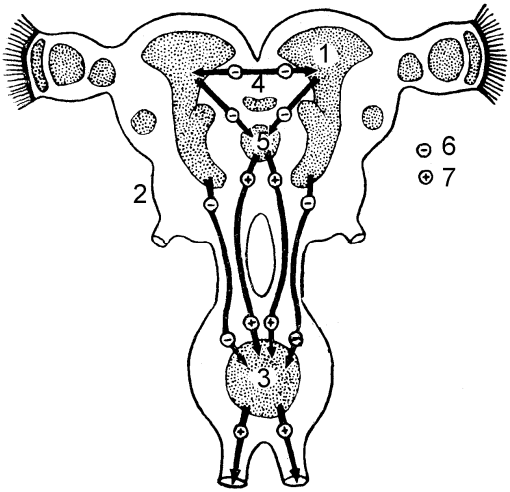


Рис. 46. Схема тормозящих и возбуждающих влияний головных ганглиев на подвижность насекомых (по Huber, 1965):
1 – грибовидное тело; *2* – мозг; *3* – подглоточный ганглий; *4* – протоцеребральный мост; *5* – центральное тело; *6* – тормозящие влияния; *7* – возбуждающие влияния

Эти ритмы исчезают только при нарушении проводимости окологлоточных коннектив или связи подглоточного нервного узла с грудными ганглиями, при удалении надглоточного узла или его продольной разрезке.

Центры контроля, находящиеся в протоцеребруме, вероятно, располагаются близко к поверхности, справа и слева от средней линии между грибовидными телами. Именно здесь найдены нейроны, ритм частоты импульсов которых меняется в зависимости от времени суток.

Мозг является также высшим анализатором при оценке наиболее важных, воздействующих на тело насекомого раздражителей, которые он получает от многих рецепторов, расположенных на голове, груди, брюшке, связанных напрямую с ним. Это и анализ звуковых, ультразвуковых сигналов, а также некоторых инстинктивных действий, например пищевое поведение, и более сложных, связанных с размножением. Способность к обучению зависит от мозга так же, как и обобщение зрительных образов.

Функции грудных ганглиев

Грудные ганглии обслуживают главным образом органы движения, находящиеся на груди. В каждом грудном ганглии залпы импульсов зарождаются и посылаются особыми *пейсмекерными* нейронами, которые их генерируют через определённые промежутки времени. Так создается определённая картина сокращения мышц, например при ходьбе. У тараканов определённо выявлено, что пейсмекерный нейрон связан синапсами с двумя мотонейронами, обслуживающими мышцы коксы леваторного типа. Мотонейроны как бы повторяют залп пейсмекерного нейрона, вызывая сокращение мышц, которые обеспечивают поднятие и вынос ноги вперёд. Третий мотонейрон, который обслуживает мышцу депрессорного типа, вызывает её сокращение и опускание ноги на субстрат. Залпы импульсов третьего мотонейрона находятся в противофазе с залпами импульсов первых двух мотонейронов, к тому же он обладает спонтанной активностью. Пейсмекерные нейроны довольно самостоятельные и мало зависят от чувствительных путей, входящих в ганглий, но бег в какой-то мере регулируется, так как сильно зависит от внешних условий. При этом неровности рельефа, сопротивление воздуха (ветер), силы инерции ведут к изменениям углов действия мышечной тяги. Вся собираемая рецепторной системой информация обрабатывается, корректирует возбуждение мотонейронов и в то же время практически не влияет на пейсмекерные нейроны. На них влияют команды, приходящие в виде импульсов из мозга и последнего брюшного ганглия. Мозг обычно оказывает тормозящее действие, а последний брюшной ганглий действует наоборот, так как струя воздуха, обдувая церки, вызывает бег у таракана, особенно сильно она влияет на обезглавленное насекомое.

Нервная регуляция полёта

Запуск полёта у некоторых насекомых, а вероятно и у многих, вызывается отрывом ног от субстрата, т.е. так называемым рефлексом Френкеля. Зато поддержание полёта обеспечивается раздражением нескольких рецепторных участков тела насекомого, одни из которых расположены на голове, а другие – у основания крыльев.

Ритм колебания крыльев в полёте определяется грудными ганглиями. Здесь тоже есть «водители» ритма, это мотонейроны, обладающие пейсмекерными свойствами; они обслуживают крыловые мышцы. Их довольно много, но вне полёта они работают асинхронно. При запуске полёта они начинают работать как единая система с общей доминантной частотой.

В.Л. Свидерский считал, что полёт иннервируется несколько иначе. Он предполагал, что в грудных ганглиях есть особые интернейроны, которые возбуждаются после раздражения рецепторов, запускающих полёт, и генерируют импульсы в собственном ритме, соответствующем ритму колебания крыльев во время полёта. Учёный отводил им роль пейсмекерных клеток, чьи импульсы воспроизводятся мотонейронами.

Во время полёта осуществляется сенсорный контроль, который обеспечивает маневрирование. В это вовлечены органы зрения, рецепторы, расположенные на антеннах, а у двукрылых – на жужжальцах.

Функции брюшных ганглиев

Брюшной отдел нервной цепочки имеет разное число ганглиев. Если их число почти соответствует числу сегментов, то каждый ганглий обслуживает только один сегмент, в котором он лежит, если ганглиев меньше, чем сегментов, то несколько сегментов, находящихся около него. Брюшной ганглий выступает в роли первичного рефлекторного центра по отношению к иннервируемому сегменту. Он управляет работой мышц и придатков, находящихся в зоне его действия. Но в целостной нервной системе деятельность брюшных ганглиев подчинена вторичным рефлекторным центрам, т.е. подглоточному ганглию и мозгу. Без них брюшные ганглии способны к ограниченному числу безусловно-рефлекторных реакций, охватывающих только несколько ганглиев, например выпуск жала, откладка яиц. Если у насекомого есть сложные ритмические реакции, то в брюшных ганглиях имеются пейсмекерные нейроны, но запускаются они командными импульсами мозга, специфическим раздражением рецепторов или гормонами. Например, движение копулятивных придатков таракана запускается гормоном из corpora cardiaca.

Строение и функциональная классификация нервных клеток

Основной рабочий элемент нервной системы представляет собой нервную клетку, или нейрон. Нейрон имеет типичное строение (рис. 47): тело, отростки, в зависимости от типа – главное мозговое ответвление, к которому подходят дендриты и отходят колатеральная ветвь аксона, образующая концевые разветвления.

Ультратонкое строение нейрона насекомых несколько отличается от такового позвоночных. В нейронах насекомого рибосомы чаще обособлены от эндоплазматической сети и реже связаны с нею в виде тельца

Ниссля. Аппарат Гольджи служит, вероятно, для синтеза не только физиологически активных соединений, но и нейросекреторных продуктов. Нейрофибриллы нейронов насекомых образуют более редкую сеть перекрещивающихся волокон, чем в нейронах позвоночных, но так же, как и у позвоночных, проникают в виде параллельных нитей в отростки тела.

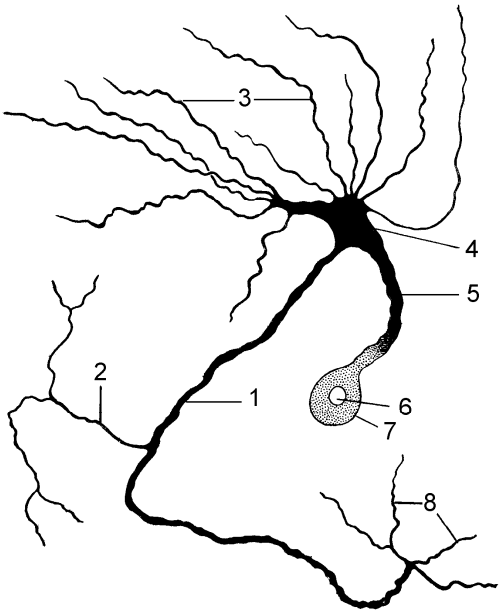


Рис. 47. Типичный нейрон насекомого (по Тыщенко, 1977):
1 – аксон; *2* – коллатеральная ветвь аксона; *3* – дендриты;
4 – главное мозговое разветвление; *5* – клеточный отросток;
6 – ядро; *7* – тело нейрона; *8* – концевые разветвления аксона

Большинство нейронов насекомых униполярны, т.е. имеют один отросток. Больше всего таких нейронов находится в центральной нервной системе. У них дендриты короткие, так как идущие по ним импульсы затухают, а по аксону – нет. В главном мозговом разветвлении идёт суммация сигналов от дендритов и вырабатывается импульс для аксона.

Биполярные нейроны часто являются периферическими. Они имеют короткий дендрит и длинный аксон, отходящий от тела. Распространяющееся по аксону возбуждение, вероятно, возникает в основании дендрита.

Мультиполярный нейрон имеет один аксон и несколько дендритов. Импульсы, идущие по аксону, возникают у его основания.

Периферические чувствительные нейроны бывают уни-, би- и мультиполярными. Их тела находятся на периферии и связаны с рецепторами. Их аксоны исполняют роль чувствительных нервных волокон и входят в ганглии в составе периферических нервов. Они осуществляют центростремительную передачу возбуждения.

Двигательные нейроны (мотонейроны) униполярны. Их тела находятся в ганглиях центральной нервной системы, а двигательные нервные волокна (аксоны) уходят в мышцы, органы свечения, железы и т.д. Возбуждение, бегущее по ним, не затухает. Чувствительные и двигательные волокна часто объединяются в одном смешанном нерве. В этом случае чувствительные аксоны располагаются в вентральной области нерва, а двигательные, наоборот, в дорсальной. Двигательных аксонов обычно меньше, чем чувствительных, в 10 и более раз, но первые толще (1–5 мкм), а вторые тоньше (около 0,5 мкм).

Особо следует отметить, что некоторые ассоциативные волокна имеют большую длину и проходят сквозь несколько ганглиев центральной нервной системы. Они довольно толстые, их обычно называют гигантскими аксонами. Известны гигантские аксоны, связывающие подглоточный ганглий с последним брюшным. По ним возбуждение распространяется в обе стороны от места раздражения. По-видимому, гигантские аксоны имеют сложное происхождение, и в их образовании, вероятно, принимают участие несколько клеток. Они часто связаны через синапсы с чувствительными волокнами. Гигантские аксоны позволяют очень быстро проводить возбуждение. Системы гигантских аксонов встречаются в разных систематических группах животных, но чаще у животных, имеющих нервную систему, построенную по типу нервной цепочки, т.е. у кольчатых червей и членистоногих, хотя встречаются и у животных, имеющих разбросанную-узловую нервную систему.

Работа нервной системы осуществляется по принципу нервной дуги, и для её функционирования используется несколько типов нервных клеток. Эти нейроны могут образовывать простую рефлекторную дугу, т.е. двухнейронную. У насекомых часто между чувствительными и двигательными нейронами помещаются ассоциативные вставочные нейроны, которые размещаются в ганглиях (рис. 48).

Если вставочный нейрон один, то нервная дуга называется трёхнейронной, если их больше – то полинейронной (полисинаптической).

Изредка у насекомых встречаются поливалентные нейроны, которые выполняют ассоциативную и двигательную функции. Они имеют два

аксона, один из которых идёт к мышцам, а другой контактирует с двигательными или ассоциативными волокнами.

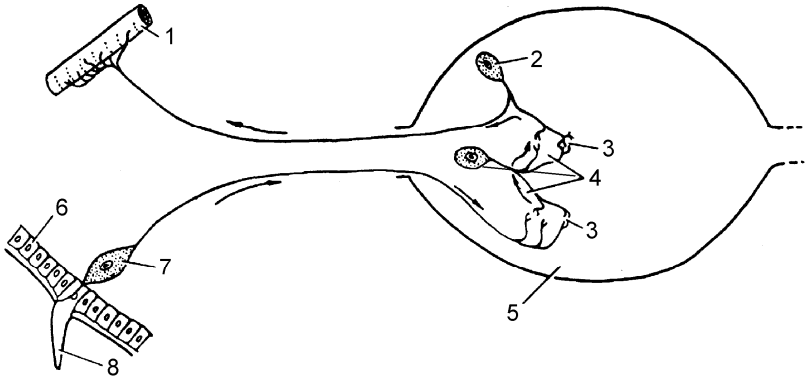


Рис. 48. Схема простой рефлекторной дуги, включающей чувствительный, ассоциативный и двигательный нейроны. Направление передачи импульса показано стрелками (по Wigglesworth, 1985): *1* – мышца; *2* – двигательный нейрон; *3* – синапс; *4* – промежуточный нейрон; *5* – ганглий; *6* – гиподерма; *7* – чувствительный нейрон; *8* – рецепторная клетка

Таким образом, передние ганглии у эволюционно вышестоящих (за редким исключением) беспозвоночных развиты лучше других. Это связано в первую очередь с тем, что в передней части тела находится бóльшая или значительная доля сенсорных органов периферической нервной системы, которые особенно сложны и многообразны у насекомых. В головном мозге происходит обработка информации, посылаемой от органов чувств, и выдача соответствующих команд органам напрямую или через другие ганглии центральной нервной системы. Можно сказать, что это *первая функция мозга.*

Вторая функция – обеспечение нервного контроля *пищедобывающего* поведения.

Третья функция – главный контроль рефлексов и активности низших уровней центральной нервной системы.

Четвёртая – контроль и управление общим уровнем возбуждения, т.е. чувствительность к различным специфическим сигналам (пища, свет), и уровнем подвижности, т.е. моторными центрами.

Пятая функция проявляется у высокоорганизованных животных; у них передние ганглии играют ключевую роль в организации высших

нервных функций (в том числе памяти) и высокоразвитых форм поведения.

Передача возбуждения в центральной нервной системе беспозвоночных

Передача возбуждения в центральной нервной системе беспозвоночных может осуществляться с помощью медиаторов или электрических сил. Последний способ у ракообразных и насекомых существует в виде нескольких основных форм. Наиболее часто встречаются двусторонняя и односторонняя связь между нейронами.

1. ***Двусторонняя***, или ***электротоническая***, связь между нейронами. Обычно такая связь имеется между гигантскими нейронами и гигантскими аксонами.

Так, у пиявок в каждом ганглии брюшной нервной цепочки есть по паре близко лежащих гигантских нейронов, и введенный в один из них электрический импульс вызывает в другом нейроне импульс, значение амплитуды которого меньше на 20–50%. Возникновение потенциала действия в одном нейроне вызывает появление таких же импульсов в другом, так как между этими нейронами очень маленькое расстояние и электрическое сопротивление.

Низкоомные связи имеются в ряде других контактов, например, между поперечными ветвями боковых гигантских аксонов у речного рака и дождевого червя. Следует отметить, что в гигантских волокнах (аксонах) дождевого червя имеются межсегментарные перегородки, но они не являются препятствием для быстрого проведения возбуждения, так как тоже обладают низкоомным сопротивлением. Не все гигантские аксоны имеют электротонические связи. Так, у медиальных гигантских аксонов речного рака нет взаимодействия между собой.

В букоральных ганглиях головоногого моллюска *Navanax* имеется группа приблизительно из 10 нейронов, между которыми имеется электрическая связь, но у них, вероятно, идёт взаимная передача только импульсов постоянного тока, так как высокочастотные импульсы гасятся и не передаются.

Обычные по размерам пейсмекерные нейроны сердечного ганглия ракообразных тоже имеют двустороннюю (электротоническую) связь, но она высокочастотная и идёт не через тело клетки, а через дендриты.

Электрическая связь между нейронами осуществляется посредством ряда щелевидных контактов тел нейронов, расположенных на расстоянии друг от друга не более 50–70 Å, или же через электрические синапсы.

2. ***Одностороннее проведение***, или ***поляризованная электрическая передача***. Такое проведение имеет большинство электрических синапсов. Известно, что латеральные гигантские волокна и мотонейрон у речного рака имеют только одностороннее проведение сигнала, в обратном направлении связи нет. В таких случаях синаптическая мембрана действует как выпрямитель. Но это правило действует только для нормального деполяризующего импульса, он проходит с пресинаптического на постсинаптическое волокно. Гиперполяризующий импульс, что в естественных условиях бывает крайне редко, может проходить, но при этом его значение падает в 50 раз. Обычно эта связь имеется между сенсорным нейроном и мотонейроном.

Этот способ проведения характеризуется очень *малой латентностью* при передаче информации между нейронами смежных ганглиев. У них деполяризующий сигнал проходит в любом направлении, т.е. как в первом типе, а гиперполяризующий не проходит совсем.

Например, в ганглиях каждого сегмента пиявки есть 3 типа электрических синапсов, два из которых описаны выше, а 3-й тип обслуживает кожную чувствительность. Лёгкое прикосновение к коже мгновенно распространяется сразу на 12 сенсорных нейронов этого ганглия и на три сенсорных нейрона смежных ганглиев.

Следует отметить, что электрическая передача между нейронами характерна для тех случаев, когда особенно важна скорость или синхронность ответа. Она обычно имеет почти в 10 раз меньший латентный период по сравнению с химической передачей.

Химические синапсы

В центральной нервной системе у беспозвоночных химических синапсов большинство (рис. 49). Все химические синапсы имеют следующие свойства.

1. Синаптическая задержка составляет не менее 0,5 мс.

2. Отсутствует значительный электрический ток от пресинаптического элемента к постсинаптическому.

3. Постсинаптический потенциал может быть двух типов. Если он деполяризующий, то возникает *возбуждающий постсинаптический потенциал* (ВПСП), если гиперполяризующий, то *тормозящий постсинаптический потенциал* (ТПСП).

4. Проводимость постсинаптической мембраны химических синапсов увеличивается при передаче медиатора по сравнению с состоянием покоя.

5. В пресинаптическом окончании присутствуют синаптические пузырьки, а для постсинаптической мембраны характерно специфическое окрашивание.

6. Высвобождение медиатора блокируется высокой концентрацией Mg^{++} и низкой концентрацией Ca^{++}.

Одним из важнейших и широко распространённых в царстве животных медиатором является ацетилхолин (АХ). Он имеет аммонийную часть, несущую положительный заряд, и ацетильную. В ацетильной части есть карбонильная группа, заряженная отрицательно. То есть молекула АХ представляет собой электрический диполь. АХ синтезируется из ацетил-КоА и холина при участии холинацетилазы. В постсинаптическом волокне он разлагается на холин и уксусную кислоту под действием ацетилхолинэстеразы (АХЭ).

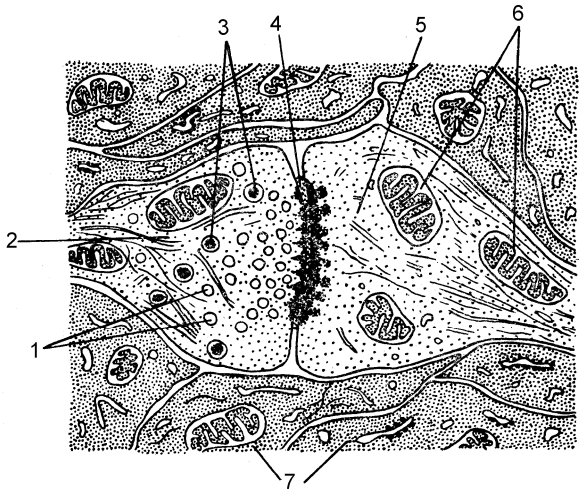


Рис.49. Схема химического центрального синапса (по Заварзину, 1976):
1 – агранулярные синаптические пузырьки; *2* – пресинаптическое нервное волокно (аксон); *3* – гранулярные синаптические пузырьки; *4* – синаптическая щель; *5* – постсинаптическое нервное волокно (дендрит); *6* – митохондрии; *7* – нейроглия

Действие АХ обычно состоит в повышении проницаемости постсинаптической мембраны для Na^+ и K^+, причём проницаемость для них меняется в разной степени. В некоторых нейронах моллюсков АХ влияет и на проницаемость для Cl^-.

Определить наличие АХ в нервной системе трудно, иногда о его наличии судят по гистохимическим реакциям, выявляющими наличие АХЭ. С помощью такой реакции выявлено наличие АХЭ в нервной системе планарии (класс Турбеллярии). Иногда о наличии АХ судят по чувствительности к привнесённому АХ. Обычно это хорошо проявляется на нервно-мышечной системе. По нервной системе судить сложнее.

Большие концентрации АХ удаётся обнаруживать непосредственно в нервной системе. Так, в радиальных нервах морской звезды концентрация АХ достигает 60 мкг/г сырого веса. Высоким содержанием АХ отличаются ганглии мозга головоногих моллюсков. В зрительных долях кальмара содержание АХ может достигать 2 090 нМ/г, а в коре больших полушарий морской свинки – всего 13 нМ/г. Несмотря на большое количество АХ в ряде ганглиев головоногих, его функциональная роль неясна. В ряде случаев в их нервной системе выявляются другие медиаторы, например в гигантских синапсах звёздчатого ганглия химическая формула медиатора не определена. Зато у двустворчатых и брюхоногих моллюсков тормозные экстракардиальные нервы относятся к числу холинэргических. Установлено, что нервы, идущие к слюнным железам осьминога рода *Octopus*, выделяют АХ.

Данные экспериментов говорят как за, так и против заметной роли АХ членистоногих в синаптических передачах нервной системы. Так, центральная нервная система речного рака, омаров, крабов содержит значительное количество АХ и имеет высокую активность АХЭ и холинэстеразы, но АХ даже в очень высоких концентрациях (10^{-3} г/мл) и даже после блокады АХЭ не действует на синапсы ракообразных. У них возбуждающим агентом является *глутамат*, по-видимому, так же, как и в нервно-мышечной передаче.

У некоторых насекомых обнаружена большая концентрация АХ и высокая активность АХЭ, например в нервной системе мух рода *Calliphora*; их голова, включая мозг, содержит 37,2 мкг/г сырого веса АХ.

У тараканов рода *Periplaneta* в головном мозге (надглоточный и подглоточный ганглии) концентрация АХ составляет 135, а в грудных ганглиях – 95 мкг/г сырого веса. Некоторые нейроны этих ганглиев проявляют высокую чувствительность к локальному действию АХ.

Таким образом, можно отметить, что роль ацетилхолина у беспозвоночных в ряде случаев по сравнению с позвоночными, если не в большинстве, меньшая. Возможно, АХ является медиатором в периферических нервах некоторых моллюсков, сипункулид, вероятно, и аннелид.

В то же время АХ является медиатором торможения в сердце у большинства моллюсков. Возможно, он исполняет роль медиатора возбуждения в

некоторых центральных синапсах насекомых. В других случаях он выполняет иные функции, возможно, что и трофические.

Вторая группа медиаторов нервной системы называется общим термином *моноамины*, по-видимому, из-за их химического состава. Моноамины представлены двумя группами веществ, каждая из которых состоит из нескольких веществ.

Первая группа представляет собой *катехоламины*, являющиеся производными *катехола* (1,2-диоксибензола) с алифатической цепью, включающей аминогруппу. Наиболее важными из катехоламинов являются *дофамин*, *норадреналин* (НА), *адреналин* (А). Моноаминэргические катехоламины образуются из тирозина по схеме: тирозин → деоксифенилаланин (ДОФА) → дофамин → норадреналин → адреналин.

Из названных трёх медиаторов катехоламиновой группы методом флюоресценции и прямым анализом установлено, что в нервной системе дождевого червя содержится 1,4 мкг адреналина и 0,32 мкг норадреналина на 1 г сырого веса. У личинок мучного хруща есть НА в количестве 1–2 мкг/г сырого веса.

В нервной системе, обслуживающей светящийся орган жука-светляка, в аксонах выделяется в качестве медиатора НА. Нервная система морских ежей и звёзд содержит дофамин в концентрации от 3 до 8 мкг/г и норадреналин, но в более низких концентрациях.

Дофамин является важным медиатором нервной системы моллюсков. Он обнаружен в нервной системе головоногих родов *Eledone, Octopus, Sepia*; кроме него, там содержится и норадреналин. Этих медиаторов больше всего в зрительных долях и передней буккоральной доле. В ганглиях двустворчатого моллюска рода *Spisula* содержится 40–50 мкг/г дофамина и 5–6 мкг/г норадреналина.

У пресноводных двустворчатых в висцеральном ганглии в большом количестве имеется дофамин, а в педальном – медиатор из другой группы – серотонин. В церебральном ганглии присутствуют оба этих медиатора. В некоторых органах чувств (статоцист) также обнаружены катехоламины, которые пока не дифференцированы.

У некоторых брюхоногих моллюсков (*Helis*) дофамин является тормозным медиатором в системе мантийного нерва.

Вторая группа медиаторов называется индолилалкиламины. Наиболее часто у беспозвоночных этой группы встречается 5-окситрип-тамин (5-ОТ) или серотонин (5-гидрокситриптамин).

Серотонин образуется по следующей схеме: триптофан → 5-окситриптофан → серотонин.

Функционирование серотонина в качестве медиатора наиболее чётко выявлено у моллюсков. О двух случаях мы упоминали выше. Нервная система многих моллюсков содержит 5-ОТ, или серотонин, и соответствующие ферменты для его синтеза и расщепления. Доказано его высвобождение при раздражении стимулирующих экстракардиальных нервов у двухстворчатых. Кроме этого, он, по-видимому, является медиатором, вызывающим расслабление мышцы ретрактора биссуса и других подобных мышц.

Определено содержание 5-ОТ (серотонин) у беззубок (*Anodonta*), у которых церебральный ганглий содержит 72,5 мкг/г сырого веса, висцеральный – 43,5, педальный – 66,5, мышцы аддуктора – 0,3; в сердце его нет. Концентрация серотонина меняется в зависимости от локомоторных ритмов *Anodonta*. У двустворчатых рода *Tapes* иннервация прямой кишки носит сложный характер, влияние нервной системы осуществляется через периферическое сплетение, вероятно, здесь тормозной эффект оказывает АХ, а возбуждающий – 5-ОТ. У моллюска рода *Mercenaria* в сердце 5-ОТ является возбуждающим медиатором, а АХ – тормозным.

5-ОТ есть у разных видов головоногих, особенно много его содержится в нижней буккаральной и оптических долях центральной нервной системы. В подглоточном ганглии и ганглиях брюшной нервной цепочки у пиявок выявлены вставочные нейроны и мотонейроны, содержащие 5-ОТ, а нейроны, содержащие медиаторы катехоламиновой группы, сосредоточены в большинстве случаев в головных ганглиях. Моторные нейроны брюшной нервной цепочки дождевого червя тоже, вероятно, используют в качестве медиатора серотонин.

В мозге мечехвоста *Limulus* есть нейроны, содержащие 5-ОТ, но есть и нейроны с НА, при этом концентрация 5-ОТ в нервной цепочке у них составляет 10 мкг/г.

Аминокислоты могут играть роль медиаторов, это доказано для трёх из них:

1. Глутаминовая кислота (ГЛК).
2. γ-аминомасляная кислота (ГАМК).
3. Глицин (ГЛ).

Медиаторная роль ГЛ доказана для спинного мозга позвоночных, а для беспозвоночных известно, что он участвует в нервно-мышечной передаче возбуждения у саранчи и брюхоногих. Также ГЛ выявлен в гигантских аксонах кальмара.

В нервно-мышечных синапсах ракообразных и насекомых ГАМК является тормозным медиатором, а ГЛК – возбуждающим, особенно активен её *L*-изомер. Такое же действие ГЛК имеет в синапсах гигантского аксона кальмара. В ганглиях улитки ГЛК имеется в концентрации 5×10^{-7} мкг/г,

при этом нейроны, которые используют ГЛК в качестве возбуждающего медиатора, отличаются от возбуждаемых АХ. У улиток рода *Helis* ГЛК участвует в нервно-мышечной передаче возбуждения.

Управление локомоцией у беспозвоночных

При движении у животных обычно задействованы центральная и периферическая нервные системы, которые обеспечивают согласованное сокращение и расслабление мышц, участвующих в движении. Самая простая нервная система в виде нервной сети практически полностью участвует в согласованных двигательных актах. Колониальные кишечнополостные способны к координации двигательной активности не только на уровне отдельных полипов, но и всей колонии за счёт деятельности общеколониальной нервной системы, которая существует наряду с индивидуальной нервной системой в каждом полипе. Например, раздражение отдельного полипа у морских перьев может привести к сокращению всей колонии и втягиванию её в грунт. Степень развитости общей нервной сети различается у разных видов, и скорость проведения возбуждения может составлять от нескольких до 60 см/с (колония *Virgularia mirabilis*).

В основе некоторых поведенческих актов пресноводной гидры лежит способность её тела периодически сокращаться. Для этого генерируются потенциалы в области гипостома, где находится пейсмекерный механизм, ритм работы которого зависит от абиотических факторов.

Элементы централизации нервных элементов наблюдаются у сцифоидных медуз, при этом ритм плавательных движений медуз создаётся органами, выполняющими ещё и функции пейсмекера. Ведущего пейсмекера нет, любой из них может задать ритм сокращений колокола, но они работают довольно согласованно, создавая один ритм сокращений. При этом ритм может меняться под воздействием механического, светового и температурного факторов.

Круглые черви. Нематоды обычно имеют 6 нервных стволов, из которых наиболее развиты брюшной и спинной. У аскарид отростки мышечных клеток связаны с главными брюшным и спинным нервными стволами и обеспечивают локомоторную активность животного.

Потенциалы действия соматической мускулатуры, ответственные за двигательную активность мышц, генерируются у аскариды *Ascaris lumbricoides* в мышечных клетках, т.е. сократительная деятельность мышц имеет миогенную природу. Амплитуда и длительность спонтанных потенциалов, возникающих на фоне медленной волны деполяризации, нестабильны и их частота варьирует от 1,5 до 7 импульсов в секунду. Эта

спонтанная активность мышечных клеток является, по-видимому, результатом низкого (близкого к пороговой величине спайков) мембранного потенциала покоя и низкой аккомодационной способностью самой мембраны. Однако величина мембранного потенциала и, как следствие, частота спайковых разрядов регулируются возбуждающими и тормозными нервными волокнами. То есть роль нервной системы в обеспечении простейшего поступательного движения аскариды заключается в регуляции скорости сократительных реакций спинных и брюшных мышечных лент.

Олигохеты. Кольчатые черви наряду с центральной нервной системой имеют субэпителиальное нервное сплетение, расположенное кнаружи от кольцевых мышц, также имеется и межмышечное сплетение. Нервы, идущие от ганглиев брюшной нервной цепочки, связаны с этими сплетениями.

Перистальтическое сокращение является основой поступательного движения малощетинковых червей и обитающих в илистом грунте, многощетинковых. Оно обеспечивается поочерёдным и определённым образом координированным сокращением продольных и кольцевых мышц стенок тела. Важная роль принадлежит и целомической жидкости, которая придаёт упругость телу.

В продольной мускулатуре во время перистальтических движений обнаруживаются вспышки импульсации на протяжении в среднем 6–8 с. Интервалы между ними составляют 5–20 с, а волна сокращений распространяется со скоростью 25 мм/с.

Удаление брюшной нервной цепочки не приводит к устранению ритмической активности мышц, но внешний источник их активности иной по сравнению с аскаридами. Периферийный механизм, ответственный за генерацию ритмической активности соматической мускулатуры, основан на возможности передачи импульсов с чувствительных нервных элементов на двигательные, т.е. он является нейрогенным и блокируется новокаином, кокаином, дикаином.

Существует три основных возможности передачи нервного импульса с чувствительного элемента на двигательные без участия ганглиев центральной нервной системы:

1. Переход возбуждения с чувствительных путей на двигательные внутри кольцевых нервов, так как чувствительные и двигательные аксоны у большинства этих животных немиелинизированы.

2. Переход между чувствительными и двигательными аксонами внутри кольцевых нервов через, возможно, существующие специализированные синапсы.

3. Опосредованая передача через нервные клетки, не вошедшие в состав ганглиев брюшной нервной цепочки и участвующие в образовании периферических нервных сплетений.

Центральная нервная система олигохет оказывает регулирующее влияние на перистальтическую активность, т.е. управляет ею. Она участвует в межсегментарной координации активности тела животного, возможно, за счёт каких-то центральных пейсмекерных механизмов, что часто встречается у беспозвоночных в процессах управления локомоцией.

Полихеты имеют более сложную центральную нервную систему, так как у них добавляются парподиальные ганглии. У свободноживущих полихет имеется два типа движений.

1. Плавание без участия параподий за счёт ритмических изгибаний стенок тела. Удаление брюшной нервной цепочки у полихет вызывает полное прекращение ритмической активности мышечного аппарата стенок тела, т.е. они, в отличие от олигохет, имеют центральное происхождение этой активности. Периферические чувствительные нервные элементы не способны самостоятельно запускать или подавлять активность соматической мускулатуры стенки тела. Их влияние на мышечную деятельность опосредовано через нейроны центральной нервной системы, осуществляющие пусковое действие.

2. Движение по субстрату с использованием параподий, которые способны выполнять до 30 движений в минуту. Начинаются движения параподий от анального конца и перемещаются вперёд со скоростью 3–10 сегм./с. Источник генерации ритма «бега» у полихет находится в центральной нервной системе, причём центры продуцируют всю последовательность движений параподий, сочетаемую с волнообразными сокращениями продольных мышц стенки тела.

В брюшной нервной цепочке полихеты *Harmothoe imbricata* существует целая иерархия пейсмекеров, локализованных по одному в каждой половине соответствующего сегментарного ганглия. Во время прямолинейного движения полихеты пейсмекеры двух сторон функционируют взаимосогласованно (реципрокно), нарушая согласованность при поворотах и ускорении. Пейсмекеры хвостовых сегментов, вероятно, имеют более высокую частоту и в норме тормозятся передними частями брюшной нервной цепочки. Ритм же двигательной активности задаётся каудальными пейсмекерами.

Локомоция у моллюсков. Моллюски имеют несколько способов движения в соответствии с особенностями строения тела. Это перистальтическое сокращение мускулатуры ноги, реснички, помогающие мускула-

туре ног (у мелких водных), плавание за счёт изгибания тела (у голожаберных), плавание за счёт открывания и быстрого закрывания створок раковины, подтягивание ногой (у двустворчатых моллюсков), подтягивание руками с присосками, реактивное движение (у головоногих). Однако механизмы управления движением у большинства моллюсков не изучены.

У голожаберного моллюска рода *Tritonia* выявлены четыре группы нервных клеток, образующих систему управления плаванием моллюска.

Первую группу представляют нейроны триггеры.

Вторую – дорсальные сгибательные нейроны, обеспечивающие сгибание продольных спинных мышц.

Третью – вентральные сгибательные нейроны, вызывающие сокращение вентральных мышц.

Четвёртую – общевозбуждающие нейроны, разряжающиеся во время как дорсальных, так и вентральных сгибаний.

Между этими группами имеется взаимосвязь.

Плавание моллюска начинается после сильного раздражающего стимула, например контакта с морской звездой. Залп сенсорных импульсов от эпителиальных рецепторов приводит в действие тригерные нейроны, которые, вероятно, связаны друг с другом электротонически. Эти нейроны активируют сгибательные дорсальные нейроны, и система начинает функционировать, согласованно управляя сгибанием и разгибанием тела.

ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ РЕЦЕПТОРОВ И ОРГАНОВ ЧУВСТВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Любая рефлекторная дуга начинается с рецептора, который трансформирует энергию раздражающего стимула в нервные импульсы. Каждый рецептор обнаруживает очень высокую чувствительность к определенному кругу адекватных раздражителей и относительно низкую чувствительность к остальным, неадекватным раздражениям. В зависимости от модальности воспринимаемых раздражителей различают следующие группы рецепторов:

1) *механорецепторы* воспринимают механические стимулы (прикосновения, надавливания, вибрацию и звуковые волны, сжатие, растяжение);

2) *терморецепторы* реагируют на изменения температуры;

3) *гигрорецепторы* реагируют на парообразную и капельно-жидкую влагу;

4) *хеморецепторы* воспринимают химические стимулы при их контактном и дистантном действии;

5) *фоторецепторы* воспринимают световые и цветовые раздражения.

Многие из названных типов рецепторов служат *экстероцепторами* и воспринимают раздражения из внешней среды. Экстероцепторы бывают дистантными и контактными. В первом случае рецептор получает информацию на некотором расстоянии от источника раздражения, а во втором – при непосредственном контакте с ним. Рецепторы, источником раздражений которых служит тело насекомого, представлены *интероцепторами* и *проприоцепторами*. Интероцепторы посылают сигналы нервной системе о состоянии внутренней среды, а проприоцепторы – о деятельности двигательных систем и локомоторных реакциях животного.

Все рецепторы могут быть разделены на 2 категории: *первичные и вторичные.* К первичным относятся такие рецепторные аппараты, в которых раздражения воспринимаются периферическими отростками сенсорных нейронов. Эти отростки увенчаны видоизмененными ресничками, содержащими по 20 ($9 \times 2 + 2$) или 18 ($9 \times 2 + 0$) фибрилл. К вторичным рецепторам относят те, в которых между действующим агентом и сенсорным нейроном находится специальная (вторичночувствующая) клетка. Восприятие раздражений вторичночувствующими клетками также осуществляется с помощью ресничек, содержащих по 20 ($9 \times 2 + 2$) фибрилл. Возбуждение, воспринятое вторичночувствующей клеткой, передается через синапс на сенсорные нейроны.

Все рецепторы насекомых принадлежат к первичным рецепторам. Однако омматидии фасеточного глаза по своей организации сходны с вторичными рецепторами, потому что в омматидиях трансформация световой энергии осуществляется в рабдомерах, представляющих собой обособленные участки чувствительных клеток. По мнению Ф.Г. Грибакина (1981), передача возбуждения от рабдомеров к плазматической мембране нейронов осуществляется с помощью внутриклеточного медиатора.

В состав любого рецептора входят *сенсорные (рецепторные) нейроны* и различные *вспомогательные структуры.* Адекватный раздражитель проходит через вспомогательные структуры и вступает во взаимодействие со специфическими белковыми молекулами, локализованными в плазматической мембране нейрона. Результатом этого взаимодействия являются изменения ионных потоков, проходящих через мембрану, что вызывает местный *рецепторный (генераторный) потенциал* (РП).

По своим свойствам РП аналогичен постсинаптическому потенциалу: он градуален и распространяется с декрементом. В кутикулярных механорецепторах насекомых параметры РП зависят не только от сенсорных нейронов, но и от обслуживающих рецептор тормогенных клеток, которые образуют замкнутое пространство вокруг дендритов, создавая и поддерживая необходимое ионное окружение в данном пространстве.

По характеру ответа на адекватное раздражение рецепторы могут быть тоническими, фазовыми или фазотоническими.

В *тоническом рецепторе* регистрируются постоянная амплитуда РП и постоянная частота спайков все время, пока действует адекватный раздражитель.

В *фазовом рецепторе* высокая амплитуда РП и спайковая активность наблюдаются только в начале раздражения, но возбуждение рецептора подавляется при продолжающемся действии раздражителя.

В *фазотоническом рецепторе* электрические процессы регистрируются все время, пока длится раздражение, однако амплитуда РП и частота спайков резко снижаются при длительном его действии.

Таким образом, тонический рецептор передает в нервную систему информацию и о силе, и о длительности действия раздражителя, фазовый рецептор выделяет начальный момент его воздействия, а фазотонический соединяет в себе свойства обоих рецепторов. Избирательная чувствительность к действию адекватных раздражителей составляет один из важнейших параметров, характеризующих функциональные способности отдельных рецепторов. Некоторые рецепторы насекомых обладают поразительно высокой чувствительностью. Так, дневные бабочки вытягивают хоботок при контакте раствора сахарозы с кончиком лапки, когда кон-

центрация раствора равна 1×10^{-5} М/л. Электрофизиологическими опытами было доказано, что фоторецепторы фасеточного глаза могут регистрировать отдельные кванты света, а обонятельные рецепторы антенн иногда отвечают на отдельные молекулы полового феромона.

Многие рецепторы, связанные с поверхностью тела и покровами насекомых, представляют собой элементарные сенсорные единицы, называемые *сенсиллами.* Каждая сенсилла снабжена кутикулярными вспомогательными структурами, видоизмененными эпидермальными клетками, обслуживающими рецептор, и сенсорными нейронами. В простейших сенсиллах имеется 1 нейрон, но в некоторых типах сенсилл их бывает от 2 до нескольких десятков. В зависимости от формы и расположения кутикулярных структур различают *трихоидные, базиконические, целоконические, плакоидные, колоколовидные* и другие типы сенсилл (рис. 50). Сходные по строению сенсиллы не всегда выполняют одинаковые функции. Например, трихоидные сенсиллы могут быть механорецепторами, контактными или дистантными хеморецепторами. К тому же некоторые сенсиллы являются полимодальными образованиями и реагируют на разные стимулы.

Совокупность сенсилл или иных рецепторов, приспособленных к восприятию одинаковых раздражителей, называют *органом чувств.* Можно выделить следующие чувства насекомых: зрение, обоняние, осязание, слух, вкус, температурная и осмотическая чувствительность, гравитационное и двигательное (проприоцептивное) чувство, но не все они образуют чётко оформленный соответствующий орган чувств. Для большинства насекомых зрение и обоняние являются важнейшими источниками информации о событиях внешнего мира.

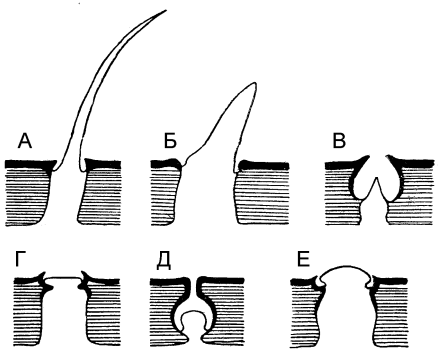


Рис. 50. Кутикулярные структуры некоторых сенсилл (по Тыщенко, 1986):
А – трихоидная; *Б* – базиконическая; *В* – целоконическая; *Г* – плакоидная;
Д – колоколовидная погружённая; *Е* – колоколовидная поверхностная

На уровне органов чувств достигается только первичная обработка информации, воспринимаемой рецепторами. Высшие этапы анализа раздражений осуществляются в ганглиях ЦНС, с которыми связаны органы чувств. Нервные центры не только анализируют поступающую к ним информацию, но и синтезируют целостный образ раздражителя на основе полученных сообщений.

Всю систему образований, обеспечивающую полный анализ адекватных раздражителей, называют *анализатором.* В каждом анализаторе можно выделить 3 отдела: рецепторный, проводниковый и центральный. В организме насекомых можно выделить 9 основных анализаторов: зрительный, обонятельный, вкусовой, слуховой, тактильный, двигательный, гравитационный, висцеральный и температурный.

Трихоидные механорецепторные сенсиллы

В большинстве случаев трихоидная механорецепторная сенсилла обслуживается одной *биполярной нервной клеткой* (рис. 51).

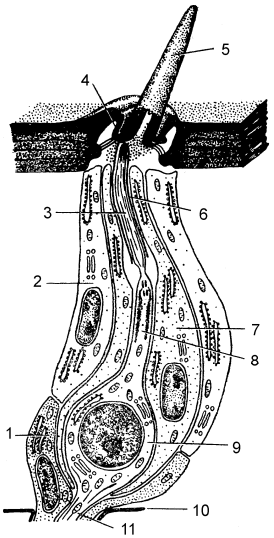


Рис. 51. Ультраструктурная организация трихоидной механорецепторной сенсиллы, расположенной на ножке антенны у личинки стрекозы (по Иванову, 1978):
1 – глиальная клетка; *2* – тормогенная клетка; *3* – видоизменённая ресничка; *4* – сочленовная мембрана; *5* – волосок; *6* – кутикулярная оболочка; *7* – трихогенная клетка; *8* – дистальный отросток нейрона; *9* – нейрон; *10* – базальная мембрана; *11* – проксимальный отросток нейрона

Воспринимающая часть сенсиллы представлена волоском – пустотелым выростом кутикулы, подвижно сочлененным с покровами. Дистальный отросток нейрона (дендрит) подходит к основанию волоска, не проникая внутрь его, и заканчивается видоизмененной ресничкой. Снаружи ресничка прикрывается кутикулярной оболочкой, которая соединяется с основанием волоска (рис. 51, *5*). Проксимальный отросток (аксон) направляется в ганглий. Помимо нейрона в состав трихоидной сенсиллы входят 2 вспомогательные клетки – *тормогенная и трихогенная* (рис. 51, *2*, *7*).

Трихоидная механорецепторная сенсилла возбуждается вследствие отклонения волоска от его исходного положения под давлением потоков воздуха и воды или при контакте с различными телами. Отклоняющийся волосок деформирует вершину реснички, вызывая появление отрицательного РП в нервной клетке. Когда РП достигает пороговой величины, в нейроне возникают спайки, распространяющиеся по аксону в ганглий. Частота спайков соответствует амплитуде РП. Этот *принцип частотного кодирования* нервных импульсов действует не только в трихоидных механорецепторных сенсиллах, но и в других рецепторах насекомых.

Одиночные трихоидные сенсиллы, рассеянные по всему телу насекомого, могут служить *тактильными рецепторами.* Они обслуживают чувство осязания, играющее важную роль в поведении насекомых. Тактильные рецепторы запускают многие рефлекторные реакции, такие как чистка антенн кузнечиками или обездвиживание палочника при прикосновении к нему. Свойственное многим насекомым стремление забраться в узкую щель также регулируется тактильными рецепторами.

Некоторые однонейронные трихоидные сенсиллы, расположенные на голове и церках прямокрылых и тараканов, обнаруживают высокую чувствительность к перемещению воздуха. Эти сенсиллы *являются ветрочувствительными рецепторами.* Частота спайков у них прямо пропорциональна скорости потока воздуха.

Ветрочувствительные сенсиллы, расположенные на голове саранчовых, воспринимают движения воздуха во время полета насекомых и участвуют в рефлекторном управлении полетом. Сильные звуки тоже могут возбуждать эти рецепторы. Раздражение церкальных механорецепторов воздушными потоками и сильными звуками вызывает реакцию бегства насекомых.

Проприоцепторы и рецепторы равновесия

К проприоцепторам относятся такие механорецепторы, которые реагируют на сокращения мышц, смещения сегментов тела и движения его

придатков. Эта группа рецепторов представлена у насекомых *волосковыми пластинками*, *колоколовидными сенсиллами*, *хордотональными органами* и *рецепторами растяжения*. Они образуют периферический отдел двигательного анализатора. При выключении проприоцепторов координация двигательных актов сильно нарушается, а нередко насекомые вообще теряют способность к направленным передвижениям. У наземных насекомых некоторые проприоцепторы одновременно являются рецепторами равновесия и могут передавать в центральную нервную систему информацию о положении тела в пространстве. Однако водные насекомые обычно имеют специальные рецепторы равновесия.

Волосковые пластинки представляют собой скопления механорецепторных трихоидных сенсилл, вполне сходных с тактильными рецепторами. Обычно эти скопления располагаются в местах контакта отделов тела, сегментов, члеников ноги, антенны или максиллярного щупика. У саранчи *Locusta migratoria* выявлено 17 пар волосковых пластинок, расположенных в местах сочленений различных придатков тела.

У богомолов и прямокрылых обнаружены переднегрудные и шейные волосковые пластинки, которые реагируют на повороты головы.

Водные полужесткокрылые оценивают положение тела в пространстве на основе давления, создаваемого запасами воздуха в трахеях или на вентральной стороне тела. У погруженного в воду насекомого выталкивающая сила действует на пузырьки воздуха, смещения которых воспринимаются специальными механорецепторами. У водяных клопов *Aphelocheirus aestivalis* эти механорецепторы располагаются среди гидрофобных волосков, удерживающих запас воздуха на вентральной стороне второго брюшного сегмента.

Колоколовидные сенсиллы (см. рис. 50, *Д, Е*) служат проприоцепторами, реагирующими на деформацию кутикулы во время мышечных сокращений. Они встречаются на всех участках тела насекомого, подверженных таким деформациям, но особенно их много на крыльях, ногах, яйцекладе и мандибулах.

Обычно колоколовидные сенсиллы располагаются группами: на крыльях вдоль жилок, а на ногах – параллельно их продольной оси. Благодаря такому расположению и разной ориентации сенсилл в группе они могут передавать в нервные центры информацию как о силе, так и о направлении действия механических стимулов. Колоколовидные сенсиллы, находящиеся на крыльях, играют важную роль в регуляции полета насекомых. Показано, что после отключения этих рецепторов у саранчи *Schistocerca gregaria* существенно нарушается способность маневрировать во время полета.

Хордотональные органы состоят из объединенных вместе своеобразных сенсилл, называемых *сколопидиями* (рис. 52). Основу такой сенсиллы составляет биполярный нейрон с дендритом, снабженным длинной видоизмененной ресничкой. Снаружи ресничка покрыта ребристым сколопсом и шапочкой. Эти структурные элементы составляют характерную особенность сколопидиев. Они являются продуктами выделения двух клеток, обслуживающих сенсиллу; одна из этих клеток называется обкладочной, другая – шапочковой. В некоторых усложненных хордотональных органах обнаруживаются две или три нервные клетки.

Хордотональные органы в основном реагируют на растяжения и сжатия кутикулы, вызванные движениями насекомого. По-видимому, возбуждение нейронов в сколопидиях происходит в результате надавливания шапочки на дистальную часть видоизмененной реснички. В составе одного органа могут быть объединены сенсиллы, различающиеся по способности к адаптации (например, тонические и фазовые). Некоторые хордотональные органы проявляют высокую чувствительность к вибрационным раздражениям и сильным звукам.

Хордотональные органы, выполняющие проприоцептивные функции, найдены во всех отделах и придатках тела насекомых: в ротовом аппарате, антеннах, груди, брюшке, ногах, крыльях и жужжальцах. На переднегруди у многих насекомых имеется крупный хордотональный орган, содержащий около 20 сколопидиев. Основная функция этого органа заключается в контроле за движениями головы. На передних крыльях саранчи *Locusta migratoria* обнаружен хордотональный орган, способный сигнализировать центральной нервной системе об амплитуде крыловых взмахов. На каждой ноге обычно находится 4 хордотональных органа: 3 из них функционируют в качестве проприоцепторов, а четвертый превратился в своеобразный виброрецепторный орган, называемый *подколенным органом*.

Джонстонов орган является своеобразным многофункциональным механорецепторным органом, обычно располагающимся во втором членике антенн, который по своему строению является наиболее сложным хордотональным органом. Например, у личинок стрекоз в состав каждой сенсиллы Джонстонова органа входит 3 сенсорных нейрона и 3 обслуживающих клетки. Дендриты нейронов несут на вершинах по одной видоизменной ресничке, покрытой снаружи кутикулярной оболочкой, как у сколопидиев. днако вершина этой оболочки непосредственно прикрепляется к сочленовной мембране, соединяющей второй и третий членики антенны, т.е. нет шапочковой клетки. Сходное строение имеют сколопидии Джонстоновых органов и у других насекомых.

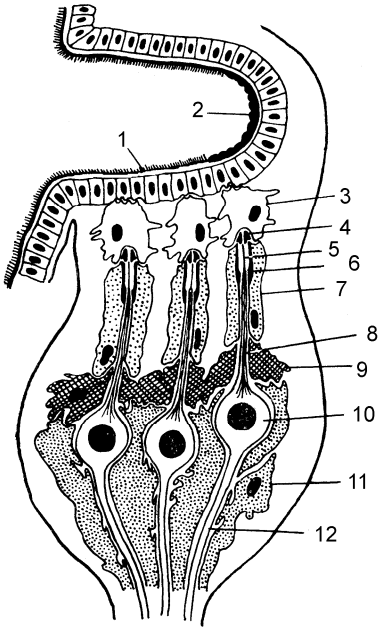


Рис. 52. Сколопидии в тимпанальном органе саранчи *Locusta migratoria* (по Грею, 1960): *1* – тонкий и жесткий участок тимпанальной мембраны с шипиками; *2* – толстый и мягкий участок тимпанальной мембраны; *3* – шапочковая клетка; *4* – шапочка; *5* – видоизменённая ресничка; *6* – сколопс; *7* – обкладочная клетка; *8* – дендрит; *9* – фиброзная клетка; *10* – сенсорный нейрон; *11* – нейроглиальная клетка; *12* – аксон сенсорного нейрона

Джонстонов орган реагирует на любые движения жгутика антенны относительно его ножки. Когда жгутик отклоняется от своего исходного положения, деформируются кутикулярные оболочки, окружающие реснички дендритов, что и вызывает возбуждение нервных клеток. Сопротивление среды во время полета, беганья и плаванья насекомых смещает жгутик антенны и возбуждает рецепторы в Джонстоновых органах. Импульсы этих рецепторов информируют нервные центры о скорости и направлении передвижения насекомых в водной или воздушной среде. Джонстоновы органы могут использоваться также для восприятия силы тяжести, а у двукрылых – и звуковых раздражений.

Многие планктонные организмы предпочитают жить на определенной глубине, другие совершают регулярные миграции вверх или вниз, опре-

деляя свое положение с помощью механорецепторной системы, реагирующей на изменение давления.

Рецепторы давления имеются у всех водных животных, но специальных рецепторов, которые бы чётко реагировали только на изменение давления, у многих не найдено. По-видимому, функцию этого рецептора выполняет комплекс механорецепторов разного типа с последующим анализом раздражений в центральной нервной системе. Даже у членистоногих (равноногий рак) не найдено особого органа, реагирующего на давление. Хотя эти раки реагируют на изменение давления всего на 0,01 атм. Низшие многоклеточные, такие как медузы, гребневики и некоторые высшие, например свободноживущие плоские черви, моллюски, вероятно, специальных органов, реагирующих на давление, тоже не имеют, и их роль играют органы равновесия.

Рецепторами давления у водных животных можно считать и рецепторы, реагирующие на изменение давления при движениях, которые обеспечивают их ориентацию в потоке воды, т.е. реотропизм. У планарии такие рецепторы рассеяны по поверхности всего тела.

Рецепторы растяжения располагаются в полости тела и существенно отличаются от рассмотренных выше проприоцепторов. Каждый рецептор растяжения обслуживается одним мультиполярным нейроном. Дендриты этого нейрона подходят к соединительнотканному тяжу или к видоизмененному мышечному волокну. Дистальные участки дендритов не имеют ресничек. Аксон направляется в один из ганглиев брюшной нервной цепочки.

Рецепторы растяжения контролируют сокращения отдельных мышц или движения придатков тела. При сокращениях мышц и движениях придатков изменяется натяжение рецептора, и он передает в центральную нервную систему обобщенную информацию о силе и скорости двигательных актов. Рецепторы растяжения, расположенные в крыловых сочленениях у саранчовых, реагируют на движения крыльев: при подъеме крыла частота импульсов в нейроне соответствующего рецептора увеличивается, а при его опускании разряды нейрона вообще прекращаются. Рецепторы, воспринимающие растяжение или движение скелетных элементов, часто встречаются в конечностях. У омара есть 3 рецептора ротового отдела, каждый из которых состоит из нескольких чувствительных клеток. Клетки располагаются на эластичных тяжах, дающих фазные или тонические ответы на движения мандибул и пищевода.

На суставах третьей ходильной ноги мечехвоста имеется 350 проприоцептивных нейронов в девяти рецепторах, реагирующих на изменение положения частей тела. У ракообразных часто хордотональные органы реагируют как на положение тела, так и на смещение в суставах. Ре-

цепторы растяжения расположены не только в скелетных элементах членистоногих, но и на внутренних органах, в частности, у насекомых. У мухи рода *Phormia* рецепторы растяжения, находящиеся в переднем отделе кишечника, состоят из двух биполярных нейронов, при растяжении кишечника рефлекторно тормозят положительную реакцию мухи на пищу. Однако надо отметить, что рецепторы растяжения (особенно у членистоногих), находящиеся на поверхности тела, часто путают с механорецепторами, реагирующими на изгибание или отклонение.

Генерация звуков, виброрецепторы и органы слуха

Вибрационная чувствительность

Разделение механорецепторов на рецепторы растяжения и рецепторы вибрации довольно условно. Обычно считают, что *рецепторами вибрации* являются быстроадаптирующиеся экстероцепторы, воспринимающие низкочастотные механические раздражения частотой менее 100 Гц. Они должны, в отличие от чисто механорецепторов, передавать информацию о частоте вибрации, но часто виброрецепторы участвуют и в контроле положения тела. Следует различать *вибрацию, передающуюся через поверхность земли, камня, дерева* и т.п., т.е. через твёрдый субстрат, и *звук, представляющий собой вибрацию, передающуюся через воздух, воду*, т.е. через упругую среду. У водных животных вследствие этого различия между рецепцией вибрации и звука выражены в меньшей степени, так как обе формы вибрации передаются через упругую среду.

Вибрацию воспринимают многие животные, даже гидроидные полипы реагируют на локальные колебания воды, наклоняясь в сторону этих колебаний, когда они имеют определённую частоту.

Очень чувствительны к вибрации членистоногие, их воспринимающие элементы представляют собой чувствительные волоски или колоколовидные сенсиллы и сколопидии. Они могут располагаться на соединительной ткани или на мышечных тяжах, а если находятся в области суставов, то всегда связаны с прилежащим хитином.

Своеобразная виброчувствительность имеется у пауков, плетущих паутину. Они могут по колебаниям паутины отличить запутавшуюся живую жертву от соразмерной неживой соринки. У некоторых пауков, например рода *Achaearanea* (сем. Theridiidae), имеется лировидный орган, чувствительность которого выходит за пределы определения наличия живой жертвы на паутине. Он находится в основании 1-го или 2-го членика ног и имеет максимальную чувствительность в диапазоне 80–800 Гц

и в большей степени воспринимает вибрацию, передаваемую по воздуху, а к колебаниям паутины этот орган менее чувствителен. Функционально этот орган представляет собой фактически орган слуха.

Вибрационная чувствительность насекомых

Насекомые весьма чувствительны к вибрации и имеют для её восприятия особые механорецепторные структуры. Много чувствительных к вибрации сенсилл имеется на суставах ног, на других сочленениях и даже на церках.

Например, на голенях тараканов вблизи основания, около сочленения с бедром, есть три рецептора. Первый воспринимает изменения натяжения кутикулы и имеет порог отклонения 10^{-6} см, реагируя на частоты 30–500 Гц. Второй – очень чувствительный к перепадам давления гемолимфы. Третий – вибрационный рецептор, имеющий чувствительность в диапазоне 1 000–5 000 Гц и порог смещения 10^{-7}–10^{-10} см.

У мух *Calliphora* в месте сочленения 2-го и 3-го сегментов антенн есть колоколовидные сенсиллы, аналогичные Джонстоновым органам комаров. Они реагируют на боковое закручивание третьего сегмента под действием потоков воздуха. Их рецепторные клетки оценивают скорость закручивания и при скорости больше пороговой возбуждаются, а при меньшей – тормозят свою активность.

Джонстонов орган кровососущих комаров тоже реагирует на вибрацию жгутика антенны при полёте или ветре.

Клоп-гладыш из семейства Notonectidae чувствителен к колебаниям поверхности воды в частотах 100–150 Гц. У него рецепторы находятся в дистальных участках первой и второй пар ног. Они воспринимают амплитуду колебания поверхности воды величиной в 1 мкм и способны на значительном расстоянии почувствовать колебания воды, вызванные упавшим насекомым.

У самок водомерки вибрационные рецепторы, расположенные в тазиках ног, имеют ведущее значение для поиска полового партнёра и настроены на частоту 20 Гц, которую производят самцы, передвигаясь по воде.

Многие насекомые способны генерировать звуки, которые служат внутривидовыми или межвидовыми коммуникационными сигналами и используются для акустической ориентации. Один из простейших способов издавания звуков насекомыми – это *удары частями тела по твердому субстрату.* Термиты и личинки общественных ос в качестве «ударных орудий» при звукоиздавании пользуются мандибулами, а муравьи – ман-

дибулами или брюшком. Таракан *Leucophaea maderae* производит звуковые сигналы ударами груди по субстрату.

Звуки, издаваемые *при вибрации крыльев,* тоже могут иметь коммуникационное значение. Например, самцы дрозофил во время «ухаживания» за самками производят специальные звуки путем колебаний одного или обоих крыльев. При отсутствии копуляционных звуковых сигналов, характерных для данного вида дрозофил, самки не обращают внимания на ухаживающих самцов.

Звуковые сигналы певчих цикад создаются *колебаниями тимбальных мембран,* которые в виде двух выпуклых пластин располагаются по бокам первого брюшного сегмента. Под тимбальными мембранами находятся воздушные мешки – резонаторы звука. Оба тимбальных органа (правый и левый) работают поочередно. Колебания каждой мембраны вызываются мощной мышцей, которая при ритмических сокращениях прогибает мембрану внутрь и порождает звуковые импульсы (щелчки), сливающиеся в непрерывное «пение» цикады. Только самцы певчих цикад имеют достаточно развитый аппарат звукоиздавания, а у самок он отсутствует или сильно редуцирован.

Самые распространенные и совершенные способы звуковой сигнализации насекомых основаны на использовании *фрикционных (стридуляционных) аппаратов* как специальных органов звукоизлучения. При работе фрикционного аппарата специальный «скребок» (вырост или выступающий край кутикулы) трется о «пилку», представленную ребристой поверхностью покровов на каком-либо участке тела. В результате такого трения возникают звуковые сигналы. У многих видов муравьев фрикционный аппарат состоит из зубца на третьем брюшном тергите, входящем в состав стебелька, а «пилка» представляет собой ребристое поле, расположенное на следующем (четвертом) сегменте. Некоторые жуки-усачи имеют ребристую поверхность на среднеспинке, а трущийся по ней зубец находится на переднеспинке.

Фрикционные аппараты получили особенно широкое распространение в отряде Прямокрылых. У кузнечиков, сверчков и медведок звук генерируется при трении надкрылий друг о друга, но способностью к звукоизлучению, как правило, обладают только самцы. Иной принцип генерации звуков используют многие саранчовые, у которых фрик-ционный аппарат состоит из ряда зубчиков на бедре последней пары ног и заостренного гребня на одной из жилок переднего крыла. Естественно, что в этом случае каждое насекомое имеет 2 фрикционных аппарата (правый и левый). Способностью издавать звуки обладают и самцы, и самки саранчовых.

Звуковые сигналы, издаваемые тимбальными мембранами и фрикционными аппаратами насекомых, состоят из регулярно повторяющихся дискретных пульсов. Длительность и закономерность повторения пульсов характеризуют отдельные виды поющих насекомых и сильно отличаются у разных видов, относящихся к одному семейству или роду. Доминирующая частота звуков, издаваемых цикадами, саранчовыми, сверчками и медведками, лежит в диапазоне от 1,6 до 8,5 кГц, а у кузнечиков она может быть смещена в область высокочастотных звуков и ультразвуков вплоть до 30–35 кГц.

Таксоны	Доминирующие частоты, кГц
Равнокрылые (Homoptera)	
Певчие цикады – Cicadidae	
Tibicena	4,5–5
Platypleura	5–7
Arunta	6
Прямокрылые (Orthoptera)	
Саранчовые – Acrididae	
Stenobothrus	4
Chortippus	5
Omocestus	5
Медведки – Gryllotalpidae	
Gryllotalpa	1,6; 3,5
Сверчки – Gryllidae	
Gryllus	3,2–5
Tartarogryllus	3,7–7
Teleogryllus	2,3–5,7
Turanogryllus	6,3–6,7
Gryllodinus	5,6–6,5
Кузнечики – Tettigoniidae	
Tettigonia	8–10
Decticus	8–15
Platycleis	24
Metrioptera	20–30
Pholidoptera	25–35

У прямокрылых насекомых звуковая сигнализация достигает наибольшей сложности, она основана на использовании нескольких типов «песен», имеющих разное функциональное значение. Самцы при встрече могут издавать *сигналы агрессии. Призывные сигналы* издаются половозрелыми самцами для привлечения самок. У саранчовых самки обладают

звукоизлучающим аппаратом и могут генерировать *ответные сигналы* на призывы самцов. *Копуляционные сигналы,* непосредственно связанные со спариванием, поддерживают репродуктивную изоляцию близких видов, отражают готовность самцов к спариванию и побуждают самок к копуляции. Все эти звуки четко отличаются друг от друга по временной структуре, иногда и по доминирующим частотам. Наибольшей стабильностью видоспецифичного «рисунка» обладают призывные сигналы самцов (рис. 53).

У многих насекомых акустическая связь служит важным средством общения между особями одного вида. Самки сверчков воспринимают призывные звуки поющего самца и двигаются по направлению к нему почти по прямой линии. Для опознания видоспецифичных сигналов самки используют не частотный диапазон, а временные параметры звуков: частоту повторения пульсов и характер их группировки в сериях.

Следует отметить, что вибрация, распространяющаяся по твёрдому субстрату, всегда вызывает вибрацию, распространяющуюся по воздуху. И наоборот, звуковые колебания всегда вызывают, хотя и слабую, вибрацию окружающего твёрдого субстрата. Восприятие звуков, передающихся через твердый субстрат, осуществляется *виброрецепторами.* У многих насекомых проявляется высокая чувствительность к сотрясениям субстрата, на котором они находятся. Как упоминалось выше, вибрационные раздражения воспринимаются подколенными органами, расположенными в голенях вблизи их сочленения с бедром. В состав подколенного органа входит разное количество сколопидиев, и обычно они размещаются по периметру голени в форме полукруга. Ответы сколопидиев на вибрационные раздражения регистрируются в диапазоне частот от 25 Гц до 6 кГц, но максимальная чувствительность наблюдается в определённом диапазоне для каждого вида. Помимо подколенных органов, приёмниками вибрационных раздражений могут служить колоколовидные сенсиллы.

Рецепторы, которые обеспечивают восприятие звуков через воздух или воду, принято называть *фонорецепторами.* Трихоидные механорецепторные сенсиллы относятся к числу простых и малоспециализированных фонорецепторов насекомых. Доказана возможность восприятия низкочастотных звуков трихоидными сенсиллами, расположенными на церках у тараканов и прямокрылых. Церкальные фонорецепторы саранчовых имеют максимум чувствительности примерно при 500 Гц. У гусениц капустной совки *Barathra brassicae* звуковые раздражения в диапазоне частот от 20 Гц до 1 кГц вызывают резонансные колебания волосков трихоидных сенсилл и запускают рефлекторную реакцию бегства. У медонос-

ной пчелы *Apis mellifera* приёмниками звуков являются трихоидные сенсиллы, располагающиеся на голове между фасеточными глазами.

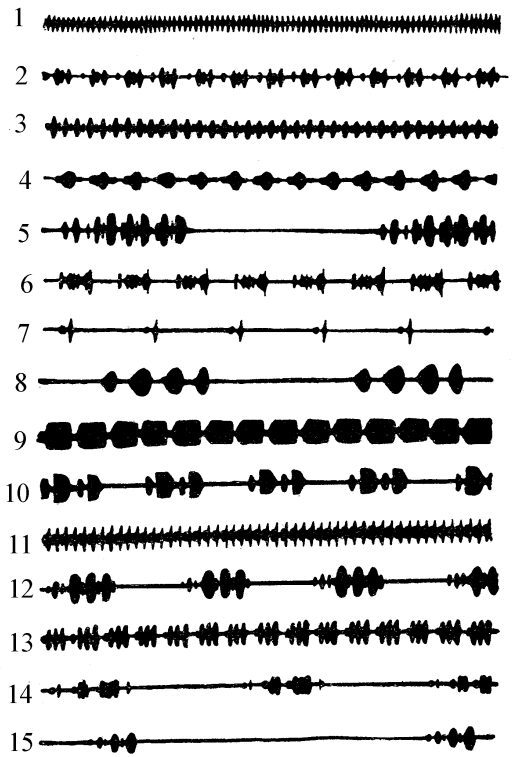


Рис. 53. Осциллограмма призывных сигналов кузнечиков Tettigoniidae (по Дубровину и Жантееву): *1 – Homorocoryphus nitidulus* Scop.; *2 – Tettigonia viridissima* L.; *3 – T. cantans* Fuess.; *4 – T. ussuriana* Uv.; *5 – Anadrymadusa retowskii* Ad.; *6 – Decticus verrucivorus* L.; *7 – D. albifrons* F.; *8 – Platycleis intemedia* Serw.; *9 – P. escalerai* Bol.; *10 – Sepiana sepium* Gers.; *11 – Metrioptera roeseli* Hag.; *12 – M. brachyptera* L.; *13 – M. bicolor* Phil.; *14 – Pholidoptera pustulipes* F.W.; *15 – Ph. cinerea* F.

Двукрылые воспринимают звуки с помощью Джонстоновых органов. Самцы кровососущих комаров обладают гипертрофированными Джонстоновыми органами, охватывающими несколько тысяч сколопидиев. Звуки, издаваемые самцами дрозофил во время «ухаживания», воспринимаются обычными (негипертрофированными) Джонстоновыми орга-

нами самок. Фонорецепторы Джонстонова органа реагируют не на абсолютную величину звукового давления, как у позвоночных животных, а на его изменения – градиент давления.

Наиболее сложные слуховые органы насекомых представлены *тимпанальными органами*. Они сходны с хордотональными органами. Функциональной единицей тимпанального органа является сколопидий, содержащий 1 биполярный нейрон и 3 обслуживающие клетки – шапочковую, обкладочную и глиальную (см. рис. 52). Количество сенсилл, входящих в состав одного тимпанального органа, варьирует от 3 (у некоторых бабочек) до 70 (у саранчовых) и даже до 1 500 (у певчих цикад).

Слуховые органы прямокрылых возникли и развивались независимо в разных подотрядах и надсемействах. У кузнечиков, сверчков и медведок тимпанальные органы находятся в голенях передних ног. Саранчовые имеют тимпанальные органы, расположенные по бокам первого брюшного сегмента.

Тимпанальные органы реагируют как на звуковое давление, так и на градиент. Основным приемником звука служит тимпанальная мембрана. У саранчовых резонансные колебания этой мембраны являются источником возбуждения фонорецепторов, которые вплотную примыкают к мембране. В тимпанальных органах кузнечиков и сверчков фонорецепторы не контактируют с мембраной, а располагаются вдоль трахейного ствола, проходящего в голени. В этом случае колебания мембраны вначале передаются на трахейный ствол и лишь затем воспринимаются сколопидиями.

Амплитуда РП и частота импульсов в разряде увеличиваются с возрастанием интенсивности звука. Таким образом, тимпанальные органы могут передавать в нервную систему информацию об интенсивности звука, длительности звуковых посылок и закономерностях их повторения.

У разных видов прямокрылых тимпанальные органы могут сильно различаться по чувствительности к частоте звуковых колебаний. Группы рецепторов, настроенных на восприятие разных звуковых частот, обнаружены и у других прямокрылых. У сверчков призывные и агрессивные сигналы возбуждают преимущественно низкочастотный отдел слухового органа, а копуляционные сигналы воспринимаются в основном высокочастотным отделом.

Слуховые органы певчих цикад располагаются у основания брюшка в непосредственной близости от звукопроизводящего аппарата. По-видимому, цикады не имеют возможности для осуществления частотного анализа звуков, так как в состав тимпанального органа у этих насекомых входят однородные фонорецепторы, настроенные на один и тот же диапазон звуковых частот.

Слуховые органы ночных бабочек находятся в последнем грудном сегменте или в одном из двух передних сегментов брюшка. Тимпанальные органы совок отвечают на звуки в диапазоне частот от 3 до 150 кГц, но их максимальная чувствительность проявляется при восприятии ультразвуков частотой от 15 до 60 кГц.

Тимпанальные органы бабочек могут воспринимать ультразвуки, издаваемые летучими мышами. На каждый ультразвуковой импульс летучей мыши нейроны тимпанального органа отвечают залпом потенциалов действия. Одновременная запись потенциалов от правых и левых рецепторов показала, что бабочка может точно определять расстояние до летучей мыши, ее местонахождение и направление полета. Максимальное расстояние, с которого бабочка слышит летучую мышь, не менее 30 м. Если мышь далеко, бабочка стремится уклониться от встречи с ней, если близко, начинает делать резкие повороты в воздухе или складывает крылья и падает на землю.

Любой источник звука, находящийся на субстрате, помимо излучения классических упругих волн, которые распространяются в водной и воздушной средах, имеет значительное рассеивание энергии в форме вибрации, распространяющейся в субстрате или по его поверхности.

Слуховая система животных может воспринимать тот или иной компонент звукоизлучения, оценивать характер источника и реагировать специфическими поведенческими актами. Поэтому часто вибрационное чувство и слух у беспозвоночных объединяют, так как у них нет резких границ в организации воспринимающей системы ни на рецепторном, ни на центральном (нервной системе) уровнях.

Слуховая система как часть системы коммуникации возникла лишь у тех животных, которые имеют жесткий скелет, так как он необходим для звукоизлучения и звукового приёма. Поэтому мягкотелые беспозвоночные прозрачны для звуковых волн и сами не могут производить звуки. По чисто физическим причинам беспозвоночные, имеющие жесткий скелет, не могут излучать звуковые волны ниже нескольких десятков, а иногда и сотен Гц, причина этому – их слишком малый размер. Известно, что излучение выше 100 кГц быстро затухает в среде и не эффективно для дальней связи. Поэтому диапазон слуха у беспозвоночных часто лежит в пределах, несвойственных человеку.

Слух и звукоизлучение у ракообразных

Жабродышащие, как и насекомые, имеют твёрдый скелет, следовательно, тоже могут производить звук и воспринимать упругие волны.

О том, что десятиногие раки могут шуметь, известно давно. Звук, издаваемый высшими раками, имеет характер щелчков, треска или стука. Эти звуки имеют большое значение для межвидовой коммуникации, например при территориальных агрессивных взаимодействиях, хотя у некоторых видов звуки используются при внутривидовых контактах. У крабов, особенно сухопутных, звуки имеют значение для коммуникации между полами, являясь компонентами ритуала брачного поведения. Звуки, издаваемые раками, получаются в результате трения специализированных аппаратов или ударов клешнёй о субстрат. Например, креветки трением способны производить звуковые волны частотой от нескольких до 27 кГц.

При ударе клешней по субстрату частота звуковых волн небольшая. У одних крабов она составляет около 12 Гц, у других – 10 Гц, хотя есть крабы, которые, нанося удары по субстрату, вызывают звуковую волну частотой 300–600 Гц и даже 480–1 500 Гц, но частота зависит у водных от температуры воды, а у сухопутных – воздуха. При этом продолжительность одного пульса сигналов составляет десятки миллисекунд. Естественно, что такой способ производства звука энергетически невыгоден, потому что большая часть энергии тратится на вибрацию субстрата.

Специальными исследованиями было показано, что крабы способны излучать звук и воспринимать компоненты звукоизлучения как через субстрат, так и через воздух. Органы чувств, воспринимающие все эти звуки, находятся ближе к основанию ног, у основания вспомогательной флексаторной мышцы. Каждый орган содержит группу мелких, расположенных дистально, и группу крупных, расположенных проксимально, биполярных рецепторных клеток в количестве нескольких десятков. Дендриты этих чувствительных клеток прикрепляются к утончённому хитиновому «окну», которое выполняет функцию тимпанальной мембраны и находится вблизи сочленения члеников ноги. Такое образование называют ***органом Барта***. Он практически не отличается от других проприоцептивных органов, находящихся на этих же ногах, так как обладает высокой чувствительностью к всевозможным движениям иннервируемого членика конечности, но, в отличие от других проприоцептивных органов, обладает высокой чувствительностью к вибрациям и звуку.

Среди органов Барта может выделятся ведущая пара, находящаяся на четвёртой или какой-то другой паре ног. При восприятии вибрации поза краба обычно не имеет значения, но когда он воспринимает звук, чувствительность зависит от положения ног и позы тела. Чувствительность органов Барта, особенно у крабов рода *Ocypode*, довольно высокая, так как самка через субстрат реагирует на вибрацию, вызываемую самцом с

расстояния до 7,5 м. Кроме того, крабы уверенно реагируют на громкий звук, издаваемый птицами, особенно на крик береговых птиц. Установлено, что аксоны этих рецепторных органов идут в грудной ганглий и далее – через интернейроны – информация передаётся по шейным коннективам в надглоточный ганглий.

У некоторых крабов (*Carcinus maenas*) кроме органа Барта имеются проприоцепторы на ногах, которые дополнительно воспринимают и вибрацию, но морфологически они не выделяются. Они хорошо реагируют на вибрацию до 1 000 Гц, но обладают избирательной чувствительностью к определённой частоте, как и орган Барта.

У других раков виброчувствительностью обладают проприоцепторы, расположенные также на конечностях. Наибольшей чувствительностью из известных обладают проприоцепторы, расположенные на последней паре брюшных ног паразитических Равноногих раков (отр. Isopoda).

У раков ещё не произошло полной узкой специализации органов слуха, только в эволюционно продвинутом классе насекомых появилось функциональное разделение проприоцепторов, воспринимающих вибрацию упругих волн и вибрацию субстрата, но даже у них подобное разделение встречается не всегда.

Сенсиллы звукочувствительных и виброчувствительных органов раков по своему строению похожи на сколопидии насекомых.

Механорецепция низших беспозвоночных и чувствительные элементы, её обслуживающие

Не у всех беспозвоночных имеются сложноорганизованные сенсиллы, несущие механорецепторную функцию. У некоторых беспозвоночных, не имеющих жёстких покровов, функцию механорецепции берут на себя эпителиальные клетки. В этом случае они образуют синаптические контакты с нервными окончаниями афферентных волокон, обычно одно такое волокно контактирует окончаниями с несколькими эпителиальными клетками. Такие механорецепторные системы имеются и у низкоорганизованных, и у высокоорганизованных беспозвоночных.

Сами нервы при механической деформации тоже могут выступать в роли механорецепторов, так как механическое раздражение вызывает градуальное увеличение проводимости их мембраны. При некотором критическом значении деформации, вызывающей увеличение проводимости, возникают спайки. Так, в гигантских аксонах омара для этого необходимо смещение всего на 10–15 мкм. Для сравнения: во внутреннем

ухе позвоночных специальные волосковые клетки возбуждаются при их смещении всего на 1 Å.

Низшие животные (Кишечнополостные) имеют механорецепторную систему, которая способна воспринимать смещение воды, перемещение мелких частиц ила и т.п. Она у них диффузна, и редко когда рецепторные образования хорошо различимы среди эпителиальных клеток. Известно, что гидроидные полипы родов *Syncoryne*, *Coryn* и др. реагируют на низкочастотные смещения частиц среды (воды) всего на 2–3 мкм. Проплывающий рядом рачок, создающий перемещение воды, вызывает у полипа вытягивание щупалец в его сторону. Полипы воспринимают колебания воды особыми немоторными ресничками, расположенными на теле (особенно много их на щупальцах). Длина ресничек 30–70 мкм. Ресничка несколько нетипична, так как 9 периферических фибрилл видны лишь в основании. Базальное тело типичное, но от него в клетку отходит система поперечно исчерченных корешков. Кроме того, под базальным телом лежит крупная вакуоль, вокруг которой располагаются митохондрии. Никаких аксонов, отходящих от этой клетки, не найдено. По-видимому, возбуждение передаётся на соседние эпителиальные клетки или элементы мезоглеи.

Высокоорганизованные кишечнополостные имеют уже более оформленные рецепторы, от них отходят отростки, которые образуют синапсы с нейронами, входящими в ганглиозные скопления, или контактируют с другими рецепторами. Вершина таких рецепторов имеет короткий дендрит, который увенчан одной или несколькими ресничками. Такие рецепторы разбросаны по телу так же диффузно. Они не обладают специфичностью, так как на разные по модальности механические и химические стимулы отвечают одинаково, но у более высокоорганизованных дают разный ответ при воздействии разных по природе раздражителей. Так, в ответ на механические раздражения щупалец актиний у кишечнополостных происходит сокращение продольной мускулатуры, а на химический стимул – кольцевой. Но это не реакции механо- и хеморецепторов, а реакция одних и тех же рецепторов, посылающих разный сигнал в нервную систему, которая специфически на них реагирует.

Плоские черви эволюционно более продвинуты, они трехслойные и имеют билатеральную симметрию. У некоторых хищных турбеллярий родов *Dygesia* и *Convoluta*, кроме тактильной, имеется система дистантной рецепции, поэтому они способны реагировать на подвижную добычу с некоторого расстояния.

Свободноживущие плоские черви имеют дифференциацию гиподермальных рецепторов на хемо- и механорецепторы, а дистантные механорецепторы способны воспринимать движения воды. У дистантных есть

длинные щетинки, выступающие за уровень покровных ресничек. Ресничка рецепторной клетки имеет типичное строение, её кинетосома может даже выступать над покровом. Тело рецепторной клетки лежит глубоко, её отросток идёт в центральную нервную систему. Обнаружены также синапсы с поперечной мускулатурой.

Кольчатые черви эволюционно более совершенны, у них более сложная центральная нервная система, соответственно, и рецепторная система должна быть более дифференцированна по сравнению с таковой у плоских червей. Полихеты реагируют на различные виды механического раздражения, но не все их механорецепторы точно установлены и изучены. Так, не установлен тип многочисленных гиподермальных механорецепторов, дистантно реагирующих на частоту и амплитуду колебания воды, вызываемых мелкими рачками гамарусами. Полихеты определяют наличие гамарусов с расстояния 13 мм и проявляют типичную пищевую реакцию, при том что амплитуда колебания воды составляет всего 1 мм при частоте 10–50 Гц. В опытах при большей частоте колебаний модели у червей проявляется реакция активного избегания или замирания. Считают, что рецепторами дистантного обнаружения пищи по создаваемым ею колебаниям воды являются *щетинковые рецепторы*, находящиеся на параподиях. Такие рецепторы в количестве 4–5 штук располагаются на вентральной и дорсальной сторонах каждой параподии.

Отличительной чертой щетинкового рецептора является то, что к группе щетинок подходит ветвящийся дендрит от одного нейрона. Аксоны щетинкового рецептора идут в ганглий своего сегмента, где ветвятся, и одна ветвь идёт во впереди лежащий сегмент, а другая – в позади лежащий. Вероятно, аксоны щетинковых рецепторов образуют в центральной нервной системе сплетение (сеть) с двусторонней проводимостью и, кроме того, связаны с системой гигантских волокон (аксонов), так как установлено, что щетинковые рецепторы являются основным возбуждающим входом этой системы. Сигналы от них быстро передаются в надглоточный мозг и ганглии задних сегментов тела, которые при надобности запускают реакцию «бега».

Кроме этих рецепторов, у полихет есть рецепторы на вентральном и дорсальном усиках параподии, так называемые *ресничные папиллы*. Каждая папилла иннервируется одной биполярной рецепторной клеткой, но на дистальном конце у неё расположены три длинных и жестких реснички, которые имеют типичное строение. От базальных тел ресничек отходят сильно развитые корешки, что характерно и для некоторых кишечнополостных. Аксоны рецепторных клеток уходят в центральную нервную систему. Количество папилл в одном рецепторе от 100 до 500.

У некоторых многощетинковых червей (*Sthenelais*) есть чувствительные рецепторы, очень похожие на трихоидные сенсиллы насекомых. Они располагаются в гиподерме и несут на дистальном конце отростки, которые проходят сквозь кутикулу и окружены снаружи хитиновой оболочкой, причём оболочка выделяется рецепторными клетками.

Органы равновесия беспозвоночных

Любое животное сохраняет равновесие в поле силы тяжести. Ориентация по гравитационному полю у некоторых животных обеспечивается специальными органами равновесия, но у большинства – разными рецепторами. Ими могут быть статистические рецепторы растяжения, проприоцепторы, рецепторы кожи и т.д., поэтому у многих животных специальных органов равновесия не найдено. Названные выше рецепторные системы оказывают воздействие на нервную систему, которая отвечает определёнными импульсами двигательных аксонов, в результате чего животное принимает соответствующую позу.

Животные могут иметь и специальные органы равновесия двух типов:

1. *Статистические*, или *позные* рецепторы. Через них поступает информация о воздействии силы тяжести на организм.

2. *Динамические* рецепторы, или *рецепторы ускорения.* Они воспринимают либо линейные, либо угловые ускорения и, несмотря на то, что на них оказывает влияние сила тяжести, реагируют лучше, чётче именно на ускорение.

Животные могут иметь оба типа рецепторов, но у некоторых имеется только один из них. Оба возбуждаются при возникновении срезающих усилия на волоски сенсорных клеток. Сами клетки бывают трёх видов.

Наиболее простро устроены статоцисты гидроидных и сцифоидных медуз, располагающиеся по краям зонтика. Статолиты у них обычно состоят из сульфата кальция, а чувствительные клетки своими отростками выдаются в полость статоциста.

Органами равновесия моллюсков служат почти такие же статоцисты, они предствляют собой камеру, заполненную жидкостью, в которой имеется известковой статолит, воздействующий на длинные книдоцилии (неэластичные). Книдоцилии передают сигнал на первичный нейрон и он реагирует. У головоногих имеется до шести статистических органов равновесия (в виде статоцистов), реагирующих на силу тяжести, кроме того, имеются парные кристы, реагирующие на ускорение, – динамические органы равновесия.

У десятиногих раков тоже есть статоцисты у основания антеннул в виде мешочков с инородными телами (песчинками) (рис. 54). Волоски рецепторов характеризуются у них разными размерами и формой.

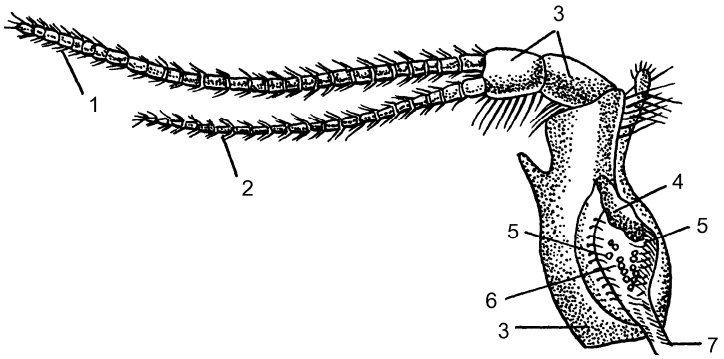


Рис. 54. Антеннула речного рака (по Шимкевичу, 1981):
1 и *2* – два жгутика усика; *3* – основные членики; *4* – отверстие ямки статоциста; *5* – чувствительные волоски на дне статоциста; *6* – песчинки внутри статоциста; *7* – нерв

Функции статоцистов

У сцифоидных медуз статоцисты являются рецепторами гравитации, так как без одного или нескольких статоцистов они не могут держать равновесие при плавании.

Статоцисты моллюсков обычно находятся вблизи педального ганглия. Представители рода *Aplysia* имеют два статоциста, предсталяющих собой пузырьки диаметром 200–250 мкм. В каждом из них имеется 13 чувствительных волосков и статолит из $CaCO_3$, раздражение которых позволяет моллюску ориентироваться не только в вертикальной, но и в горизонтальной плоскости.

Рецепторы гравитации осьминогов ориентированы в разных плоскостях, что позволяет им точно оценивать положение тела и производить компенсаторные движения, особенно глаз, что необходимо делать для точного слежения за целью. Имеющиеся у них рецепторы ускорения реагируют при движении в любой плоскости.

Некоторые водные клопы имеют вблизи поверхности тела тонкий слой воздуха, который играет роль статолита. Воздух, перемещаясь при смене угла наклона, возбуждает чувствительные волоски, находящиеся на теле, осуществляя контроль его положения относительно сил гравитации.

Высшие раки имеют пару простых мешковидных статоцистов, но кроме них, у крабов имеется и более сложный по строению орган равновесия с горизонтальным и вертикальным каналами. В специальных участках этих каналов располагаются чувствительные волоски, которые могут быть разной формы. Например, крючкообразные волоски находятся в заднем вертикальном канале, «групповые» – в боковой стенке канала, нитевидные – над центральной чувствительной зоной, а статолитовые образуют «пятно» в основании вертикального канала. Возбуждаются они при проходе воды через канал. Нитевидные более чувствительны к вращению вокруг вертикальной оси, крючкообразные – к вращению вокруг горизонтальной оси, а статолитовые – к гравитации (рис. 55).

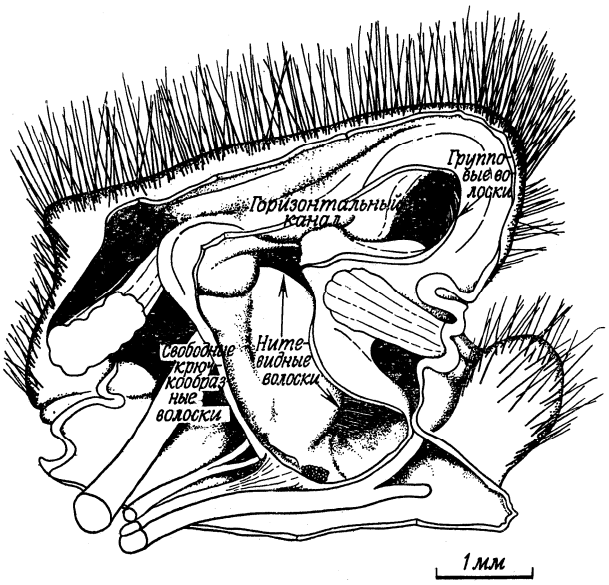


Рис. 55. Статоцист во вскрытом базальном суставе антеннулы краба. После удаления задней стенки горизонтальных каналов видны волоски (групповые, нитевидные и свободные крючкообразные) и статолит (по Sandeman et al., 1972)

Пороговое смещение у волосков составляет в среднем всего 0,5 мкм, но у каждого волоска имеется свой оптимум на изгибание, при котором происходит разряд рецептора. Нитевидные рецепторы являются к тому же рецепторами ускорения, и их реакция зависит от направления смещения волоска.

ТЕРМОРЕЦЕПЦИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Способность воспринимать колебания температуры свойственна всем животным, но не всегда однозначно можно выявить специальные рецепторы. Все рецепторы в той или иной мере реагируют на тепло и холод, поэтому специальных органов животные часто не образуют. Однако насекомые могут иметь отдельные рецепторы для восприятия холода и тепла. В качестве *терморецепторов* у насекомых выступают трихоидные, базиконические и целоконические сенсиллы, расположенные на разных участках тела, но главным образом на антеннах.

Тепловые рецепторы у насекомых представлены расположенными на антеннах и максиллярных щупиках базиконическими или целоконическими сенсиллами. Реакция рецептора на температурные стимулы имеет фазовый характер, а максимальная чувствительность к температурным изменениям проявляется в диапазоне 28–30°С. В многоклеточных сенсиллах чувствительными к изменениям температуры могут быть только отдельные специализированные нейроны. Так, в антеннальной целоконической сенсилле комара *Aedes aegypti* обнаружены только 2 чувствительные клетки; одна из них реагирует на повышение температуры, другая – на понижение.

Выявленные у насекомых ***холодовые рецепторы*** располагаются на придатках и частях тела и обычно представлены трихоидными сенсиллами. У пчел они находятся на антеннах, у тараканов – на антеннах и кончиках лапок, а у гусениц – на антеннах и максиллярных щупиках. Рецепторы очень чувствительны к адекватным раздражениям, они реагируют изменением частоты импульсов при снижении температуры всего на 0,5°С.

В некоторых случаях одна и та же антеннальная сенсилла может функционировать в качестве терморецепторного и гигрорецепторного органа. Например, у палочника *Carausius morosus* на 12-м сегменте антенн находятся своеобразные целоконические сенсиллы, обслуживаемые 3–4 нейронами. Половина из этих нейронов реагируют на снижение и повышение относительной влажности воздуха, а один нейрон воспринимает действие холода.

ХЕМОРЕЦЕПЦИЯ И ХЕМОРЕЦЕПТОРЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Значение хеморецепции для беспозвоночных

Хеморецепция имеет для животных не меньшее, если не большее значение, чем механорецепция. Контактная и частично дистантная хеморецепция прежде всего используется для поиска корма и определения его пригодности для питания.

Для многих раздельнополых животных без хеморецепции невозможно продолжение рода. Для особей, живущих в группах, хеморецепция имеет большое значение при внутривидовой и межвидовой коммуникации. Химические вещества, выделяемые отдельными особями при особых обстоятельствах, могут предупреждать об опасности, указывать путь к источнику пищи, способствовать узнаванию особей своей семьи и полового партнёра и т.д.

Хемочувствительность водных беспозвоночных

Хеморецепторы могут быть контактного типа и дистантного. У водных животных разделение хеморецепции на контактную и дистантную практически невозможно, так как во всех случаях хеморецепторы анализируют растворы. Обычно животные очень хорошо отличают пищевые частицы от инертных, не имеющих пищевой ценности, и для этого им необязательно иметь высокоразвитую нервную систему. Например, кишечнополостные имеют самую примитивную нервную систему в виде нервной сети, тем не менее они хорошо различают пищевые и непищевые частицы. Особую чувствительность у гидры вызывают объекты, содержащие глутатион, их привлекают даже такие организмы, которые содержат его в незначительных концентрациях. Чистый глутатион в виде очень слабого раствора вызывает у них пищевую реакцию. Актинии тоже «сознательно» отбрасывают непищевые частицы от рта, а пищевые целенаправленно подносят ко рту. Для опознания пищи у них могут служить такие вещества, как *пролин*, *тирозин*, *глутамин*.

Животные используют хеморецепцию при осуществлении и других жизненно важных действий. Такие биологические явления, как симбиоз, комменсализм и паразитизм, тоже связаны с хеморецепцией. Полихета рода *Arctonoe* является комменсалом морских звезд. Она легко находит

звезду по веществам, которые выделяются здоровой особью. Однако повреждённая звезда не привлекает полихету, наоборот, та избегает её, и, даже находясь с ней в симбиозе, покидаете её сразу же, если та получает травму. По-видимому, у травмированной или повреждённой звездвы вместе с гемолимфой выделяются вещества, свидетельствующие о её нездоровье.

Мирацидии трематод, например печёночного сосальщика, находят свой вид улиток довольно точно, ориентируясь по химическим веществам. В несвойственный вид они обычно не внедряются, выделяя его из близкородственных видов улиток.

Пресноводные клещи рода *Unionicola* тоже хорошо ориентируются по веществам, выделяемым из мантийной полости *Anadonta*. Если в воде нет моллюска, они плавают у поверхности, как только в водоёме появится моллюск, у клещей сразу наблюдается отрицательный фототаксис, они погружаются в глубину и прикрепляются к его жабрам.

Необычное химическое чувство имеет коралловый полип актиния, обитающий часто совместно с раком отшельником. Рак не остерегается находящихся на щупальцах стрекательных клеток актинии, так как защищён от них своим панцирем, но среди её щупалец часто свободно плавает рыбка из рода *Amphirion*, не подвергаясь атаке стрекательных клеток, которые в изобилии покрывают щупальцы, т.е. актиния чувствует присутствие «своей» рыбки. Другие виды, случайно заплыв в них, сразу же поражаются. По-видимому, слизь, покрывающая тела этого вида рыбок, подавляет реакцию выстреливания, несмотря на то, что они задевают книдоцилии. Возможно, сами стрекательные клетки обладают химическим чувством, и вещества слизи гасят реакции в самом начале. Без слизи этот вид рыб атакуется так же, как и другие виды.

Хеморецепторы у водных животных, за исключением членистоногих, не всегда известны. Обычно считают, что просто устроенные водные животные (кишечнополостные, плоские, круглые, кольчатые) обладают хемочувствительностью за счёт покровных эпителиальных клеток тела (к ним подходят нервные окончания) или каких-то частей тела. Вполне возможно, что известные механорецепторы у них тоже реагируют на специфические вещества, посылая сигнал в центральную нервную систему, если она есть.

Моллюски имеют более-менее оформленные органы химического чувства – *осфрадии*, находящиеся в мантийной полости. У двустворчатых они анализируют поток пищевых частиц, который поступает через входной сифон в мантийную полость и с помощью мерцательного эпителия жабр и ротовых лопастей продвигается ко рту. В ряде случаев они же

помогают определить и присутствие врагов. Например, морской гребешок (*Pecten*) чувствует приближение морской звезды, его врага, и уплывает от неё подальше.

Их анализирующая система довольно чувствительна, например головоногие ощущают пригодность объектов к пище с помощью присосок на руках. Хинин для них более горек, чем для человека, даже при концентрации в 100 раз ниже.

У полихет неплохо оформлен нухальный орган. Раки имеют систему вкусовых рецепторов на ротовых частях, антеннулах, внутренней поверхности клешней. Чувствительность к органическим веществам очень высокая. Так, глутаминовую кислоту они чувствуют в концентрации 5×10^{-5} М, столь же чуствительны они ко многим другим аминокислотам и аминам, но специфичность рецепторов отсутствует.

Дождевые черви покровами ощущают изменение pH среды и по вкусу различают даже близкородственные виды растений.

Контактные хеморецепторы сухопутных насекомых

Контактные хеморецепторы сухопутных членистоногих составляют периферический отдел вкусового анализатора, осуществляющего оценку пригодности субстрата для питания. Большое значение они имеют и при выборе места для яйцекладки. Места раположения рецепторов разнообразны, наиболее часто они располагаются на ротовых частях, кончиках лапок, антеннах и яйцекладе. Число контактных хеморецепторов на теле одного насекомого может достигать нескольких тысяч. Например, у синантропных мух наибольшее число вкусовых сенсил (3 120 у мухи *Phormia regina*) расположено на всех шести ногах, а на ротовом аппарате их около 300.

Трихоидные сенсиллы являются простейшими контактными хеморецепторами и наиболее изученными хеморецепторами насекомых. Восприятие химических раздражителей осуществляется хеморецепторными нейронами, посылающими свои дендриты к вершине волоска. В отличие от простейшей механорецепторной трихоидной сенсиллы, которая имеет лишь один чувствительный нейрон, хеморецепторная сенсилла может иметь несколько нейронов (рис. 56). При этом если чувствительных нейронов три и более, то из них один является механорецепторным и обозначается как *М-нейрон*. Его дендрит не входит в волосок, оканчиваясь у его основания. Он возбуждается при изгибах волоска так же, как единственный нейрон механорецепторной сенсиллы. К химическим стимулам чувствителен только кончик волоска. Здесь находится *одно крупное отверстие* или *большое количество мелких отверстий*, через которые мо-

лекулы химического агента могут свободно проникать к рецепторной поверхности нейронов. Иногда на вершине волоска обнаруживаются капли вязкой жидкости, выступающей из отверстия.

Обычно в состав вкусовой сенсиллы входят 3 или 4 хеморецепторных нейрона. Один из них возбуждается растворами глюкозы, сахарозы и других углеводов; его называют *S-нейроном*. Другой нейрон реагирует на растворы солей и обозначается как *L-нейрон.* Третий хеморецепторный нейрон возбуждается при действии чистой воды; он, следовательно, является водным рецептором и обозначается как *W-нейрон.* Если хеморецепторных нейронов больше трёх, то в сенсилле появляется возможность дифференцировано реагировать на растворы солей, раздельно возбуждаясь анионами и катионами.

Возбуждение одного хеморецепторного нейрона сопровождается частичным торможением других нейронов, что способствует более чёткому выделению воздействующего стимула. В специальных опытах показали, что сахара тормозят активность *L*-нейрона, а высокие концентрации солей вызывают заторможенное состояние в *S*-нейроне, но резко горькое вещество – хинин – подавляет активность обоих нейронов. Амплитуда рецепторного потенциала и частота нервных импульсов в *L*- и *S*-нейронах пропорциональны концентрации соли или сахара в растворе, действующем на кончик волоска.

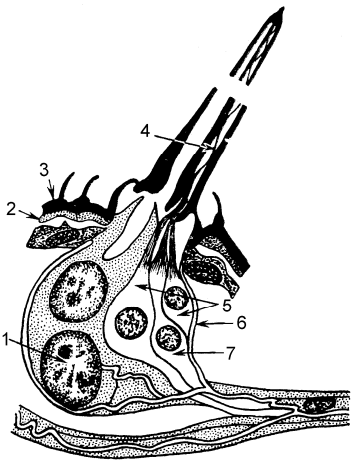


Рис. 56. Схема хеморецепторной сенсиллы мухи *Phormia regina* (по Detheir, 1955):
1 – ядро; *2* – эпидермис; *3* – кутикула; *4* – дендрит;
5 – хеморецепторные нейроны; *6* – трахеола; *7* – механорецепторный нейрон

Возбуждение разных нейронов вызывает разные пищевые реакции у мухи. Развертывание хоботка и начало питания, т.е. положительная пищевая реакция, регистрируется при возбуждении *S*-нейрона. Такая же реакция наблюдается при возбуждении *W*- и L_1-нейронов (возбуждаются катионами, *L* – анионами) действием воды или хлористого натрия в низких концентрациях. Высокая концентрация растворов соли (0,5–1 М), возбуждая *L*- и L_1-нейроны, вызывает отрицательную пищевую реакцию: хоботок складывается, и муха активно противодействует его развёртыванию.

При контакте сенсиллы со смешанным раствором вариант пищевой реакции определяется центральной нервной системой, которая интегрирует информацию от различных рецепторов и хеморецепторов. В некоторых случаях происходит извращение нормальной реакции. Например, если длительное время мух лишать воды, то они начинают принимать растворы солей в более высокой концентрации, но, получив небольшое количество воды, снова отвергают эти растворы.

Контактные механохеморецепторные трихоидные сенсиллы, имеющие *L*-, *S*-, *W*- и *M*-нейроны, обнаружены у многих других насекомых. Например, гусеницы тутового шелкопряда *Bombyx mori* на каждой максилле имеют две вкусовых сенсиллы – медиальную и латеральную. В медиальной сенсилле выявлены два *L*-нейрона, *W*-нейрон и особая хеморецепторная клетка, которая чувствительна к горьким веществам, присутствующим в растениях. В этих сенсиллах имеются рецепторные клетки, реагирующие на вещества, являющиеся для гусениц пищевыми репеллентами или аттрактантами. У гусениц других видов чешуекрылых специализация хеморецепторных нейронов может несколько отличаться, но общий план организации вкусовых сенсилл примерно такой же, как у тутового шелкопряда.

По сравнению с хеморецепторами позвоночных, хеморецепторные сенсиллы насекомых редко реагируют на искусственные вещества, имитирующие сладкий или горький вкус. Например, сахарин не стимулирует *S*-нейроны хеморецепторов и не воспринимается насекомыми как сладкий продукт. Тауматин – белок, очень сладкий на вкус для человека, тоже не признается насекомыми. Медоносные пчелы малочувствительны к хинину и некоторым другим горьким соединениям. Следовательно, по оценке вкусовых качеств различных веществ насекомые сильно отличаются от позвоночных.

Дистантные хеморецепторы и обонятельный анализатор сухопутных насекомых

Насекомые обладают сильно развитым обонятельным аппаратом. Обоняние помогает им отыскивать пищу или место для яйцекладки, ориентироваться на суше или в воде. Кровососущие насекомые руководствуются обонянием при поиске хозяев. Самки комаров реагируют на человека на расстоянии нескольких, возможно десятков, метров, а комаров *Aedes sp.* – менее 5 м, причем запах служит наиболее «дальнодействующим» ориентиром, а с меньшего расстояния вступают в действие другие ориентирующие факторы – тепло, влажность и визуальные стимулы. У общественных насекомых обонятельные стимулы обеспечивают химическую регуляцию полового созревания и общение между особями одной колонии. Но особенно важную роль обоняние играет в половом поведении насекомых, так как для многих из них запах полового феромона служит основным средством отыскания, опознания и встречи полов для размножения.

Дистантные хеморецепторы, воспринимающие запахи, у насекомых представлены разного рода обонятельными сенсиллами, расположенными на антеннах, а иногда и на околоротовых придатках (максиллярных щупиках). У некоторых насекомых чувствительность к запахам исчезает после удаления дистальных члеников обеих антенн. Но у кровососущих комаров рецепторы, воспринимающие запах CO_2, находятся на максиллярных щупиках.

Известно 5 основных типов обонятельных сенсилл насекомых. Из них на антеннах могут располагаться: трихоидные, базиконические, целоконические и плакоидные сенсиллы, а максиллярные щупики снабжены особыми дистантными хеморецепторами – булавовидными сенсиллами.

На антеннах в большом количестве обычно имеются трихоидные обонятельные сенсиллы. Они имеют длинный волосок, стенки которого пронизаны многочисленными порами (до 1 500–2 500 на одном волоске). Количество нейронов варьирует в широких пределах у разных групп насекомых. Так, у бабочек каждая сенсилла обслуживается 2–3 нейронами, а у некоторых клопов – 50–60. В отличие от контактных хеморецепторов, трихоидные обонятельные сенсиллы не имеют механорецепторных клеток. Однако у бабочек они обязательно содержат нейроны, избирательно реагирующие на половые феромоны, поэтому в числе и расположении трихоидных сенсилл на антеннах чешуекрылых наблюдается явный половой диморфизм.

Базиконические обонятельные сенсиллы также располагаются на антеннах. Они на своей кутикулярной поверхности имеют шиловидный выступ, снабженный порами (рис. 57, *А*). В полости этого выступа нахо-

дятся многочисленные разветвления дендритов. Обычно базиконические обонятельные сенсиллы имеют от 2 до 5 нейронов; только у прямокрылых и палочников их бывает значительно больше (рис. 57, *А*). У некоторых видов общее число базиконических сенсилл на антенне может превышать количество трихоидных и быть очень большим, например у слепня *Tabanus bromius* оно достигает 65 000. Иногда базиконические сенсиллы образуют крупные скопления на члениках антенн.

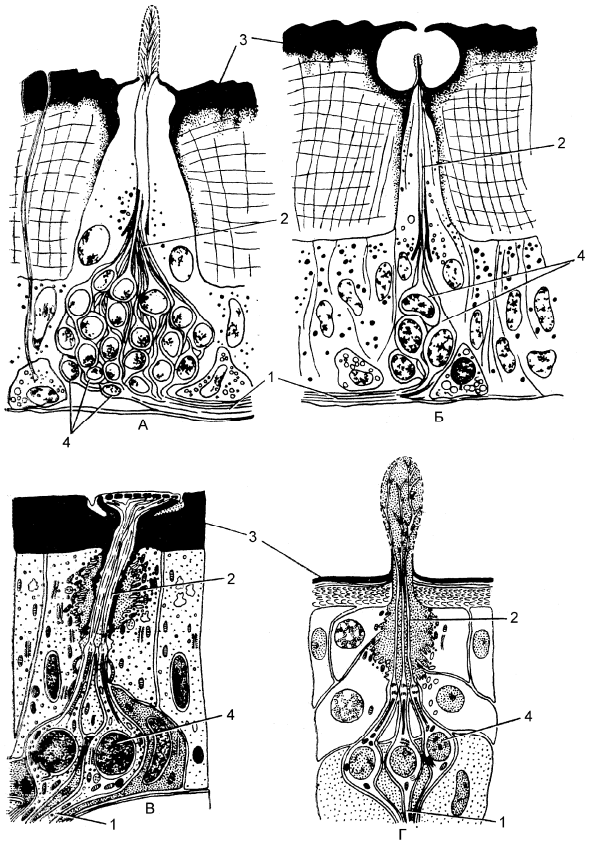


Рис. 57. Некоторые типы обонятельных сенсилл насекомых (по Иванову, 1966; Елизарову, Чайке, 1972; Slifer et al., 1959): *А* – базиконическая сенсилла на антеннах саранчи; *Б* – целоконическая сенсилла на антеннах саранчи, *В* – плакоидная сенсилла на антеннах жука-плавунца; *Г* – булавовидная сенсилла на максилярных щупиках комара. *1* – аксоны; *2* – дендриты; *3* – кутикула; *4* – хеморецепторные нейроны

Целоконические обонятельные сенсиллы также располагаются на антеннах и представляют собой узкие желобчатые конусы, погруженные в кутикулу (рис. 57, *Б*). Общее число таких сенсилл на антенне невелико, не более 400–460. Следует отметить, что рецепторы этого типа способны реагировать не только на запахи, но и на температурные воздействия или изменения влажности. У всех хеморецепторных сенсилл стенки конуса пронизаны порами, а на его вершине расположено небольшое отверстие. Каждая целоконическая сенсилла иннервируется 3–5 чувствительными клетками, дендриты которых направляются к вершине конуса.

На антеннах равнокрылых, жесткокрылых, ручейников и перепончатокрылых выявлены *плакоидные сенсиллы*. Их воспринимающая поверхность представлена кутикулярной пластинкой, пронизанной порами (рис. 57, *В)*. Плакоидные сенсиллы могут обслуживаться разным числом нейронов, например у жука-плавунца и ручейников только двумя нейронами, у пчелы 12–18. Число плакоидных сенсилл на одной антенне может быть очень большим, так, у рабочей пчелы их 6 000, а у трутня 30 000.

Булавовидные сенсиллы обычно находятся на дистальных члениках максиллярных щупиков у комаров (Culicidae), москитов (Phlebotomidae) и слепней (Tabanidae). Восприятие химических раздражителей в такой сенсилле осуществляется через тонкостенный вырост кутикулы, перфорированный мелкими порами (рис. 57, *Г*). Каждая сенсилла иннервируется 2–4 чувствительными клетками. Число сенсилл на одном максиллярном щупике варьирует от 30 до 300. Электрофизиологическими опытами доказано, что нейроны булавовидных сенсилл реагируют на действие CO_2.

Механизм хеморецепции

Следует отметить, что единой теории химической рецепции нет. Вероятно, в этом процессе участвует несколько различных взаимодействий, происходящих у поверхности клетки (дендрита нейрона). Ясно, что общее химическое чувство связано с деполяризующим влиянием разнообразных агентов на возбудимые клетки. Даже простейшие реагируют на различные неорганические ионы и кислоты. Но общее химическое чувство имеет длительный латентный период и относительно высокие пороги, так как ионы не всегда быстро проникают сквозь мембрану; поэтому процесс развивается медленно, в отличие от рецепции обоняния и вкуса.

При восприятии запаха на уровне дистантного хеморецептора происходит первичная дифференцировка обонятельных раздражителей. Этому способствует существование двух типов рецепторных нейронов: генералистов и специалистов. *Нейроны-генералисты* обычно обладают невысокой чувствитель-

ностью к запахам и отвечают на широкий набор химических соединений. *Нейроны-специалисты* реагируют только на одно соединение или на несколько родственных химических соединений. Обычно нейроны-специалисты настроены на восприятие пахучих веществ, которые имеют важное биологическое значение – запускают определенные поведенческие реакции. Это половые феромоны, пищевые аттрактанты и репелленты, углекислый газ.

Функциональные свойства нейронов-специалистов наиболее подробно изучены на примере восприятия бомбикола – полового феромона, который выделяется самками тутового шелкопряда *Bombyx mori.* Нейроны, воспринимающие запах бомбикола, находятся в двухнейронных трихоидных сенсиллах на антеннах самцов этого же вида. Обонятельный порог у шелкопряда составляет всего 10^2 мол./см^3 бомбикола в воздухе. Для сравнения: масляную кислоту пчела начинает чувствовать при концентрации 10^{11} мол./см^3. Специфичность нейронов по отношению к бомбиколу довольно высокая, и к ближайшим его изомерам хеморецепторы в 100–1000 раз менее чувствительны. Для возбуждения нейрона-специалиста достаточно одной молекулы феромона. У самцов тутового шелкопряда обонятельные сенсиллы достигают теоретически возможного предела чувствительности, т.е. одна молекула пахучего вещества в состоянии вызвать один импульс нейрона. Поведенческий ответ самца в виде характерного дрожания крыльев возникает только при возбуждении примерно 200 нейронов.

Восприятие химических агентов рецепторными нейронами предполагает наличие в дендритах специальных акцепторов, устанавливающих тесную связь с молекулами раздражителя или с их функциональными группами. По-видимому, такими акцепторами служат белки, входящие в состав цито-плазматической мембраны дендрита.

Аксоны нейронов, находящихся в обонятельных рецепторах антенн, собираются вместе и образуют чувствительный корешок антеннального нерва, который направляется в дейтоцеребрум. Многие клетки дейтоцеребрума дают импульсные реакции на запаховые раздражители. Среди этих клеток наибольшее внимание исследователей привлекают нейроны, реагирующие на запах полового феромона. На другие запахи они дают очень слабую реакцию. Очевидно, в нервной системе насекомых существуют изолированные пути для проведения возбуждения от нейронов-специалистов к ассоциативным и двигательным клеткам.

Вкусовая рецепция

Вкусовая рецепция обслуживается главным образом котактными хеморецепторами и может зависеть как от катионов, так и от анионов. На-

пример, NaCl и $NaSO_4$ являются солёными для животных, в то же время у $NaNO_3$ и $NaHCO_3$ другой вкус. Следует отметить, что в чистом виде для человека солёный вкус имеет только NaCl, все другие соединения натрия обладают дополнительными вкусами. Для многих животных вкус хлорида (соленость) может сильно варьировать и зависеть от катиона и аниона. У мясной мухи чувствительность к анионам понижалась в следующей последовательности: $I > Br > SO_4 > Cl$.

Сладкий вкус (для человека) присущ многим органическим соединениям (сахар, спирт, альдегиды, кетоны, амиды, эфиры, аминокислоты и т.д.) и некоторым неорганическим веществам (например, солям бериллия и свинца). Сладкий вкус для человека и беспозвоночных может быть различным. Так, из 34 исследованных веществ 30 оказались сладкими для человека и лишь 9 из них – для пчелы. Такие сладкие для человека вещества, как *манит*, *сорбит*, *ксилоза*, *галактоза*, *мелибиоза*, для пчёл совершенно не сладкие и ими отвергаются.

Горький вкус чувствуют многие позвоночные, а беспозвоночные к таким веществам относятся неоднозначно. Таким вкусом обладают вещества различного строения: соли калия, магния, аммония, следующие органические вещества (хинин, кофеин, стрихнин, никотин), соединения имеющие группы $(NO_2)>2$ (≡N, =N≡, –SH, –S, –S–S–, CS–). Многие из таких веществ отвергаются насекомыми. Они также избегают спирты, альдегиды, кетоны. Было установлено, что отрицательное действие возрастает с удлинением углеводородной цепи: до 5 углеродных атомов изменения в ряду веществ незначительные, а дальше чувствительность мух резко возрастает. Возможно, что низкомолекулярные вещества воздействуют через водную фазу чувствительной клетки, а вещества с более длинной цепью углеродных атомов – через липидную. В то же время разветвление цепи повышает вкусовой порог, а наличие второй OH-группы уменьшает стимулирующую способность вещества. Многие вещества имеют смешанный вкус.

Во всех контактных хеморецепторах независимо от их устройства обнаруживают градуальные электрические ответы. Вероятно, это обусловлено изменением ионной проницаемости клеточных мембран, которые содержат высокоспецифичные рецепторные молекулы.

ЗРЕНИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Значение органов зрения для животных так же велико, как и значение других рецепторных систем. С помощью органов зрения происходит ориентация в пространстве днём и ночью, узнавание особей своего вида, пищи, зачастую без зрительного контакта не обходится и половая коммуникация. По оценке ряда исследователей, фоторецепторы, как и глаза в целом, возникали в ходе эволюции животного мира совершенно независимо не менее 60 раз. Фоторецепция и зрение осуществляется благодаря наличию у животных фотохимической реакции, происходящей в особых веществах, находящихся на мембранах светочувствительных рецепторных клеток, при попадании на них электромагнитных волн с длиной волны в области от 200 до 1 000 нм. Наиболее эффективная для зрения область электромагнитных волн лежит в диапазоне от 300 до 750 нм.

Зрительные пигменты

Чувствительность к свету как у позвоночных, так и у беспозвоночных обусловлена зрительным пигментом, находящимся на мембранах дендрита фоторецепторной клетки, независимо от типа самой рецепторной клетки. Химическим веществом, поглощающим лучистую энергию и выделяющим в ответ свободную, является *родопсин* – соединение, состоящее из каратиноида ретиналя (производного витамина А) и белка опсина. Молекулярный вес родопсина 28 000–40 000 ед., диаметр молекулы 40–50 Å. Он располагается в один слой на мембранах рецепторных органелл. Под действием света ретиналь переходит из 11-цис конфигурации в 11-транс конфигурацию. Затем происходит диссоциация ретиналя и опсина, что приводит к обесцвечиванию пигмента, после чего пигмент в темноте или при уменьшении света регенерируется. Однако этот процесс наблюдается не у всех животных, у многих членистоногих, головоногих и других моллюсков цепь реакций не приводит к обесцвечиванию, а заканчивается образованием промежуточного продукта, аналогичного метародопсину 1, и поэтому потери цвета или «выцветание» пигмента не происходит.

Расположение органов зрения на теле беспозвоночных

Низшие животные не имеют однообразной схемы расположения органов зрения. В аборальном органе чувств гребневиков находятся и фо-

торецепторы, у гидромедуз и сцифомедуз глазки находятся по краю зонтика. Плоские свободноживущие ресничные черви турбеллярии также имеют разнообразные места расположения фоторецепторных органов. У некоторых сотни пигментных фоторецепторных бокалов разбросаны в эпидермисе по всему телу, у других они углублены внутрь мозговой оболочки. Моллюск хитон имеет раковинные глаза или эстеты, которые в громадном количестве пронизывают раковину. Расположение глаз у двустворчатых моллюсков также разнообразно: глаза у мидии находятся на передней части тела, у морских гребешков они располагаются по краю мантии, а у роющих (р. *Laternula*) – на специальных глазных щупальцах вокруг отверстий сифонов.

Скопление светочувствительных клеток имеется на конце каждого луча у морских звёзд, а у голотурий – на щупальцах. Подвижные полихеты обладают несколькими парами глаз на головных сегментах, в то время как сидентарные имеют их на сегментах тела и даже на жабрах. Медицинская пиявка, относящаяся к малощетинковым червям, кроме пяти пар головных глаз, имеет по семь пар глазков на каждом из 21 сегменте тела.

Головоногие моллюски, кроме основных камеральных глаз, имеют светочувствительные парольфакторальные пузырьки, или эпистеллярные тельца.

Основой зрения и фоторецепции являются фоторецепторные клетки. Они имеют структуры, увеличивающие площадь поверхности, на которой помещается фотопигмент. Фоторецепторные клетки делятся на два основных класса в соответствии с тем, связаны структуры, увеличивающие площадь для пигмента, с базальным тельцем ресничек (цилий) или нет. Специальные исследования показали, что у вторичноротых беспозвоночных и позвоночных фоторецепторные элементы клетки развились из ресничек или их модифицированных мембран. У остальных (кольчатые черви, моллюски, членистоногие и т.д.) фоторецепторные структуры, увеличивающие площадь поверхности, на которой помещается пигмент, не связаны своим происхождением с телом реснички. У них фоторецепторные органеллы типа микроворсинок образуют правильные ряды или рабдомы (рис. 58).

Фоторецепторные клетки не у всех животных чётко относятся к одному из этих типов. Так, у полихеты сем. Serpalidae на разных уровнях одной и той же клетки обнаруживают дефинитивные участки разного происхождения, т.е. относящиеся к обоим типам – ресничным и рабдомерным.

Медузы рода *Poliorchis* имеют микроворсинки рецепторных клеток тоже смешанного происхождения, т.е. у них мембраны рецепторных клеток образованы клеточной и ресничной мембранами, расположенными вперемешку.

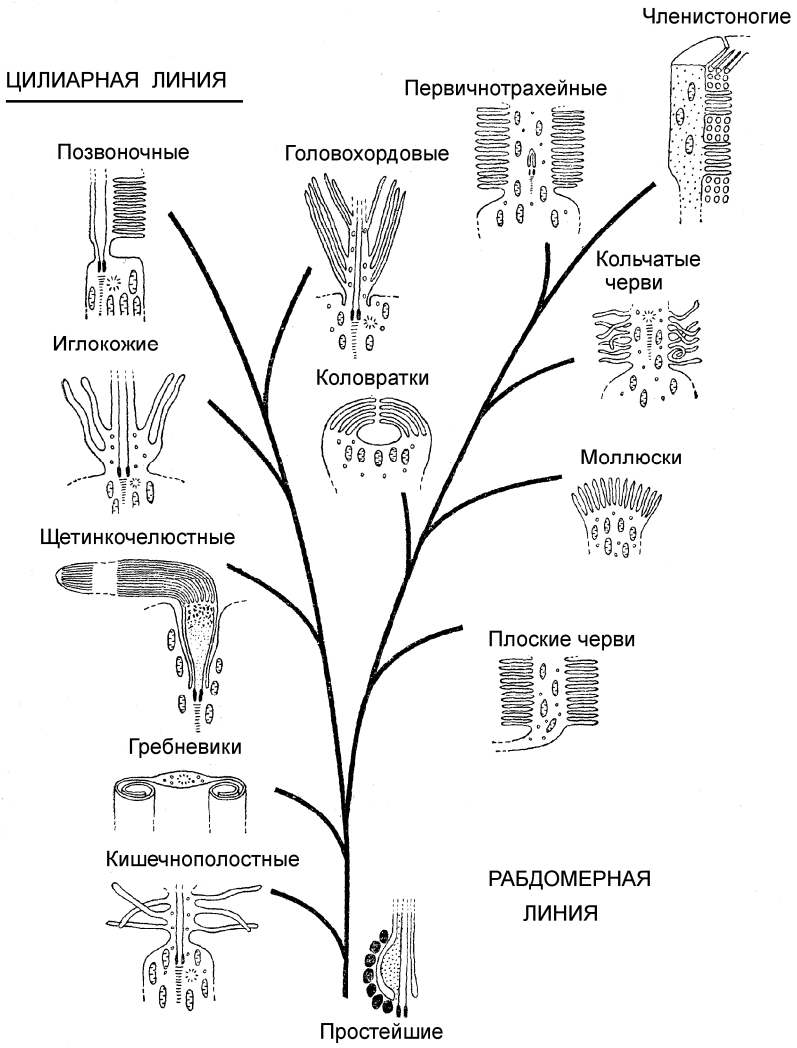


Рис. 58. Схематическое изображение фоторецепторных органелл отдельных групп «цилиарной» и «рабдомерной» линий эволюции (по Dobzhansky et al., 1973)

Гребневики рода *Pecten* имеют верхний слой глаза ресничного происхождения, а нижний – рабдомерного. Личинки плоского червя рода *Pseu-*

doceros используют два типа фоторецепторных клеток. Левый глаз у них состоит из 3 клеток рабдомерного типа и одной – ресничного, а правый – из одинаковых клеток рабдомерного типа.

Морфологическое разнообразие органов зрения беспозвоночных

Уровней организации фоторецепторных органов несколько. Когда фоторецепторные клетки имеют морфологическое оформление, т.е. объединяются в единый орган, их, в зависимости от строения, принято называть *глазки*, *глаза* и *сложные глаза* (рис. 59).

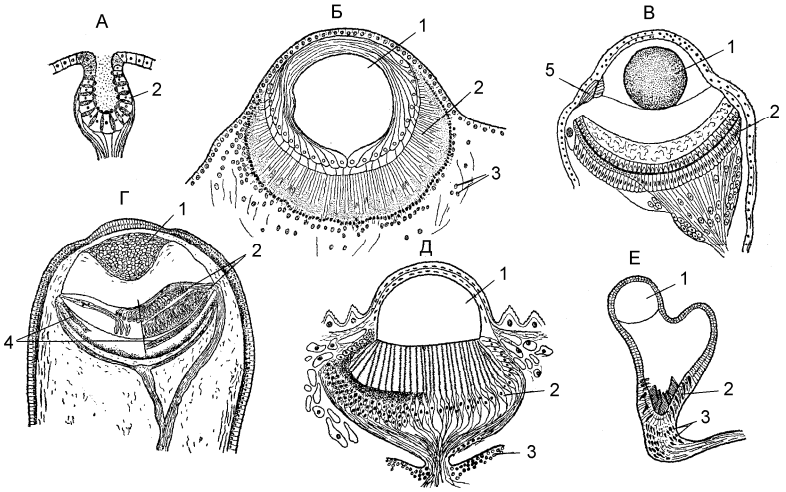


Рис. 59. Строение органов зрения у беспозвоночных: *А* – глазная ямка гидромедузы (по Догелю, 1960); *Б* – глаз медузы *Charybdea* (по Бергеру, 1955); *В* – глаз полихеты *Alciope* (по Ливанову, 1970); *Г* – мантийный глаз моллюска морского гребешка *Pecten* (по Дакину, 1962); *Д* – глаз перипата (по Дакину, 1953); *Е* – глаз килеиогого моллюска (по Гессе, 1958); *1* – линза; *2* – фоторецепторы; *3* – оптические интернейроны; *4* – отражающий слой (тапетум); *5* – аккомодационная мышца

Глазки – простейшие органы зрения, они дают информацию только об интенсивности и направлении света. В каждой систематической группе животных происхождение простых глазков было своеобразно, и их дальнейшее изменение в ходе эволюции шло своим путём, поэтому их морфология и информативность различается. Наиболее простые глазки представляют

собой участки пигментированного эпителия и встречаются они у медуз, но у сцифоидных медуз одновременно с ними имеются и более сложно устроенные глаза. Некоторые моллюски имеют уже более оформленные глазки в виде глазных бокалов, которые также встречается у медуз и плоских червей. Малощетинковые черви обладают светочувствительностью, но не имеют оформленных глазков, их фоторецепторные клетки разбросаны по всему телу. Такое же свойство имеют и более сложно устроенные членистоногие, например часть видов из класса паукообразных. Так, у иксодовых клещей могут отсутствовать оформленные фоторецепторные органы, светочувствительность имеется. Глазки могут быть инвертированные, т.е. в таких глазках световоспринимающая часть рецепторной клетки направлена от источника света, что наблюдается у ресничных плоских червей.

Когда над группой фоторецепторных клеток имеется светопреломляющая линза, то это морфологическое образование фоторецепторных клеток называют *глазом*.

Глаза встречаются в самых разных систематических группах животных: от низших – кишечнополостных, до высших – насекомых. Они могут быть устроены по-разному (рис. 59), но у беспозвоночных редко формируют хорошо сфокусированное изображение на рецепторных клетках. Наиболее сложно устроенные глаза называют *камеральными*, они встречаются у некоторых головоногих. Как у высших животных – млекопитающих, у осьминогов глаза могут иметь веки, подвижный зрачок, меняющий место положения хрусталик и сложную систему иннервации, имеющую связь с органами равновесия, что позволяет им фиксировать взгляд на объекте независимо от положения тела. Размеры камерального глаза головоногих могут достигать 40 см в диаметре. По числу рецепторных единиц он может превосходить глаз человека.

У других беспозвоночных хрусталик (светопреломляющая линза) обычно не меняет форму и располагается часто вплотную или очень близко к рецепторным клеткам. Такие глаза широко распространены у беспозвоночных. Согласно проведённым расчётам и измерениям, изображение на сетчатке (рецепторных клетках) не имеет чёткости, оно расфокусировано. Некоторые беспозвоночные для улучшения разрешающих параметров таких глаз образуют особую систему мышц, которая регулирует положение фоторецепторных клеток относительно линзы, качая их или оттягивая от неё. Животные с такими сравнительно просто устроенными глазами хорошо реагируют на перемещения объектов, вызывающих изменения освещенности рецепторных клеток. Хищные членистоногие, например пауки-волки и скакунчики, имея простые по устройству глаза, успешно ловят жертву, которая часто соразмерна с ними (мухи, клопы и т.д.).

Линза, прикрывающая некамеральные глаза, может образовываться по-разному. Например, роговица часто происходит из кутикулы. В других случаях наружная часть линзы происходит из покрова, а внутренняя часть, или «хрусталик», является новообразованием, что наблюдается у мягкотелых. Для улучшения фокусировки некоторые беспозвоночные производят линзу, имеющую разный коэффициент преломления в центре и по краям. Обычно в центре он выше, чем на периферии.

В простых по строению глазах может быть система так называемых «зеркал», которая представляет собой светоотражающие вещества находящиеся под рецепторными клетками. Они отражают прошедший сквозь рецепторы свет и повторно направляют его на фоторецептор, в результате чего происходит фактическое удвоение света, улавливаемого глазом, и повышается его светочуствительность. Такое явление используют обычно ночные пауки и сумеречные животные. Глаза у них поэтому кажутся светлыми. Некоторые ракообразные имеют в глазах двухслойное расположение рецепторных клеток. В этом случае линза фокусирует свет на одном слое рецепторов, а «зеркало», отражая свет, посылает его на другой, и вновь происходит удвоение света.

Рецепторные клетки обычно изолируются друг от друга специальными светонепроницаемыми пигментами. Этот пигмент находится в специальных клетках, расположенных между рецепторными. Пигмент в них может быть подвижным и менять своё расположение в зависимости от количества света, достигающего его.

ФОТОРЕЦЕПТОРЫ И ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР НАСЕКОМЫХ

Зрительный анализатор насекомых на разных этапах развития может иметь неодинаковое строение. В целом у насекомых встречается три типа органов зрения: латеральные глазки, дорсальные и фасеточные глаза.

Латеральные глазки (стеммы) характерны для личинок насекомых, развивающихся с полным превращением. Количество глазков, располагающихся по бокам головы, может быть от одного до 30 с каждой стороны. При небольшом количестве глазков каждый из них может иметь обособленное, практически независимое поле зрения. При метаморфозе они заменяются фасеточными.

Строение латеральных глазков разнообразно, у личинок пилильщиков латеральные глазки сходны с дорсальными глазками, а у гусениц чешуекрылых они больше напоминают омматидии фасеточного глаза. В одном глазке число сенсорных нейронов может достигать несколько тысяч, но, по-видимому, латеральные глазки часто не воспринимают форму предметов и реагируют только на перемещения светлых и темных пятен в их поле зрения. Лишь гусеницы некоторых чешуекрылых способны различать предметы по величине, форме и окраске.

Дорсальные глаза обычно встречаются вместе с фасеточными глазами. Чаще они обнаруживаются у хорошо летающих насекомых. Максимально их бывает только три, и располагаются они в этом случае в виде треугольника на лобно-теменной поверхности головы, но иногда срединный глазок исчезает и остаются только два боковых. Иногда редуцируются только боковые глазки и остаётся центральный (рис. 60).

Дорсальный глаз имеет *светопреломляющую линзу* (*хрусталик*), представляющую собой прозрачное двояковыпуклое утолщение кутикулы. Под линзой находятся прозрачные корнеагенные клетки, ретинальные сенсорные нейроны, образующие сетчатку (ретинулу), и пигментные клетки. По периферии сетчатки располагаются эпидермальные пигментные клетки, защищающие глазок от боковых лучей света (рис. 60).

На уровне сетчатки оптическая система дорсального глаза даёт полностью расфокусированное изображение предметов, поэтому не может быть и речи о восприятии формы предметов этими глазами. Очевидно, они выполняют какие-то иные функции.

Если освещение дорсальных глазков не вызывает поведенческий ответ насекомого, то выключение этих рецепторов отражается на поведе-

нии и, как правило, приводит к снижению подвижности насекомых. Особенно сильно подавляются двигательные реакции, возникающие в ответ на действие света. Вероятно, основная функция дорсальных глазков заключается в оценке абсолютной освещенности и ее изменений.

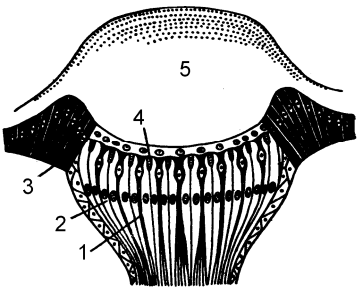


Рис. 60. Схема простого глаза (по Weber, 1966):
1 – пигментные клетки ретины; *2* – ретинальные клетки;
3 – пигментированная гиподерма; *4* – рабдом; *5* – хрусталик

Фасеточные глаза имеются почти у всех взрослых насекомых и у личинок насекомых с неполным превращением. У блох, вшей и веерокрылых наблюдается вторичное исчезновение этих глаз. Оптической единицей этого сложного глаза является *фасетка*, или *омматидий*. Число омматидиев в фасеточном глазе варьирует от нескольких сотен у рабочих муравьев до 28 000 у некоторых стрекоз и бабочек.

Светопреломляющий аппарат омматидия представлен *хрусталиком* и *кристаллическим конусом*, которые образуют светопроводящую часть омматидия (рис. 61). Имеется светоизолирующий аппарат, в его состав входят *главные пигментные клетки,* а также несколько ирисовых клеток, которые часто называют *побочными пигментными клетками.*

В пигментных клетках находятся гранулы светозащитных пигментов – оммохромов и птеринов. У ночных насекомых в ирисовых пигментных клетках наблюдаются перемещения гранул пигмента в зависимости от интенсивности освещения, времени суток и других факторов. В тёмное время суток пигментные гранулы перемещаются к вершине клетки, открывая доступ в омматидий не только параллельным, но и боковым лучам света. При этом чувствительность омматидиев к свету значительно увеличивается, и фасеточные глаза приспосабливаются к условиям сумеречного освещения. Во время световой адаптации гранулы

пигмента равномерно распределяются по цитоплазме клетки. При этом чувствительность омматидиев снижается, и глаза приспосабливаются к условиям яркого (дневного) освещения.

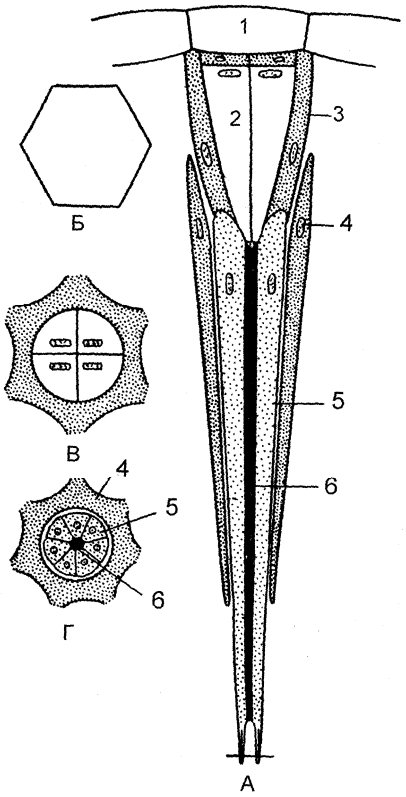


Рис. 61. Схема строения омматидия аппозиционного глаза на продольном (*А*) и поперечном разрезах (*Б–Г*) (по Имсу, 1980): *1* – хрусталик; *2* – хрустальный (кристаллический) конус; *3* – главные пигментные клетки; *4* – побочные (ирисовы) пигментные клетки; *5* – ретинальные (зрительные) клетки; *6* – рабдом

Ретинальная (зрительная) клетка, представляющая собой униполярный нейрон с коротким аксоном, является светочувствительной единицей омматидия. В каждом омматидии имеется 8–9 ретинальных клеток, рас-

положенных по кругу, подобно долькам апельсина. Из них одна или две клетки располагаются вне общей группы, смещаясь к базальной мембране, подстилающей дно глаза. Они называются *базальными клетками.* Ретинальные клетки образуют единый цилиндрический пучок – *ретинулу.* В центре этого пучка находится *рабдом* – продукт выделения ретинальных клеток, состоящий из отдельных рабдомеров (рис. 62). Каждый рабдомер сложен большим количеством микроскопических трубочек – *микровилл*, имеющих длину несколько микрометров и диаметр 0,05–0,25 мкм. Количество микровилл варьирует, например у пчелы имеется 75 000 микровилл, на их поверхности содержится 5×10^7 молекул зрительного пигмента. Он поглощает 50–70% света, попавшего на них.

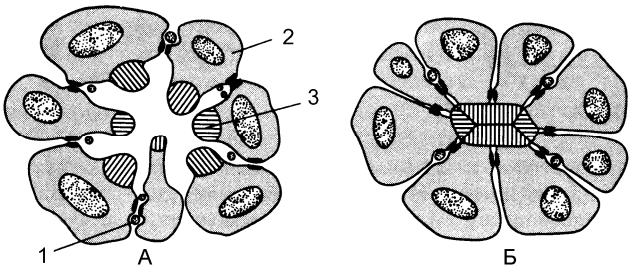


Рис. 62. Поперечные разрезы через ретинулы глаз насекомых с «открытым» (*А*) и «сомкнутым» (*Б*) рабдомами (по Boschek, 1986; Perrelet, Baumann, 1986): *А* – у мухи *Musca domestica*; *Б* – у пчелы *Apis mellifera*. *1* – вырост кристалического конуса; *2* – сенсорная клетка; *3* – рабдомер

В результате поглощения единичного кванта в темноадаптированной мембране ретинальной клетки открывается несколько ионных ворот, через которые внутрь клетки по градиенту концентрации обрушивается лавина ионов Na^+, вызывая заметную деполяризацию с пиком потенциала 0,5–1,5 мВ и длительностью 50–150 мс. При увеличении освещения частота квантовых потенциалов увеличивается вплоть до их слияния в один гладкий рецепторный потенциал.

Зрительные пигменты ретинальных клеток разных животных могут немного отличаться. Различия могут быть даже в пределах одного органа, т.е. у разных рецепторных клеток глаза. Каждому варианту пигмента соответствует свой максимум поглощения по длинам волн. Различия пигментов и, следовательно, максимума поглощения обусловлены несколькими факторами:

– различиями в хромофорах, т.е. в ретинальной группе;

– различиями в опсине, они чаще межвидовые;

– внутрисетчатыми, т.е. межклеточными, различиями в опсине.

Все эти различия приводят к тому, что животные видят по-разному. Обычно в фоторецепторах насекомых обнаруживаются 2–3 зрительных пигмента, различающихся по спектральной чувствительности. Например, в рабдомах глаз бражника *Deilephila elpenor* содержится 3 зрительных пигмента, имеющих максимумы поглощения в ультрафиолетовой, синей и зеленой частях спектра. Набор зрительных пигментов фасеточного глаза определяет особенности цветового зрения насекомых.

Аксоны большинства ретинальных клеток оканчиваются в первом ассоциативном центре, и только аксоны базальных клеток проходят во второй центр парных зрительных долей протоцеребрума. В каждой зрительной доле имеется 3 ассоциативных центра. Все они представляют достаточно сложные нервные массы, осуществляющие последовательную переработку зрительной информации. Короткие аксоны ретинальных нейронов обеспечивают возможность электротонической передачи градуального возбуждения от фоторецепторов в нервные центры.

Зрение насекомых

Фасеточные глаза насекомых не обладают способностью к *аккомодации*, т.е. не могут приспосабливаться к восприятию предметов на разных расстояниях. Многие исследователи считают насекомых «крайне близорукими» животными, так как у них выявлена обратно пропорциональная связь между расстоянием до рассматриваемого объекта и числом различимых деталей: чем ближе объект, тем больше деталей видит насекомое.

Зрительные образы в фасеточных глазах насекомых формируются из множества точечных изображений, создаваемых отдельными омматидиями. Острота зрения насекомых в конечном счёте зависит от угловой плотности омматидиев: чем больше омматидиев приходится на единицу выпуклой поверхности глаза, тем она выше.

Выжным свойством глаз для восприятия внешней картины при движении является способность различать мелькание света при большой частоте. Критическая частота мельканий, при которой эти флуктуации полностью сливаются, у большинства насекомых составляет от 40 до 80 вспышек в 1 с, но в фасеточных глазах быстролетающих насекомых она превышает 200 вспышек. Такая высокая критическая частота мельканий может рассматриваться как специальная адаптация к восприятию быстро сменяющихся зрительных образов во время полета.

В зрительных долях протоцеребрума имеются нейроны, избирательно реагирующие на размер, форму, характер движения и окраску зрительно-

го стимула. Такие узкоспециализированные нейроны являются *детекторами зрительных раздражений.* Для улучшения качества воспринимаемого избражения в ассоциативных центрах многих насекомых существуют детекторные нейроны, чувствительные к движению объектов только в каком-либо одном направлении, причем движение в противоположную сторону не возбуждает их или даже тормозит спонтанную импульсацию. В мозге некоторых дневных насекомых найдены такие нейроны, которые возбуждаются только при движениях объектов одного цвета. У бабочек чувствительные к цвету детекторы движения участвую и в запуске пищевого поведения.

Фасеточные глаза позволяют насекомым воспринимать *форму предметов*, о чём можно судить по некоторым поведенческим реакциям насекомых. Так, мухи, пчелы и дневные бабочки спонтанно предпочитают садиться на фигуры с более сложным контуром, явно отличая их от таких простых фигур, как круг, квадрат или треугольник.

Зрительные стимулы для многих насекомых являются важнейшим средством ориентации. Даже простой свет может служить признаком открытого пространства, за которым нет препятствий к свободному полету. Хорошо известное явление прилёта ночных и сумеречных насекомых на горящую лампу, по-видимому, тоже основывается на использовании света как признака открытого пространства. Самка комара после переваривания крови проявляет положительный фототаксис: она стремится к свету, сигнализирующему о выходе из убежища в свободное пространство, где можно найти подходящий водоем для откладки яиц. И наоборот, насосавшаяся крови самка комара проявляет отрицательный фототаксис и стремится от света в темноту, потому что ей необходимо отыскать укрытое от ветра убежище с повышенной влажностью для переваривания крови.

Необычной способностью обладают зрительные клетки членистоногих (насекомых, ракообразных и пауков). Это способность ориентироваться по плоскости поляризации света. При такой ориентации поляризация света, воспринятая специальными фоторецепторами, позволяет определить положение солнца на небе даже когда оно скрыто облаками.

Фасетированные глаза многих насекомых обладают *цветовым зрением*, которое основано на использовании двух или трех светоприёмников, т.е. ретинальных клеток, имеющих на поверхности мембран фотопигменты, различающиеся по спектральной характеристике. Следовательно, спектральная чувствительность светоприемника определяется свойствами зрительного пигмента и условиями проникновения света к фоторецепторам.

Для различения цветов необходимо присутствие минимум двух светоприемников. Если у насекомого только один светоприемник в фасеточных глазах, то оно не способно к цветовому зрению, как термиты *Anacanthotermes ahngerianus*. Максимальная чувствительность единственного светоприемника термитов проявляется при излучениях с длиной волны около 500 нм (рис. 63, *А*). Довольно много видов насекомых имеют два светоприемника и способны к цветовому зрению, например муравьи, жуки-бронзовки с максимумами чувствительности около 350 нм и 500 нм (рис. 63, *Б*). Дневные насекомые, питающиеся на цветах, часто имеют три светоприемника (пчелы, шмели, бражники и дневные бабочки). Например, у шмеля *Bombus distinguendus* ультрафиолетовый светоприемник проявляет максимальную чувствительность при 365 нм, синий – 440–450, зеленый – 540–550 (рис. 63, *В*).

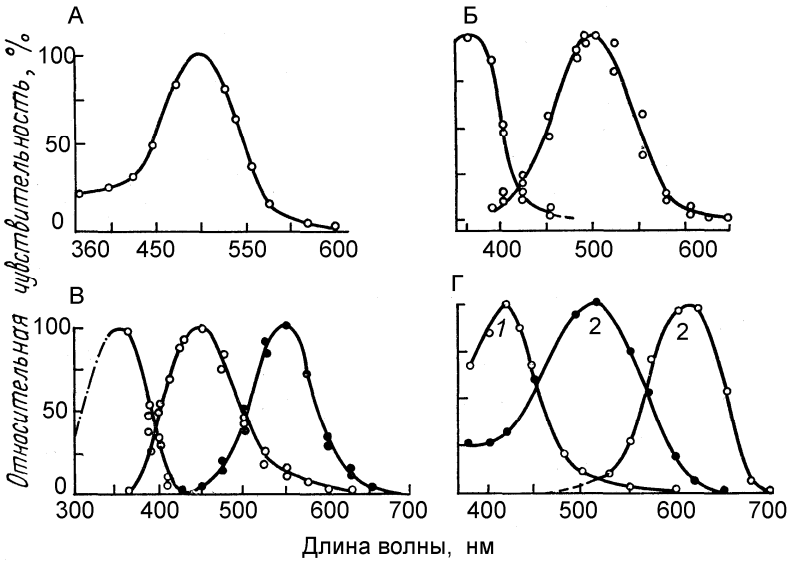


Рис. 63. Кривые спектральной чувствительности светоприёмников фасеточных глаз насекомых (по Мазохину-Поршнякову, 1967): *А* – термиты *Anacanthotermes ahngerianus*; *Б* – жуки-бронзовки *Cetonia aurata* и *Potosia metallica*; *В* – шмель *Bombus distinguendus*; *Г* – стрекоза *Libellula quadrimaculata*. *1* – единственный приёмник цветослепой верхней половины глаза; *2* – два приёмника в цветоразличающей нижней половине глаза

Таким образом, система цветового зрения насекомых может быть *дихроматической* или *трихроматической*. В природе есть и такие насеко-

мые, у которых разные части глаза видят по-разному. Так, у стрекозы *Libellula quadrimaculata* единственный светоприемник верхней половинки глаза имеет максимум светочувствительности в области 420 нм, а в нижней его половинке найдены 2 светоприемника с пиками чувствительности при 515 и 610 нм (рис. 63, *Г*). В глазах этой стрекозы верхние цветослепые омматидии крупнее нижних омматидиев, обладающих цветовым зрением.

Наиболее подробно изучался спектр воспринимаемых излучений, разграничиваемых фасеточными глазами, у медоносной пчелы *Apis mellifera.* Было показано, что пчелы могут реагировать на излучения в диапазоне от 300 до 650 нм. В отличие от глаза человека, для которого видимая часть спектра составляет 400–800 нм, глаз пчелы воспринимает ультрафиолетовые лучи (300–400 нм), но не воспринимает красное и дальнее красное излучение (650–800 нм). Следует отметить, что высокая чувствительность фасеточных глаз к ультрафиолетовому свету проявляется у всех насекомых, а некоторые, например дневные бабочки и мухи, реагируют и на красный свет.

Согласно исследованиям, в пределах видимой части спектра фасеточный глаз пчелы разграничивает 4 основных цвета:

1. Пчелиный желтый (650–500 нм), охватывающий область, в которой глаз человека различает оранжевые, желтые и зеленые лучи.

2. Пчелиный сине-зеленый (500–480 нм), полностью совпадающий с аналогичной областью в спектре, воспринимаемым человеком.

3. Пчелиный синий (480–400 нм), соответствующий синим, голубым и фиолетовым оттенкам в цветовом зрении человека.

4. Ультрафиолетовый (400–300 нм), не воспринимаемый человеком.

Исследования Г.А. Мазохина-Поршнякова (1965, 1969) показали, что пчелы способны к более точной дифференцировке цветовых оттенков, входящих в какой-нибудь основной цвет. Они могут различать даже такие близкие цвета, как желтый и оранжевый или желтый и зеленый.

Поведенческие эксперименты доказали большую сложность и широкие возможности цветового зрения насекомых. Пчелы и другие насекомые-опылители могут увидеть на цветках ультрафиолетовые рисунки, скрытые от взора человека. Доказана способность пчел различать предметы по их окраске даже в условиях разного освещения, использовать сочетания окрасок в качестве отличительного признака многоцветных объектов и обобщать зрительные образы по таким признакам, как «новизна окраски» или «двуцветность».

ЭНДОКРИННЫЕ СИСТЕМЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Эндокринная система – это система органов, продуцирующая биологически активные вещества в кровь, тканевую жидкости. Эти вещества принято называть гормонами, они оказывают регулирующее влияние на органы, отделы и организм в целом.

Гормоны вырабатываются специализированными клетками и оказывают регулирующее действие на другие клетки-мишени, независимо от того, далеко или близко они расположены от места выработки гормона, и от способа его доставки к клеткам-мишеням (специализированным по чувствительности и реакциям) – кровью или внеклеточной жидкостью путём диффузии.

Все клетки, вырабатывающие гормоны, можно назвать эндокринными регуляторными клетками, а их совокупность – эндокринной регуляторной системой. Эндокринные клетки не во всех случаях образуют более-менее оформленные, компактные железы. Наиболее часто у низших животных они рассеяны по организму. Некоторые физиологи разделяют эндокринные железы по расстоянию от места выработки до клеток-мишеней.

Гормоны дальнего действия обычно переносятся кровью и называются *телегормонами*. Современные беспозвоночные не так уж велики, и телегормоны не у всех достаточно чётко можно отделить от других групп. Гормоны, достигающие клетки-мишени простой диффузией, проникают на небольшое расстояние; их называют *парагормонами*. Большинство гормонов беспозвоночных относится к этой группе.

Параллельно предлагается делить гормоны по органу или ткани, в которой они вырабатываются. Так, гормоны, продуцируемые нервными клетками, именуются *нейрогормонами*; вырабатывающиеся в кишечнике, – *энтеринами* и т.д.

В животном царстве наиболее распространенными гормонами являются нейрогормоны, которые выделяются окончаниями аксонов химических синапсов в синаптическую щель; называются они медиаторами. Нейрогормоны имеются у всех животных, обладающих нервной системой, а сама нервная система является мощной «фабрикой» нейрогормонов.

Наряду с этой системой у животных есть образования, которые тоже выделяют гормоны, – железы внутренней секреции. Выработка гормонов у высокоорганизованных животных может находиться под контролем

центральной нервной системы, которая, в свою очередь, зависит от гормонов.

У беспозвоночных преобладающее количество гормонов вырабатывается клетками нервных ганглиев, поэтому и взаимосвязь с центральной нервной системой огромная. У животных, не только беспозвоночных, нет двух раздельных координационных систем (как ещё недавно считали), т.е. нервной и эндокринной, а есть лишь один коммуникативный регуляторный интегративный аппарат, деятельность которого осуществляется двумя способами – проводниковым и гормональным.

Возникновение эндокринной системы

Вероятно, что биологически активные вещества типа гормонов появились ещё до образования многоклеточных, так как некоторые из них, например ацетилхолин, есть у микробов, низших растений и простейших. Его обнаруживают в разных эволюционно удалённых группах живых организмов. Медиаторная функция ацетилхолина появилась в каждой ветви эволюции самостоятельно среди и первичноротых, и вторичноротых. Ацетилхолин и сейчас имеется у некоторых растений (крапива), где он осуществляет защитную функцию. Установлено, что в яде, выделяемом из волосков крапивы, его содержится до 5%, хотя у простейших он выполняет роль местного активатора движения ресничек.

Серотонин тоже широко распространён в живой природе, его предшественники найдены у растений: например ауксин регулирует рост, а у некоторых растений играет защитную роль вместе с ацетилхолином (крапива). У беспозвоночных он может выполнять как защитную (у пчелы, медузы в щупальцах, в задней слюнной железе осьминога и у скорпиона), так и медиаторную роль в разных эволюционных группах животных.

Катехоламины (производные фенилаланина) имеются у инфузорий, в нервных клетках гидры и актинии, а также у плоских червей, немертин и в других систематических группах, в том числе и у вторичноротых.

Вероятно, эти три названных гормона не всегда несли медиаторную функцию, так как они всегда обнаруживаются на стадиях эмбриогенеза, например в дробящихся яйцах немертин, полихет, моллюсков, иглокожих, где выполняют регуляторную функцию, обеспечивая нормальное протекание клеточного цикла. Позже они, вероятно, приняли на себя функцию регуляции двигательной активности ресничек, мышечных волокон и, в конце концов, стали первыми медиаторами или гормонами общего назначения.

Так, у губок, самых примитивных многоклеточных животных, в мезенхиме имеются макромолекулярные соединения, характерные для со-

единительной ткани более высокоорганизованных животных, а также ряд малодифференцированных клеток, среди которых есть амебоидные, перемещающиеся. По-видимому, некоторые клетки мезенхимы губок обладают секреторной активностью, так как у них обнаруживаются такие вещества, как ацетилхолин, серотонин, в то время как нервной системы ещё нет. Вероятно, у них нет и специализированных эндокринных клеток, хотя основа химической сигнализации уже заложена, так как найденные вещества, по сути, являются гормонами.

Нервная система появляется у кишечнополостных, поэтому у них есть и элементы внутренней секреции. Специальные исследования по сравнительной нейрологии гидры показали, что первоначально нервные клетки функционировали как нейросекреторные и регулировали рост и форму. Затем, в ходе эволюции, клетки стали вытягиваться, образовывать аксоны, через которые секрет стал подводиться к клеткам-мишеням точнее, т.е. появился проводниковый механизм. Приведенные примеры указывают на то, что эндокринный механизм регуляции функций возник раньше проводникового. Тем не менее у высокоорганизованных животных, таких как кольчатые черви, моллюски (за исключением головоногих), очень долго не могли найти эндокринных желез эпителиального происхождения, фиксировали лишь нейроэндокринную систему, связанную с центральной нервной системой. Лишь с открытием ранее неизвестных пептидных гормонов удалось найти вырабатывающие их клетки и у беспозвоночных.

Одним из первых открытых гормонов такого происхождения был инсулиноподобный гормон с такими же функциями, что и у инсулина (способствует поглощению глюкозы и отложению её в мышцах в виде гликогена) у иглокожих, а затем у брюхоногих моллюсков. В кишечнике беспозвоночных (моллюски, кишечнополостные) даже обнаружены клетки, подобные *В-клеткам* панкреатических островков у позвоночных.

Стероидные гормоны

Стероидные гормоны встречаются в живых организмах на всех уровнях эволюции как у растений, так и у животных. Исходным продуктом для их построения служит *стерин*, а у высших животных – холестерин.

В настоящее время известны гормоны многих растений, относящиеся к этому ряду. Так, из цветков ивы выделен эстриол, из кокоса – эстрон и т.д., даже в проростках пшеницы имеется стероидный гормон.

Наиболее изучен встречающийся у насекомых экдизон, другие стероидные гормоны, обнаруженные у беспозвоночных, слабо исследованы.

Сейчас известно, что в яйцах американского омара есть немного эстрадиола, он же имеется в яичниках морской звезды *Pissaster ochraceous* и в гонадах головоногих моллюсков. У последних там дополнительно находится ещё и эстриол. В печени морской звезды и головоногих определяется присутствие тестостерона и прогестерона, обнаружены они и в теле раков. Стероидные гормоны очень важны для животных, так как они регулируют процессы размножения, роста и развития. Кроме того, они участвуют в процессах адаптации метаболизма. Стероидные гормоны могут иметь и другие функции. Так, у жука-плавунца *Dytiscus marginalis* стероидный гормон дезоксикортикостерон используется как защитное средство против хищников. Сходные действия имеют и другие вещества этого ряда, которые обнаруживаются во многих систематических группах от простейших до ракообразных (кишечнополостные, плоские черви, кольчатые черви, моллюски).

Пептидные гормоны

Пептидные гормоны условно разделяют на две группы: те из них, которые содержат несколько аминокислотных остатков, называют *олигопептидами*, а те, у которых их десятки и сотни, – *полипептидами*. У позвоночных найдено не менее 238 полипептидых гормонов. Количество известных гормонов этого ряда у беспозвоночных немного: у насекомых 8, у низших беспозвоночных всего 1, у моллюсков 3, у кольчецов 2, у ракообразных 3, хотя у растений их найдено больше. Наиболее изучены свойства и функции следующих гормонов у насекомых – экдизиотропного гормона и бурсикона.

Местоположение эндокринных клеток у беспозвоночных

Эндокринные клетки у беспозвоночных не всегда образуют компактные железы. Так, у гидры установлено, что нейросекреторной секрецией обладают в большей степени нервные клетки, окружающие ротовое отверстие, т.е. в гипостомальной области. Их секрет в большей степени регулирует рост и образование почек, так как при уменьшении секреции уменьшается количество почек и начинают созревать половые клетки. Гормоны, по-видимому, влияют на интерстициальные клетки, управляя их дальнейшей судьбой.

Планарии выделяют гормон, по-видимому, обычными клетками; при ранениях он стимулирует быструю регенерацию, но регенерация глаз зависит от нейросекреторных клеток мозга.

С развитием нервной системы роль нейросекретов из центральной нервной системы, т.е. их нейронов, увеличивается. Нейросекреторные клетки в окологлоточном кольце нематод лежат вентрально и дорзально и

выделяют несколько разных гормонов, в том числе и гормон линьки. У немертин эндогенной секрецией помимо нейросекреторных клеток обладает церебральный орган, который лежит рядом с церебральным ганглием.

У морской звезды радиальные стволы нервной системы продуцируют вещества, влияющие на выведение икры и семени, их полипептидный гормон, вероятно, действует через амбулакральную систему.

Нейрогормоны из мозга полихет регулируют рост ооцитов и эпитокию, т.е. развитие половых продуктов только в передней или задней части тела. Регуляция выражается в количестве выделяемого гормона, так как он оказывает тормозное влияние на развитие половых продуктов.

Для развития половых желёз и пояска у олигохет требуется гормон из нейросекреторных клеток мозга, это же наблюдается и у пиявок.

Нейросекреты церебральных ганглиев брюхоногих моллюсков регулируют овуляцию и оогенез. Гормон с такими же функциями выделен из глазных щупалец прудовиков. Гормоны водного обмена, по-видимому, находятся у моллюсков в правом плевральном ганглии. У головоногих, кроме указанных выше мест образования гормонов, есть бранхиальные и оптические эндокринные железы.

Эндокринная система ракообразных

Эндокринная система ракообразных находится в тесной связи с центральной нервной системой. Нейросекреторные клетки, находящиеся в нервных ганглиях, вырабатывают гормон, который переносится по аксонам к местам их выделения в гемолимфу. Одним из элементов эндокринной системы являются Х-органы (их несколько), которые у «глазастых» десятиногих раков связаны с ганглиями глазных стебельков, а у остальных, не имеющих таких глаз, – с ганглиями в голове (рис. 64).

Кроме нейросекреторных органов у ракообразных есть ещё эндокринные железы, находящиеся в переднегрудном отделе и в антеннальном или максиллярном сегментах головы. Это так называемые Y-органы, прямой иннервации у них нет, они вероятно регулируются секретами Х-органов глазных стебельков. Эндокринную функцию выполняют яичники и андрогенная железа, связанная с семяпроводом, а у некоторых равноногих она лежит в непосредственной близи от семенников.

Функция Х- и Y-органов

Х-орган и синусная железа подавляет возможность преждевременной линьки. Перед линькой в железе находится ацедофильные секреторные

гранулы, а после завершения там уже находятся базофильные. Регуляция процессов линьки – сложное явление, в котором задействованы связями X-органы, синусная железа и Y-органы. Так, X-орган терминального ганглия вырабатывает гормон, подавляющий активность Y-органа, этот гормон появляется после линьки и имеется в межлиночный период. Когда его нет, Y-орган выделяет гормон линьки. Как только произошёл полный «запуск» предлиньки, тормозящий фактор X-органа глазного стебелька утрачивает способность задерживать дальнейший ход событий.

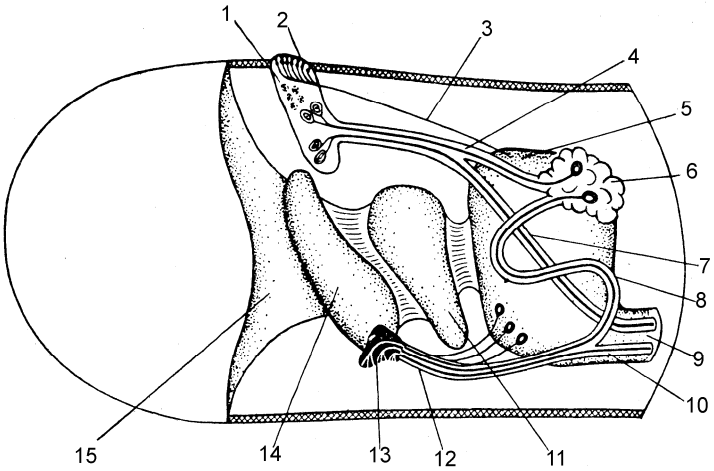


Рис. 64. Схема строения нейроэндокринного комплекса глазного стебелька *Lysmata* (по Carlisle et al., 1956): *1* – X-орган; *2* – сенсорная пора; *3* – чувствительный нерв; *4* – коннектива X-органа; *5* – терминальный ганглий; *6* – X-орган терминального ганглия; *7* – тракт, идущий от мозга к X-органу; *8* – тракт, идущий от X-органа к синусной железе; *9* – ножка оптической доли; *10* – тракт, идущий от мозга к синусной железе; *11* – внутренний оптический ганглий; *12* – общий тракт к синусной железе; *13* – синусная железа; *14* – наружный оптический ганглий; *15* – ганглионарная пластинка

Регуляция пускового механизма изменчива, так как на наступление линьки влияют разные факторы: питание, температура, освещённость, фотопериод, наличие паразитов и повреждений, а также половое состояние (самки с яйцами на ножках не линяют). Возможно, в разных систематических группах высших раков регуляторные механизмы несколько взаимно изменяются.

Передвижение светоизолирующих пигментов в пигментных клетках фасетированных глаз у раков и насекомых может зависеть не только от уровня освещённости, но и от гормонов. Оммохромы и меланины в пигментных клетках могут перемещаться в соответствии с суточным ритмом, независимо от ритма освещения, заданного при их содержании в лаборатории. Участвуют в этом процессе эндокринные и, возможно, нервные факторы.

Гормон, влияющий на миграцию пигментов, есть в железах глазного стебелька, подобными функциями обладает также подглоточный ганглий. У речного рака от уровня глазного пигментного гормона зависит степень миграции, когда гормона мало, пигмент перемещается в светоизолирующих клетках дистально, а когда много – проксимально. У чешуекрылых аналогичного гормона не найдено.

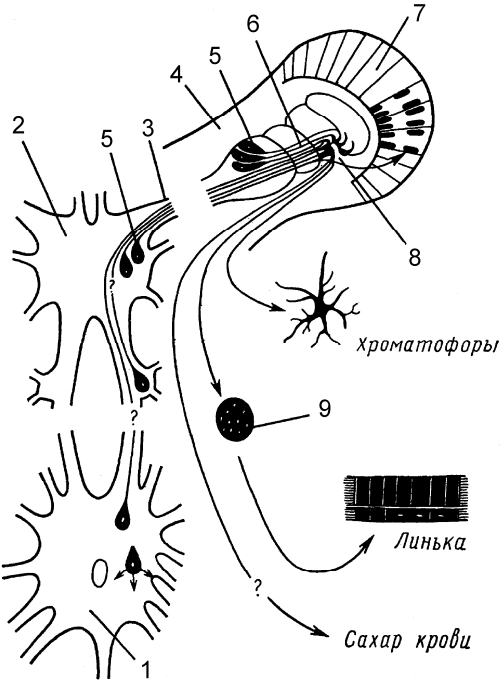


Рис. 65. Схема нейросекреторной системы синусовой железы краба (по Велша, 1981):
1 – брюшная ганглиозная масса; *2* – головной мозг; *3* – зрительный нерв;
4 – глазной стебелёк; *5* – нейросекреторные клетки; *6* – отростки нейросекреторных клеток;
7 – сложный глаз; *8* – синусовая железа; *9* – эндокринная железа

Частота сердечных сокращений у раков тоже находится под влиянием эндокринных факторов. Гормон, влияющий на работу сердца, выделяется из глазных стебельков, но он не единственный, так как есть элементы нейросекреторной системы, находящиеся в перикардиальной полости, гормоны которых являются более специфическими по отношению к ритму сердечного сокращения.

Водно-солевой обмен у ракообразных, как и пигментация, зависит от соответствующих гормонов.

Гормоны насекомых

Насекомые имеют мощную эндокринную систему, главную роль в которой играют нейросекреторные клетки (рис. 66). Они имеются во всех ганглиях центральной нервной системы, а в головном мозге могут образовывать скопления. Нейроны способны вырабатывать гормоны различного назначения. Различия по специализации выделяемых секретов обычно определяются по специфическому окрашиванию. Выделяют четыре типа нейросекреторных клеток: *A*, *B*, *C*, *D*. Каждый тип по вариантам окрашивания подразделяется на несколько видов, но не все клетки одинаковой группы выделяют одинаковый по физиологическим свойствам секрет.

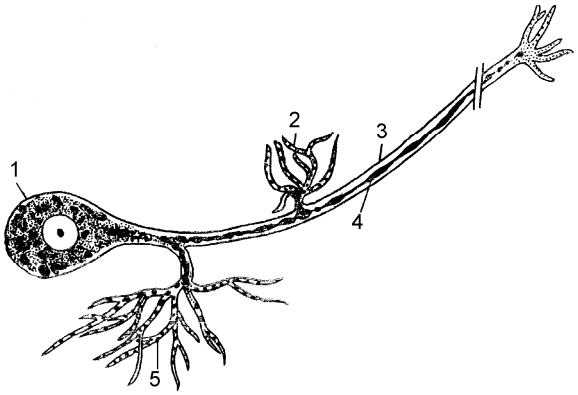


Рис. 66. Принципиальная схема одиночной нейросекреторной клетки насекомого (по Эдьюоди и Берн, 1968): *1* – тело клетки; *2* – коллатерали; *3* – аксон; *4* – нейросекреторный материал; *5* – дендриты

В протоцеребруме обычно находится две большие группы нейросекреторных клеток: одна располагается около центра, другая – латерально. При этом нейроны центральной группы направляют свои аксоны в противоположную часть протоцеребрума, и далее по этой стороне они идут в

кардиальные тела, а иногда и в прилежащие тела ретроцеребрального комплекса. Латеральная группа без перехлёста направляет свои аксоны по своей стороне в этот же комплекс (рис. 67).

Нейросекреторные клетки медиальной группы имеют разное значение для насекомого. Например, у саранчи клетки типа *А* и *В* синтезируют вещества, тормозящие деятельность прилежащих тел и влияющие на белковый обмен в гемолимфе. *С*-клетки выделяют вещества, стимулирующие прилежащие тела и синтез меланинов. *Д*-клетки образуют диуретический гормон.

Медиальные клетки типа *А* тутового шелкопряда продуцируют активационный гормон. *В*-клетки подглоточного ганглия продуцируют вещества, индуцирующие диапаузу.

Кардиальные тела, кроме связи с нейросекреторными клетками протоцеребрума, связаны со стоматогастрической нервной системой, которая тоже имеет нейросекреторные клетки.

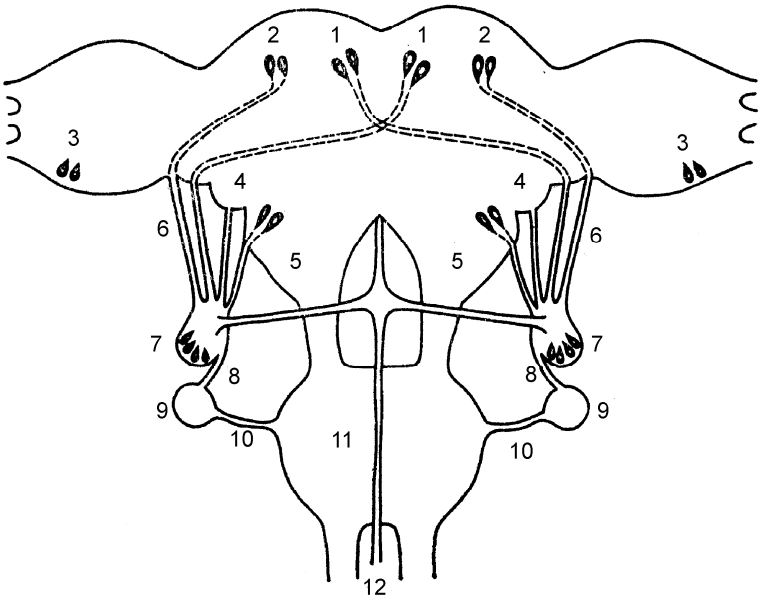


Рис. 67. Общая схема строения головной нейросекреторной системы насекомого (по Панову, 1973): *1* – медиальные нейросекреторные клетки; *2* – латеральные нейросекреторные клетки; *3* – нейросекреторные клетки оптических долей протоцеребрума; *4* – дейтоцеребрум; *5* – тритоцеребрум; *6* – кардиакальные нервы; *7* – кардиальное тело; *8* – 1-й аллатальный нерв; *9* – прилежащее тело; *10* – 2-й аллатальный нерв; *11* – подглоточный ганглий; *12* – возвратный нерв

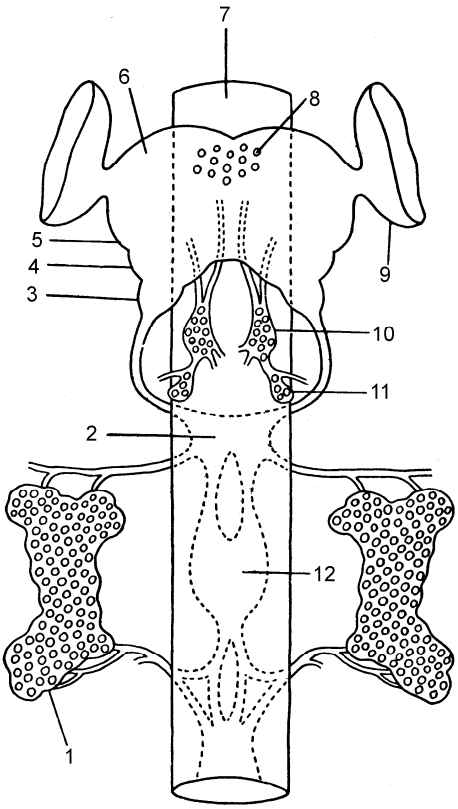


Рис. 68. Схема эндокринной системы насекомых и переднего отдела центральной нервной системы (по Бей-Биенко, 1980): *1* – переднегрудная железа; *2* – подглоточный узел; *3* – тритоцеребрум; *4* – дейтоцеребрум; *5* – протоцеребрум; *6* – надглоточный узел; *7* – кишечник; *8* – нейросекреторные клетки головного мозга; *9* – глазные доли; *10* – кардиальные тела; *11* – прилежащие тела; *12* – ганглии брюшной нервной цепочки

Кардиальные тела американского таракана выделяют активационный гормон, гипергликсмический гормон, нейрогормон *D*-клеток (стимулирующий биение сердца) и вещества, влияющие на проведение нервного возбуждения.

Кардиальные тела бабочек павлиноглазок накапливают и выделяют вещества, связанные с синтезом половых аттрактантов или стимулирующие откладку яиц.

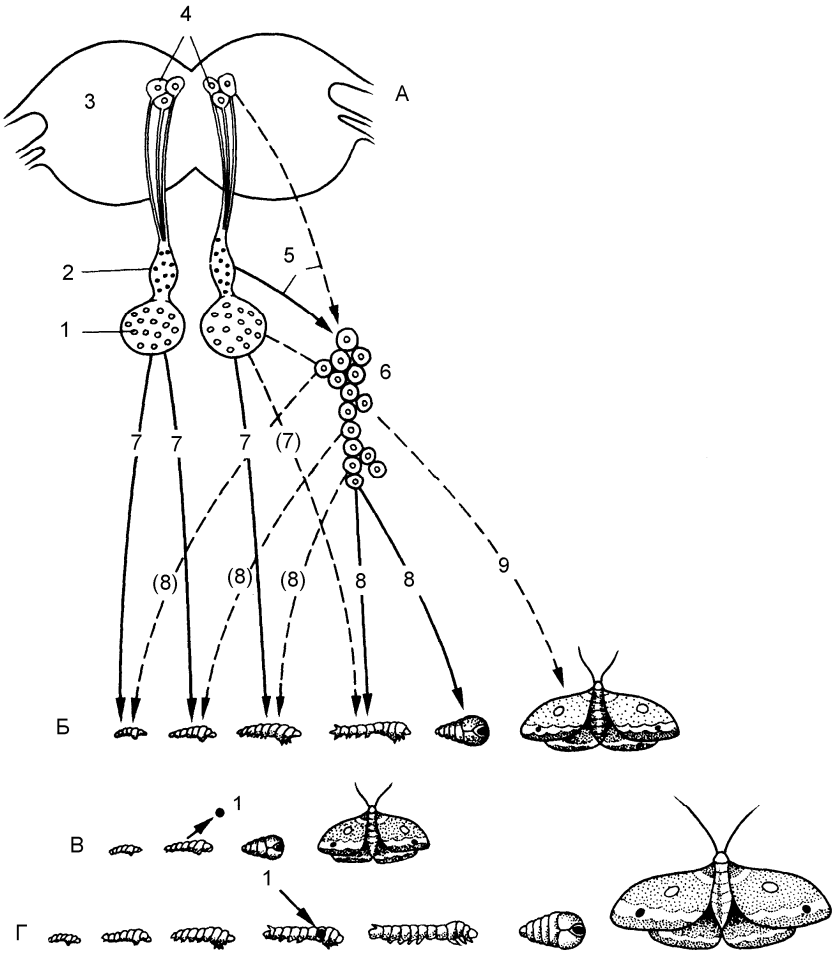


Рис. 69. Метаморфоз насекомых (по Scheiderman с изменениями, 1989):
А – схема выделения гормонов у бабочек; *Б* – личиночные стадии, куколка и имаго нормальных размеров, стрелки (сплошные или пунктирные) показывают относительную степень участия ювенильного гормона и экдизона в развитии; *В* – удаление прилежащих тел приводит к карликовости имаго; *Г* – дополнительная имплантация прилежащих тел вызывает добавочную личиночную линьку и выход из куколки имаго-гиганта.
1 – прилежащие тела; *2* – кардиальные тела; *3* – надглоточный ганглий;
4 – нейросекреторные клетки; *5* – проторакотропный гормон; *6* – проторакальная железа;
7 – ювенильный гормон; *8* – экдизон; *9* – гонадотропный гормон

Прилежащие тела также накапливают поступающие нейрогормоны. Кроме этого, они способны и сами синтезировать гормоны. Так, они выделяют ювенильный гормон (ЮГ), который регулирует ход развития, размножения, процессы метаболизма, изменения окраски, интенсивности питания, а также индуцируют диапаузу и влияет на поведение. Прилежащие тела связаны и с подглоточным ганглием (рис. 68).

Проторакальные железы имеются только у личинок, и лишь у некоторых первичнобескрылых, подёнок, одиночной саранчи и рабочих низших термитов они сохраняются пожизненно. Эта железа находится под контролем активационного гормона, выделяемого нейросекреторными клетками. При её активации выделяется линочный гормон – *экдизон*.

Характер линьки под влиянием экдизона определяется количеством выделяемого ювенильного гормона. Если ЮГ много, то образуется новая личиночная стадия. Когда его мало, в результате линьки образуется куколка. При отсутствии ЮГ образуются покровы имагинальной стадии (рис. 69).

ЛИТЕРАТУРА

Биоакустика : учеб. пособие / под ред. В.Д. Ильичева. М. : Высш. шк., 1975. 257 с.

Верещагин С.М., Лапицкий В.И. Сравнительная физиология нервной системы беспозвоночных. Л. : Наука, 1982. 201 с.

Жантиев Р.Д. Биоакустика насекомых. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1981. 256 с.

Руководство по физиологии органов чувств насекомых / под ред. Г.А. Мазохина-Поршнякова. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1983. 262 с.

Сравнительная физиология животных / под ред. Л. Проссера. М. : Мир, 1977. Т. 1. 608 с.; Т. 2. 571 с.; 1978. Т. 3. 653 с.

Тыщенко В.П. Основы физиологии насекомых. Ч. 1: Физиология метаболических систем. Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1976. 364 с.

Тыщенко В.П. Основы физиологии насекомых. Ч. 2: Физиология информационных систем. Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1977. 303 с.

Тыщенко В.П. Физиология насекомых : учеб. пособие для студентов университетов, обучающихся по специальности «Биология». М. : Высш. шк., 1986. 303 с.

Эволюционная физиология / под ред. акад. Е.М. Крепса. Л. : Наука, 1983. Ч. 2. 508 с.

Эволюционная физиология / под ред. акад. Е.М. Крепа. Л. : Наука, 1982. Ч. 1. 520 с.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 3

Общая физиология покровной ткани 5
Покровы членистоногих 12
Особенности покровов водных членистоногих 19
Формирование кутикулы 20
Пигменты и окраска покровов 23

Пищеварение 29
Механизмы выделения ферментов 32
Всасывание продуктов пищеварения 35
Регуляция деятельности пищеварительного тракта 37
Функция задней кишки 38

Физиология обмена веществ и энергии 40
Пути гликолиза (анаэробный этап) у беспозвночных 40
Аэробный углеводный обмен 46
Липидный обмен 48
Белковый обмен 48
Пластический (анаболический) обмен 48

Физиология питания 49
Пищевая специализация 50
Качество пищи и её питательная полноценность 50
Специфические потребности в углеводах, аминокислотах, липидах и витаминах 51

Жидкостные циркулирующие системы беспозвоночных 57
Ритмы сердечной деятельности 60
Сердца пауков, скорпионов и насекомых 64

Система крови как внутренняя среда организма. Функция крови у беспозвоночных 66
Защитная функция крови от потери жидкости у беспозвоночных ... 71
Значение крови в защите организма от бактерий и паразитов 72

Физиология дыхания 74
Типы дыхательных систем 74
Переносчики кислорода у беспозвоночных и дыхательные функции крови 75

Примеры расположения дыхательных пигментов
у беспозвоночных 75

Трахейное дыхание членистоногих 81
Типы трахейных жабр у водно-обитающих личинок насекомых 81
Дыхание с помощью открытой трахейной системы 83
Вентиляция трахей 85
Общий дыхательный обмен 90

Выделительные системы 92
Процессы высвобождения азота из аминокислот 93
Токсичность аммиака для беспозвоночных 95
Экскреция у насекомых 95
Состав и транспорт веществ в мальпигиевых сосудах 98

Мышцы беспозвоночных 101
Гистологические типы мышц 101
Сократительные белки и некоторые их свойства 107
Теория сокращения миофибрилл 110
Нервная активация мышц у беспозвоночных 114
Висцеральные мышцы беспозвоночных 116
Медиаторы передачи возбуждения с нервов на мышцы
у беспозвоночных 116

Организация нервных систем у беспозвоночных 118
Нервная система кишечнополостных 118
Нервная система плоских червей 120
Нервная система кольчатых червей 123
Нервная система моллюсков 127
Нервная система и органы чувств членистоногих 131
Функции головных ганглиев насекомых 141
Функции грудных ганглиев 144
Функции брюшных ганглиев 145
Строение и функциональная классификация нервных клеток 145
Передача возбуждения в центральной нервной системе
беспозвоночных 149
Управление локомоцией у беспозвоночных 155

Общие принципы организации рецепторов и органов чувств беспозвоночных 159
Трихоидные механорецепторные сенсиллы 162
Генерация звуков, виброрецепторы и органы слуха 168
Механорецепция низших беспозвоночных и чувствительные
элементы, её обслуживающие 177

Органы равновесия беспозвоночных 180

Терморецепция беспозвоночных 183

Хеморецепция и хеморецепторы беспозвоночных 184
Значение хеморецепции для беспозвоночных 184
Контактные хеморецепторы сухопутных насекомых 186
Дистантные хеморецепторы и обонятельный анализатор сухопутных насекомых 189
Механизм хеморецепции 191
Вкусовая рецепция 192

Зрение беспозвоночных 194
Зрительные пигменты 194
Расположение органов зрения на теле беспозвоночных 194
Морфологическое разнообразие органов зрения беспозвоночных ... 197

Фоторецепторы и зрительный анализатор насекомых 200
Зрение насекомых 204

Эндокринные системы беспозвоночных 208
Возникновение эндокринной системы 209
Эндокринная система ракообразных 212
Гормоны насекомых 215

Литература 220

Учебное издание

Владимир Никифорович Романенко

ОСНОВЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФИЗИОЛОГИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Учебное пособие

Редакторы: Н.А. Афанасьева, П.А. Цыпилёва
Оригинал-макет А.И. Лелоюр
Дизайнер обложки А.В. Бабенко

Подписано к печати 4.04.2013 г. Формат 60x84 1/16.
Бумага офсетная. Гарнитура Times.
Усл. печ. л. 13,02.
Тираж 25 экз. Заказ № 332.

Отпечатано на оборудовании
редакционно-издательского отдела
Томского государственного университета
634050, г. Томск, пр. Ленина, 36. Корп. 4. Оф. 011
Тел. 8+(382-2)–52-98-49