

0-800190



Казанский федеральный университет

И.Ф. Галанин

**ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТИПА CHORDATA**

Учебно-методическое пособие

**Казань
2013**

*Печатается по решению Редакционно-издательского совета
ФГАОУВПО «Казанский (Приволжский) федеральный университет»*

*Учебно-методической комиссии Института фундаментальной
медицины и биологии
Протокол № от г.*

*заседания кафедры биоресурсов и аквакультуры
Протокол № 7 от 18 января 2013 г.*

*Научный редактор
д.биол.н., проф. В.А. Кузнецов*

*Рецензент
канд., биол.н., доц. В.И. Гаранин*

Галанин И.Ф. Органы дыхания представителей типа Chordata:
Учебно-методическое пособие / И.Ф. Галанин. – Казань: Казанский университет, 2012. – 39 с.

В пособии приводятся сравнительно-анатомические материалы по органам дыхания хордовых животных. Рассматриваются эволюционно-морфологическое и функциональное значение этих образований в различных систематических группах позвоночных животных.

Методические указания предназначены для специалистов и магистров зоологов, проходящих курсы функциональной морфологии и сравнительной анатомии позвоночных животных по теме органы дыхания позвоночных животных. Демонстрационная часть пособия отражает особенности рассмотрения этой темы в Казанском университете.

© Казанский университет, 2013

© Галанин И.Ф., 2013

Введение

Дыхание представляет собой одну из базовых функций животных, проявляющуюся в потреблении кислорода и выделении углекислого газа. Эту функцию можно рассматривать как совокупность ряда биохимических реакций, протекающих в клетке. В методическом пособии дыхание рассматривается как процесс обмена кислородом и углекислотой между клетками и внешней средой, а не биохимическая сторона процесса, называемого клеточным дыханием. У многих одноклеточных организмов газообмен с внешней средой происходит через всю поверхность клетки. Для большинства многоклеточных животных, в том и числе представителей типа Хордовые, характерно наличие специализированных органов дыхания, обеспечивающих процесс газообмена. Газообмен между внешней и внутренней средой протекает путем диффузии через влажные поверхности. У позвоночных животных внутренний транспорт кислорода и углекислого газа осуществляется кровеносной системой. Специализированные органы, обеспечивающие газообмен между внешней и внутренней средой, составляют органы дыхания или дыхательную систему. В наиболее простом случае это вся поверхность тела, но, как правило, у позвоночных существуют специализированные органы дыхания, такие как жабры или легкие. Иногда животные имеют не один тип органов дыхания или можно наблюдать онтогенетическую смену одних дыхательных структур на другие. У позвоночных органы дыхательной системы состоят не только из структур, где идет газообмен, но разнообразных вспомогательных образований различного функционального назначения. Такие структуры обеспечивают защиту органов дыхания или улучшают вентиляцию. Помимо этого, некоторые образования дыхательной системы участвуют в выполнении других функций: таких как терморегуляция, выделение продуктов азотистого обмена и т.д. Происхождение подобных структур и их дальнейшая эволюция связано с приспособлением к среде обитания. Существование в разных условиях, уровень метаболической активности, предыдущая история развития различных групп хордовых животных привели к реализации разных вариантов строения органов, относящихся к дыхательной системе. В этом отношении структуры дыхательной системы представляют собой иллюстрацию основных закономерностей сравнительной анатомии и эволюционной морфологии.

Покровное дыхание

Отсутствие специализированных органов дыхания, когда газообмен идет диффузно через всю поверхность тела, характерно для многих мелких беспозвоночных. В значительной степени это свойственно и ланцетнику, у которого жаберные щели в количестве более ста пар не представляются необходимыми для дыхания, за исключением случаев, когда животное зарывается в грунт. Возможность подобного способа газообмена через всю поверхность тела лимитируется в первую очередь размером тела. Известно, что более мелкие животные имеют относительно большую площадь поверхности тела. Поэтому для такого типа газообмена необходимо, чтобы животное было достаточно мало, а его поверхность проницаема для кислорода и углекислоты. В связи с этим ранние стадии развития сложно устроенных животных, включая и человека (до вставания эмбриона в стенку матки), не нуждаются в специальных органах дыхания. Для небольших водных организмов величиной не более 1 мм достаточно простой диффузии кислорода. То есть обеспечиваемая клетка должна располагаться не далее 0,5 мм от поверхности. Следует подчеркнуть, что это ограничение относится не к общим размерам тела, а к его толщине. Лимитируемый при таком типе дыхания максимальный размер животного, когда еще возможно обходиться без специализированных органов дыхания, может быть значительно увеличен при наличии в организме системы циркулирующей жидкости и при обитании в условиях избытка кислорода. Такой системой циркулирующей жидкости является кровеносная система. В связи с этим подобный способ газообмена может сохранять свое значение у разных представителей позвоночных, достаточно крупных и систематически часто удаленных друг от друга, таких как угорь или амфибии, для которых кожное дыхание играет очень большую роль. У угря через кожу поступает 60% кислорода, а через жабры всего 40%. У саламандр через кожу выделяется 80% CO_2 и поглощается 65-74% O_2 .

Основные принципы организации специализированных органов дыхания

Большинство позвоночных, и беспозвоночных животных имеют особые органы дыхания, являющиеся продуктом специализации участков тела на выполнении функций газообмена. Это обусловлено обитанием в условиях дефицита кислорода, увеличением размеров тела или уменьшением проницаемости их покровов для газов, а также возрастанием уровня метаболической активности. Значение кожного дыхания заметно сокращается у амниот, как следствие наземного образа жизни, при котором важно наличие непроницаемых для воды покровов. Так, у ящерицы *Sauromalus* на долю кожного дыхания приходится около 4% выделения CO_2 и менее 2% поглощения O_2 . У человека через кожу выделяется 1,4 % CO_2 . Поглощение кислорода через кожу служит главным образом для обеспечения метаболизма самой кожи.

К основным функциональным требованиям построения специализированных органов дыхания можно отнести следующие:

1. Стенки должны быть проницаемы для газов. Этим обуславливается тонкая оболочка и влажность покровов, поскольку диффузия газов возможна только через влажную оболочку.
2. Площадь поверхности должна быть большой, что достигается за счет увеличения общих размеров или возрастания сложности поверхности.
3. Необходимость постоянного обновления внешней среды, т.е. постоянный приток свежей воды или воздуха.

Особенностью организации дыхательной системы хордовых животных стала её *онтогенетическая связь с пищеварительным трактом*. Из структур глотки и других участков пищеварительной системы формируется большая часть дополнительных и основных органов дыхания. У водных позвоночных основным специализированным органом дыхания являются **жабры**. При переходе к наземному образу жизни они заменяются на **легкие**.

Жабры

У водных позвоночных основным органом дыхания являются жабры. Жабрами называют различного рода дыхательные придатки с хорошо развитой сетью сосудов. У рыб кровь в капиллярах жабр течет в направлении, противоположном току воды; этот противоточный механизм обеспечивает практически полное насыщение крови кислородом. Жабры встречаются и у беспозвоночных животных, но они не гомологичны таковым представителей типа Chordata. Типичными дыхательными структурами являются *внутренние*

жабры. Это складки, выстилающие ряд щелей или мешков, и характеризуются обильным кровоснабжением. Жаберные щели ведут из глотки к наружной поверхности тела. В этом отношении у ланцетника настоящих жабр нет, поскольку поверхность жаберных щелей лишена характерных жаберных структур. Жабры развиваются в определенном участке передней части пищеварительной трубки, называемом **глотка**. Если у высших позвоночных глотка это короткий и не имеющий большого значения отрезок пересечения пищеварительных и дыхательных путей, то с филогенетической и онтогенетической точки зрения это важнейший участок. Здесь развиваются жаберные карманы у всех без исключения хордовых животных, а у наземных позвоночных из этого участка развиваются и легкие.

Эмбрионально развитие жаберного аппарата начинается образованием парных карманов из энтодермальной части выстилки переднего конца зародышевой кишки. Вытягиваясь в направлении к поверхности тела, они прободают переднюю часть мезодермальных боковых пластинок и смыкаются с растущими им навстречу выпячиваниями эктодермы. Таким образом, формируется единая выстилка жаберных щелей. Есть основания считать, что у круглоротых, в порядке исключения, сами жабры формируются из энтодермы. В связи с этим даже существует мнение, что жабры круглоротых не гомологичны жабрам остальных групп. Тем не менее, нужно признать, что в образовании жаберных мешков принимает участие оба зародышевых листка и можно говорить лишь о том, какой из них больше, а какой меньше принимает участие в образовании жаберного эпителия. Это формальное отличие послужило основанием для выделения круглоротых в особый раздел **Entobranchiata (Agnatha)**, который противопоставлен остальным позвоночным, составляющим раздел **Ectobranchiata (Gnathostomata)**. В итоге развития жаберные карманы формируют пару продольных рядов, вызывая деление околожаберных структур (мышц, скелета). Однако эта сегментация базируется на жаберных структурах и никак не связана с настоящей сегментацией соматической мускулатуры и даже, наоборот, нарушает её.

Историческое возникновение глотки и жаберных щелей началось с их появления в качестве аппарата питания. Этой функции отвечает включение жаберных щелей в начальную часть пищеварительного тракта. Иначе очень сложно объяснить уникальную и, с функциональной точки зрения, не всегда удобную связь дыхательной и пищеварительной систем хордовых животных. Сравнительноанатомические данные говорят в пользу этого обстоятельства. Видимо примитивные хордовые, также как ланцетник или личинки миног, питались, фильтруя воду через жаберные щели. Действительно, это очень мелкие организмы, с обширной глоткой, для дыхания которых обычно доста-

точно и газообмена через всю поверхность тела. Глотка с жаберными щелями здесь выступает в роли своеобразного «сита». Устройство глотки эти двух организмов очень сходно. Видимо у личинки миноги это результат рекапитуляции. Палеонтологические материалы, полученные при изучении древних бесчелюстных палеозоя, подтверждают это предположение. Огромный относительный размер жаберных областей некоторых ископаемых форм не может быть объяснен только дыханием. Видимо, лишь впоследствии прохождение через жаберный аппарат большого количества воды, из которого можно получать кислород, благоприятствовало появлению в этом месте дыхательных структур, и жаберные щели стали выполнять двойную функцию, как у личинки миноги, т.е. в дальнейшем произошла смена функции. У современных взрослых позвоночных жаберная система в основном утратила функции элемента пищеварительной системы. Хотя нужно отметить, что некоторые рыбы (сельдь, толстолобик, китовая акула) вторично стали использовать жаберный аппарат для фильтрации. Глоточные зубы – результат преобразования последней редуцированной жаберной дуги, представляют еще один пример возврата элементов жаберной системы к участию в питании.

Строение жаберного аппарата позвоночных

В ходе индивидуального развития парный ряд жаберных мешков или щелей возникает у всех позвоночных. У наземных жаберные мешки зарастают, а у водных животных в стенках этих мешков развиваются жабры. Жаберные мешки круглоротых имеют вид круглых полостей с суженными вводной и выводной частями. На стенках расположены складки слизистой в меридиональном направлении – *жаберные складки или лепестки*. Жаберные мешки хрящевых рыб представлены щелевидными пространствами, лежащими между *межжаберными перегородками*. На стенках этих перегородок развиваются жабры. У костных рыб жаберные мешки во взрослом состоянии имеют вид щелевидных пространств между соседними жабрами, сидящими на жаберных крышках.

У разных первичноводных животных имеется различное количество жаберных мешков или щелей. У круглоротых самая обширная жаберная область: число жаберных мешков может достигать 14, но обычно семь. У рыб обычно пять щелей (у некоторых акул до семи). У некоторых рыб возможно еще большее сокращение количества щелей. В этом отношении очень интересно *брызгальце* - рудимент одной из щелей, расположенной между челюстной и подъязычной дугами. Редукция этой щели, от которой осталась только верхняя часть, произошла в результате образования связи между челюстями

и подъязычной дугой (амфистилия, гиостилия). Брызгальце, обычное для се­лахий, отсутствует у химер. У скатов брызгальце развито особенно хорошо и используется для забора воды, поскольку расположено на спинной стороне тела. В полости брызгальца есть рудимент жабры – ложножабра. Она имеет особое кровоснабжение. Кровь сюда поступает уже окисленная от выносящей артерии следующей или гиоидной артериальной жаберной дуги. У костных рыб, за исключением хрящевых ганоидов и целаканта, щель брызгальца утрачена. При этом у многих лучеперых изнутри на жаберной крышке сохраняется остаток ложножабры в виде оперкулярной жабры.

Таким образом, наблюдается общая тенденция сокращения объема жаберной области как за счет уменьшения количества жаберных щелей или мешков спереди (брызгальце) и сзади (редукция пятой пары у костных рыб). Кроме того, наблюдается и их компактификация, когда жаберные структуры из крупных сферических образований превращаются в щелевидные пространства между соседними жабрами у костных рыб. При этом общая поверхность жабр возрастает в зависимости от уровня активности животного. У очень подвижных рыб относительная площадь жабр выше, чем у малоподвижных.

Круглоротые

Устройство жаберного аппарата достаточно своеобразно и имеет ряд архаичных особенностей. Среди позвоночных у круглоротых самый большой объем жаберной области, что достигается за счет достаточно большого количества функционирующих жаберных элементов. Жаберные полости имеют вид мешков. Тонкие жаберные лепестки свешиваются в полость жаберных мешков. Жаберные мешки охвачены околожаберными синусами, которые представляют собой лакуны, заполненные кровью и лимфой. Благодаря несжимаемости жидкостей, давление, возникающее при сжатии мышцами жаберной решетки снаружи, приводит к равномерному сжатию жаберных мешков со всех сторон. У круглоротых встречается наибольшее количество жаберных мешков (до 14 у пиявкоротых миксин). У большинства миног и миксин имеется семь пар жаберных мешков. Строение жаберного аппарата у миног и миксин несколько отлично. У миног положение жаберных структур укреплено скелетным элементом – жаберной решеткой, а все наружные каналы открываются во внешнюю среду самостоятельно. У миксин скелетной решетки нет, а все наружные отверстия жаберных мешков открываются наружу единым каналом (рис. 1) (кроме пиявкоротых). Для взрослых миног характерно наличие дыхательной трубки (рис. 2), куда открываются внутренние каналы дыхательных мешков. Дыхательная трубка с дистальной стороны слепо замкнута, а с проксимальной стороны связана с пищеварительной системой.

Это отверстие трубки прикрывается особой мускулистой перегородкой – парусом. Дыхательная трубка возникает в процессе метаморфоза в виде отдельного вниз от глотки участка пищеварительной трубки. У личинки миноги – пескоройки – и миксин подобная структура отсутствует, и все внутренние отверстия жаберных мешков открываются непосредственно в глотку.

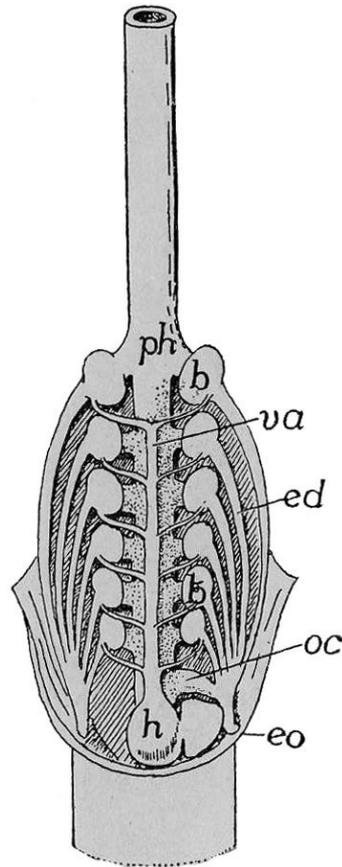


Рисунок 1. Жаберные мешки и кровеносные сосуды у миксины (по Мюллеру, 1843). b – жаберные мешки; ed – выводные протоки; eo – наружное жаберное отверстие; h – сердце; oc – назогипофизарный канал; ph – глотка, va – брюшная аорта

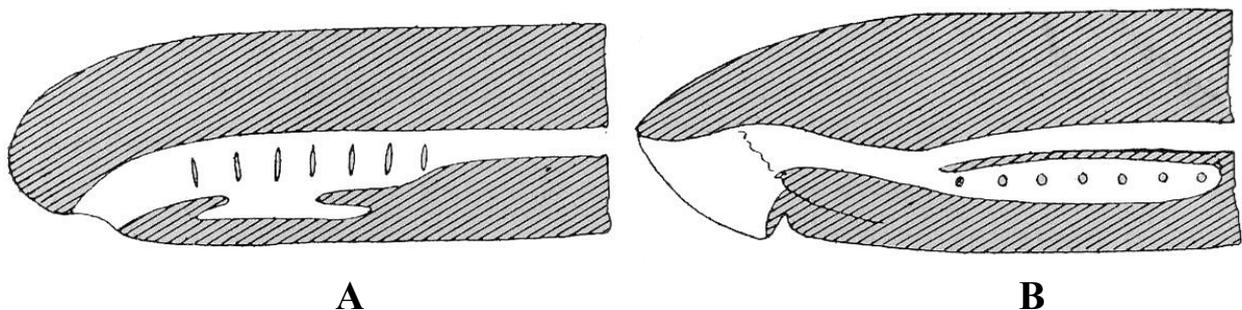


Рисунок 2. Расположение жаберных мешков у миксин (A) и миног (B) (из Кингсли, 1914)

При дыхании вода поступает через ротовое отверстие и внутренние отверстия жаберных мешков, а выводится через наружные отверстия. При питании вода поступает и выводится из мешков только через наружные отверстия. Благодаря наличию назогипофизарного канала, связывающего полость ноздри и глотку, у миксин существует еще один способ вентиляции жаберных мешков. Их преназальный синус расположен на самом переднем конце тела и позволяет дышать, закопавшись в илистые грунты. Движение воды достигается за счет работы особых мускулистых лопастей перед глоткой. Такая связь дыхания и обоняния весьма нехарактерна для водных животных и появляется только у тетрапод.

Рыбы

Жабры рыб имеют вид пластинчатых выростов слизистой оболочки, разделенных на отдельные лепестки с множеством мелких складок, которые обильно снабжены кровеносными сосудами. У хрящевых рыб жаберные структуры расположены на кожистых межжаберных перегородках, которые имеют свой скелет – (жаберные дуги), мускулатуру и кровоснабжение (артериальные дуги). У селахий все жаберные щели открываются наружу самостоятельно. Свободный край межжаберной перегородки прикрывает следующую щель (рис. 3, 4). Как правило, количество нормально развитых (не считая брызгальца) наружных жаберных щелей не превышает пяти пар. В качестве исключения у самых древних представителей группы может быть семь пар. Первая межжаберная перегородка расположена на подъязычной дуге. Последняя скелетная жаберная дуга не несет перегородки. Жаберные элементы с одной стороны жаберной дуги составляют полужабру, а с двух сторон – целую жабру. Селахии с пятью жаберными щелями имеют 4,5 пар жабры (рис. 5). Первая полужабра расположена сзади на межжаберной перегородке подъязычной дуги. Вентиляция жаберного аппарата в разных случаях происходит за счет поступления воды через рот при плавании, боковых движений головы или мускульного изменения объема глотки.

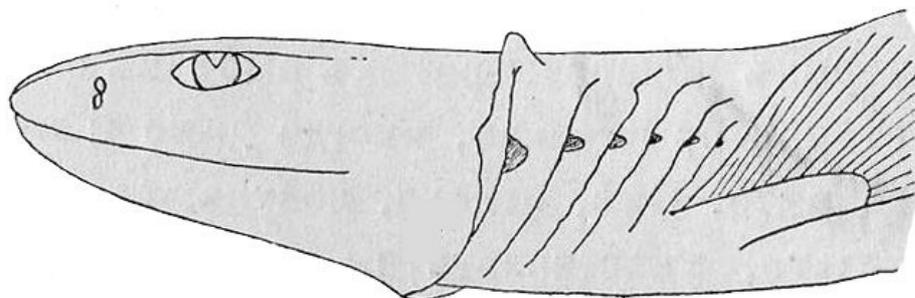


Рисунок 3. Голова плащеносной акулы *Chlamydoselachus anguineus* (Garman, 1884)

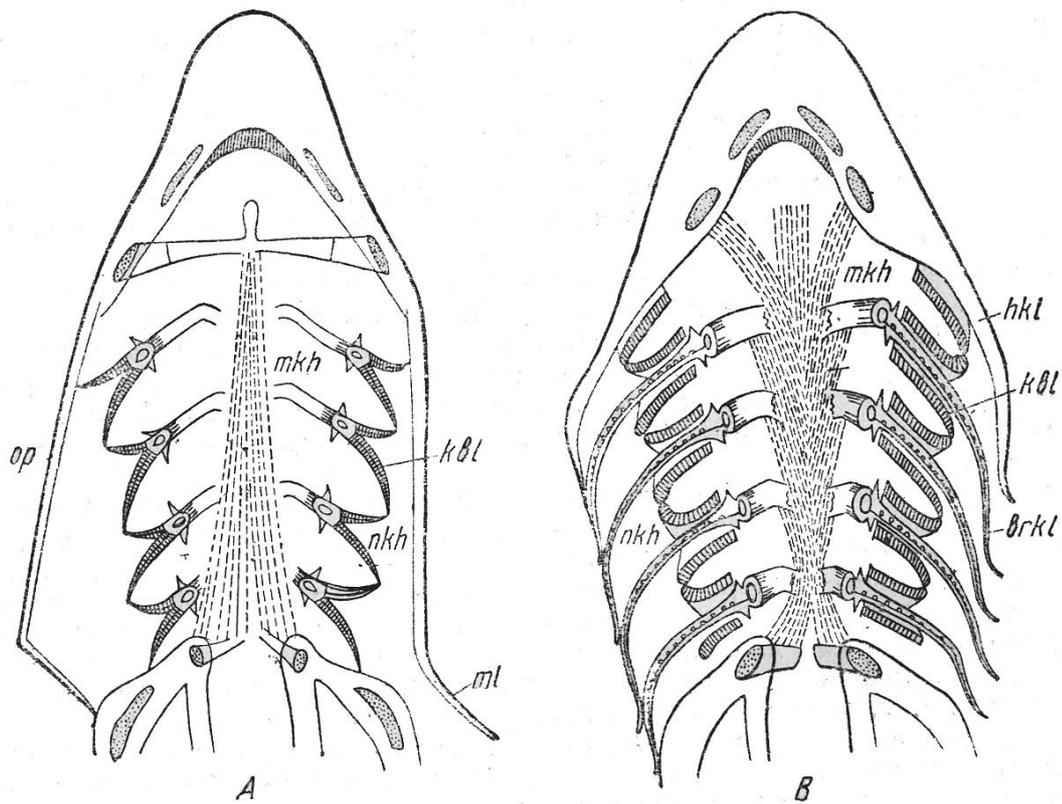


Рисунок 4. Схематические горизонтальные разрезы через голову костистой рыбы (А) и акулы (В). Слева расположение клапана при вдохе, справа при выдохе (по Воскобойникову из Шмальгаузена, 1947). *Kbl* – жаберные лепестки; *hkl* – гиоидный клапан; *ml* – клапан крышки; *mkh* – ротовая жаберная полость; *nkh* – наружные жаберные полости; *op* – жаберная крышка.

У химер и костных рыб наблюдается процесс редукции межжаберных перегородок в результате параллельного возникновения жаберных крышек (рис. 6). Эти структуры можно рассматривать как аналогичные. Жаберная крышка прикрывает все жаберные щели. Эта структура имеет внутренний скелет и представляет собой разрастание первой, гиоидной межжаберной перегородки. При этом свободные края остальных перегородок редуцируются. У химер сохраняется обычно три полных жабры и две полужабры – на первой перегородке сзади и на последней – спереди. Пятая жаберная щель зарастает. Исчезает и брызгальце.

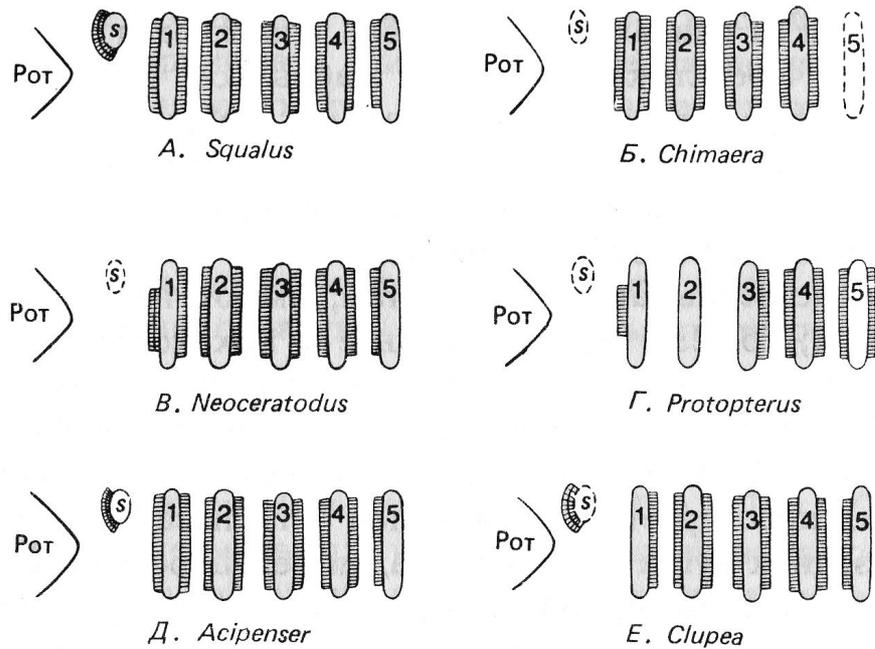


Рисунок 5. Схемы, показывающие расположение жабер (по Ромеру и Парсонсу, 1992). А. Акула. Б. Химера. В. Австралийская двоякодышащая рыба. Г. Африканская двоякодышащая рыба. Д. Осетр. Е. Костистая рыба (сельдь). Штриховыми контурами обозначены заросшие щели. Заштрихованными полосками, примыкающими к щелям, обозначены ряды жаберных лепестков; вертикальной линией поперек штриховки выделена ложная жабра. Жабра на задней стороне последней щели присутствует только у Protopterus. Постспиракулярные щели пронумерованы; s — брызгальце (spiraculum).

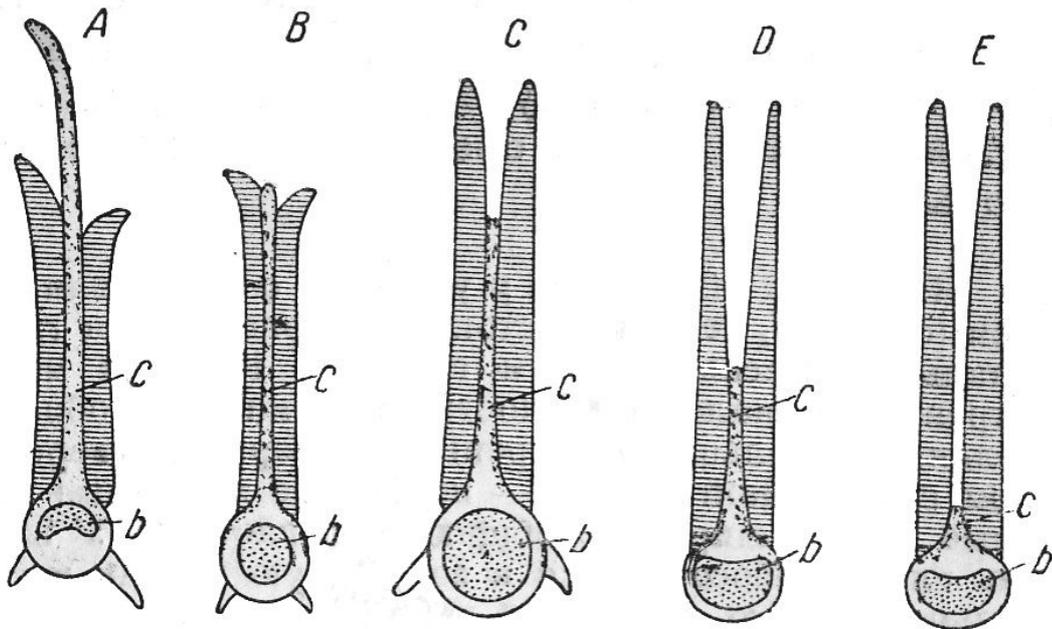


Рисунок 6. Поперечные разрезы через жаберные дуги и жабры акулы (А), химеры (В), осетра (С), костистых рыб (Д, Е) (по Воас из Шмальгаузена, 1947). b — жаберная дуга, с - жаберная перегородка

Жаберная крышка костных рыб сформирована комплексом покровных костей. Представители костных рыб демонстрируют разную степень редукции межжаберных перегородок. У осетровых исчезают только дистальные части межжаберных перегородок. Для лососевых характерно сохранение небольшого рудимента перегородки. Большинство костных рыб лишены межжаберных перегородок, и жабры расположены непосредственно на костных жаберных дугах. Возникновение подвижной жаберной крышки позволяет усовершенствовать механизмы обновления среды вокруг жабр. С этим отчасти связаны процессы уменьшения жаберной области у химер и костных рыб. В данном случае, в отличие от селахий, жаберная область расположена под черепной коробкой. Движение воды вокруг жабр костных рыб происходит за счет действия двух «насосов»: ротового, который связан с работой мускулатуры дна ротовой полости и жаберного – за счет движения жаберной крышки. Когда рот закрывается, давление в ротовой полости становится положительным, вода идет через жабры, и в жаберной области возникает небольшое положительное давление. Затем жаберная крышка приподнимается, и давление в обеих полостях падает, причем сначала в ротовой полости. Потом жаберная крышка закрывается, а рот – открывается (рис. 7).

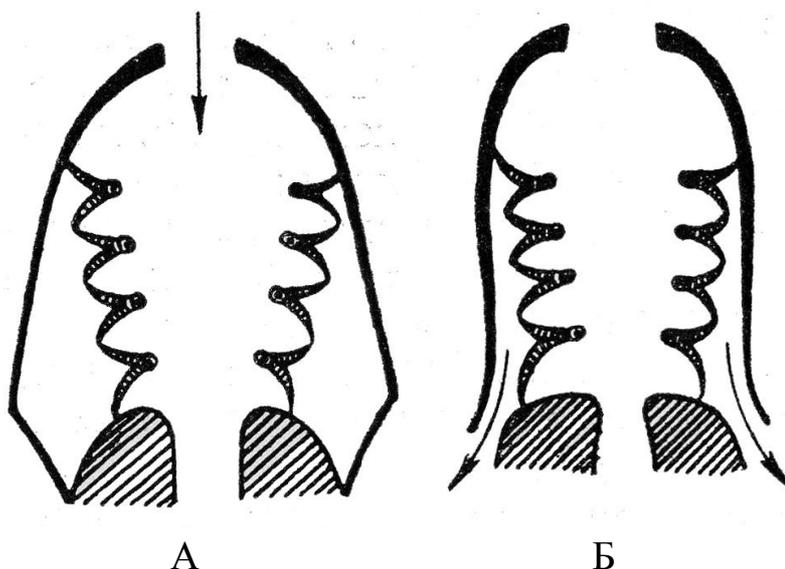


Рисунок 7. Схема дыхания взрослой рыбы (по Воскобойникову, 1914).

А – вдох; Б – выдох.

Добавочные органы дыхания рыб

Рыбы представляют очень распространенную группу животных, заселившую самые различные водоемы. Не во всех водоемах кислородные условия позволяют дышать только с помощью внутренних жабр. В условиях малопроточных тропических пресных водоемов растворимость кислорода падает с повышением температуры воды, а наличие разлагающейся органики еще больше уменьшает содержание кислорода. Повышенная мутность воды в свою очередь препятствует фотосинтетическому насыщению воды кислородом. У обитателей подобных водоемов развиваются добавочные органы дыхания. К ним можно относить структуры, усиливающие изъятие растворенного кислорода: такие как наружные жабры или участки покровов, лишенные чешуи, с обильно развитой капиллярной системой. Участки тела с обильным кровоснабжением известны для ранних стадий онтогенеза рыб (рис.8).

Однако в большинстве случаев решение проблемы сводится к дыханию атмосферным кислородом, поскольку в воздухе кислорода значительно больше. Так, в 1 литре воды растворяется не более 10 см^3 кислорода, тогда как в 1 л воздуха содержится около 210 см^3 кислорода. Принцип действия структур добавочных органов дыхания достаточно сходен: рыба всплывает и захватывает пузырек воздуха, который попадает в специализированную камеру, стенки которой богато снабжены капиллярами (рис. 9, таблица 1). Здесь усваивается атмосферный кислород через пленку воды на поверхности стенок. Такие камеры являются обычно частью пищеварительного тракта либо образованы слепыми выростами его стенок, причем местоположение такого дыхательного участка значительно варьирует от ротовой полости до кишечника и даже клоаки. Чаще всего подобные образования расположены в области глотки, где добавочные структуры дыхания наиболее разнообразны и сложны. К добавочным органам дыхания атмосферным кислородом можно отнести и легкие двоякодышащих рыб. Переход на активное дыхание атмосферным кислородом может сопровождаться редукцией жаберной системы. У амии и панцирной щуки для этих целей используется плавательный пузырь, который широким протоком связан с глоткой и в связи с этой функцией приобрел, как и легкие, складчатые стенки. Если рассматривать вопрос генетической взаимосвязи плавательного пузыря и легких, то на их негомологичность указывают различия в эмбриональном развитии этих структур. Легкие развиваются как парные выросты брюшной части глотки, тогда как плавательный пузырь – непарный вырост спинной части пищеварительной трубки. Однако в данном случае эмбриологические критерии не могут дать исчерпывающего подтвер-

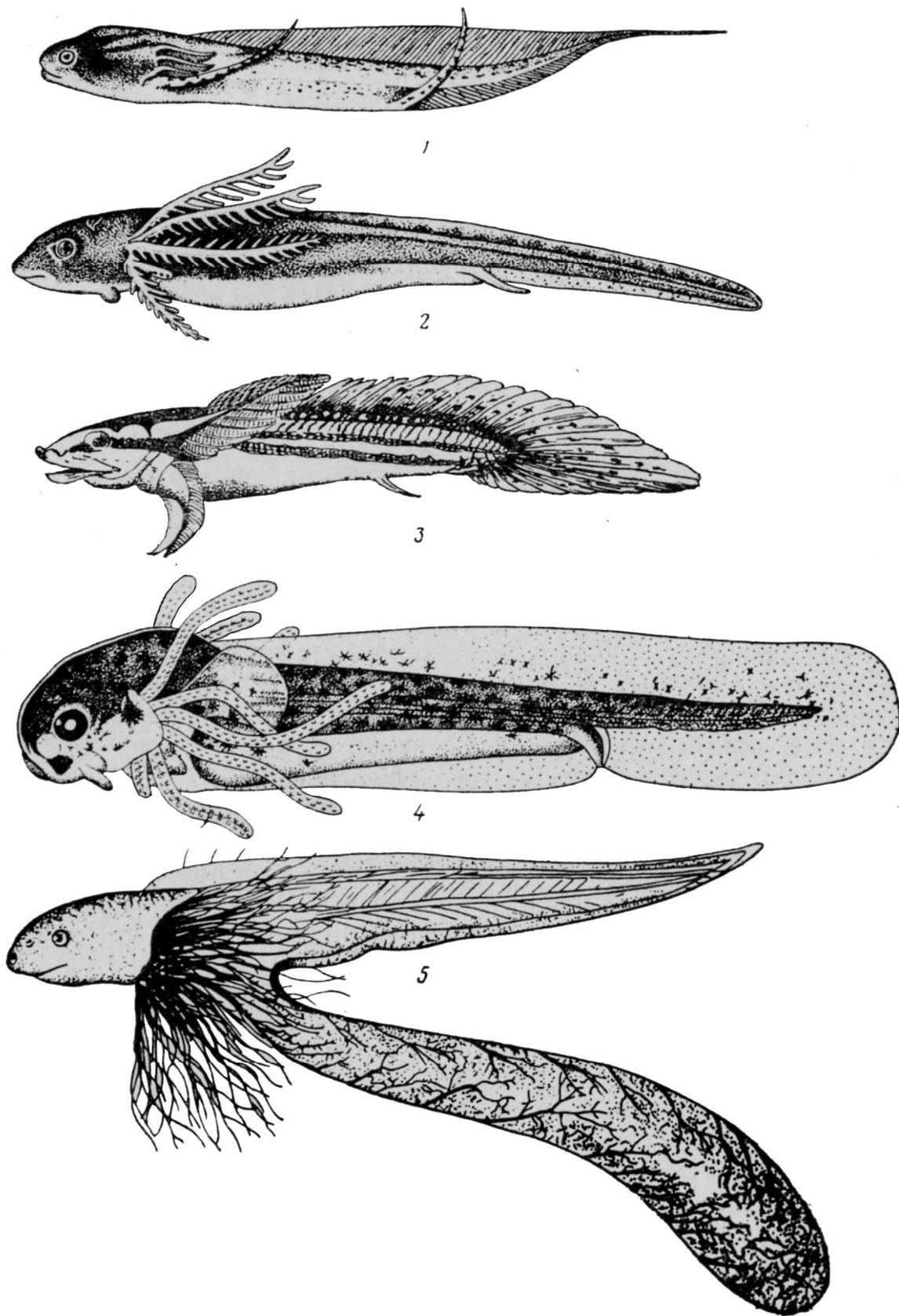


Рисунок 8. Личиночные жабры у различных рыб (масштаб не соблюден)
(по Никольскому, 1974):

1 — африканский чешуйчатник *Protopterus*; 2 — американский чешуйчатник *Lepidosiren paradoxa*; 3 — многопер *Polypterus* sp.; 4 — вьюн *Misgurnus fossilis*; 5 — гимнарх *Gymharchus niloticus*.

ждения негомологичности этих образований, поскольку известны примеры вторичного изменения положения образования закладок легкого и даже переход к непарности закладок. Несомненно, что легкие появились значительно раньше у мясистолапастных рыб, появившихся значительно раньше представителей лучеперых с плавательным пузырем.

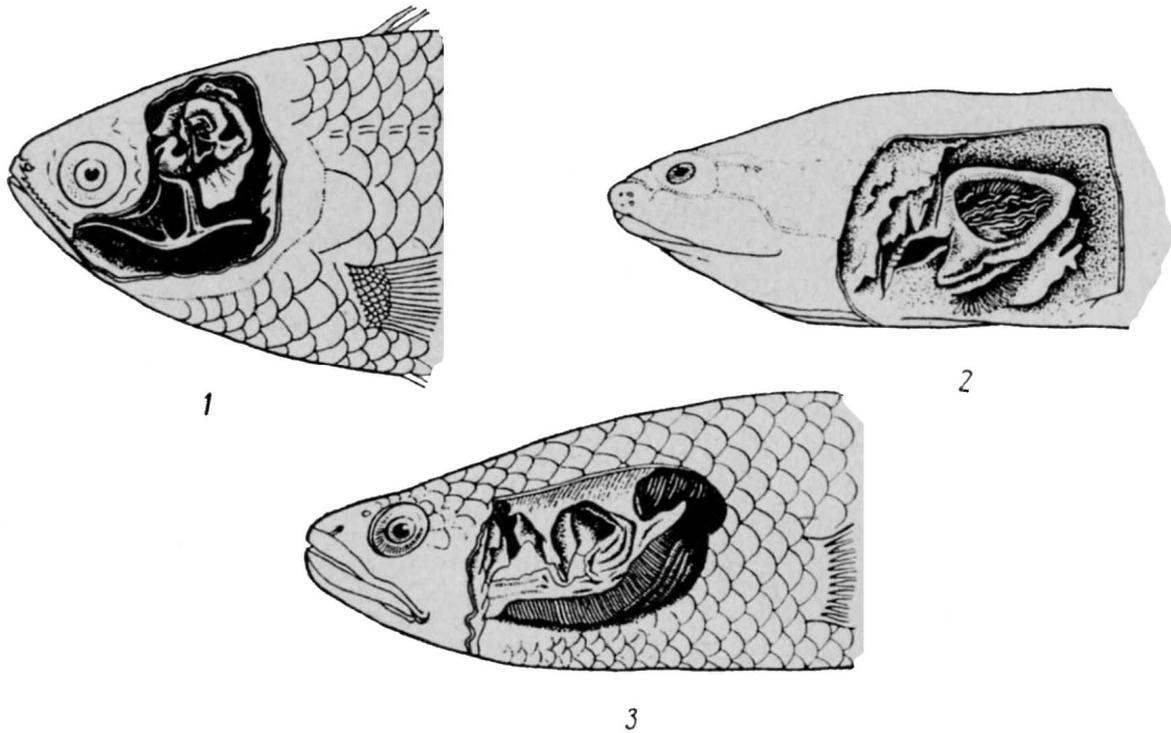


Рисунок 9. Наджаберные органы у рыб: 1 — *Anabas* (Perciformes); 2 — *Amphipneus* (Symbranchiformes); 3 — *Ophicephalus* (Ophicephaliformes) (по Нора из Никольского, 1963)

К добавочным органам атмосферного дыхания, связанным с глоткой, следует отнести и разнообразные наджаберные органы – углубление спинной стороны глотки с обильным кровоснабжением у змееголова или лабиринтовый орган у лабиринтовых рыб – сложная система складок со своим скелетом. С глоткой мешкожаберных сомов связаны особые выросты первой пары жаберных мешков, используемые для дыхания. Помимо структур, связанных с глоткой, возможно кишечное дыхание, когда заглатываемый пузырек воздуха пропускается через кишечник, где и идет газообмен. Подобным образом может использоваться и ротовая полость, снабженная капиллярами.

Рыбы, дышащие атмосферным воздухом (по Carter из Никольского, 1963)

Род рыб	Орган, которым дышат	Распространение
Neoceratodus	Легкое	Тропич. Австралия
Protopterus	Легкое	Тропич. Африка
Lepidosiren	Легкое	Тропич. Южн. Америка
Polypterus	Легкое	Тропич. Африка
Lepidosteus	Плавательный пузырь	Умерен. и тропич. Сев. Америка, и Куба
Amia	Плавательный пузырь	Умерен. Сев. Америка
Gymnarchus	Плавательный пузырь	Тропич. Африка
Erytrinus	Плавательный пузырь	Тропич. Южн. Америка
Electrophorus	Глоточно-наджаберный орган	Тропич. Южн. Америка
Hyporomus	Жабры	Тропич. Южн. Америка
Misgurnus	Кишечник	Умерен. и тропич. Азия и Европа
Clarias	Наджаберный орган	Тропич. Азия и Африка
Doras	Желудок	Тропич. Южн. Америка
Callichthys	Желудок	Тропич. Южн. Америка
Hoplosternum	Желудок	Тропич. Южн. Америка
Hypostomus	Желудок	Тропич. Южн. Америка
Ancistrus	Желудок	Тропич. Южн. Америка
Plecostomus	Желудок	Тропич. Южн. Америка
Heteropneustes	Наджаберный орган	Тропич. Азия
Umbra	Плавательный пузырь	Умерен. Европа и Сев. Америка
Monopterus	Наджаберный орган	Тропич. Азия
Amphipnous	Наджаберный орган	Тропич. Азия
Anguilla	Кожа	Европа, Азия, Сев. Америка.
Orphicephalus	Наджаберный орган	Тропич. Азия
Parorphicephalus	Наджаберный орган	Тропич. Африка
Anabas	Наджаберный орган	Тропич. Азия
Osphronemus	Наджаберный орган	Тропич. Азия
Betta	Наджаберный орган	Тропич. Азия
Periophthalmus	Кожа	Африка, Азия, Австралия

Наземные позвоночные

Жаберные мешки закладываются и у эмбрионов наземных позвоночных в количестве до 6 пар. У взрослых наиболее полно сохраняется первая пара жаберных мешков, гомологичных брызгальцу. Она дает полости среднего уха. Остальные жаберные мешки исчезают, что связано с функциональной заменой жабр на легкие. Функционирующие внутренние жабры, прикрытые кожистой жаберной крышкой, можно обнаружить у личинок бесхвостых амфибий.

Наружные жабры

Помимо внутренних жабр, располагающихся в жаберных мешках, у личинок амфибий и некоторых рыб наблюдаются особые органы водного дыхания – наружные жабры (рис. 10). Часто наружные жабры выступают как личиночные органы дыхания рыб (многопер, протоптерус, лепидосирен) (рис. 9). Эти структуры формируются из верхних концов межжаберных перегородок. Вероятно, это древние производные внутренних жабр, возникновение которых связано с обитанием в условиях дефицита кислорода, что особенно неблагоприятно для молодых растущих особей с повышенной интенсивностью обмена. Наружные жабры существенно увеличивают дыхательную поверхность и дают возможность лучше изымать кислород в условиях его дефицита. При этом наружные жабры среди позвоночных распространены слабо, поскольку подобная структура чрезвычайно уязвима для хищников и паразитов и, кроме того, их наличие не совместимо с высокой подвижностью.

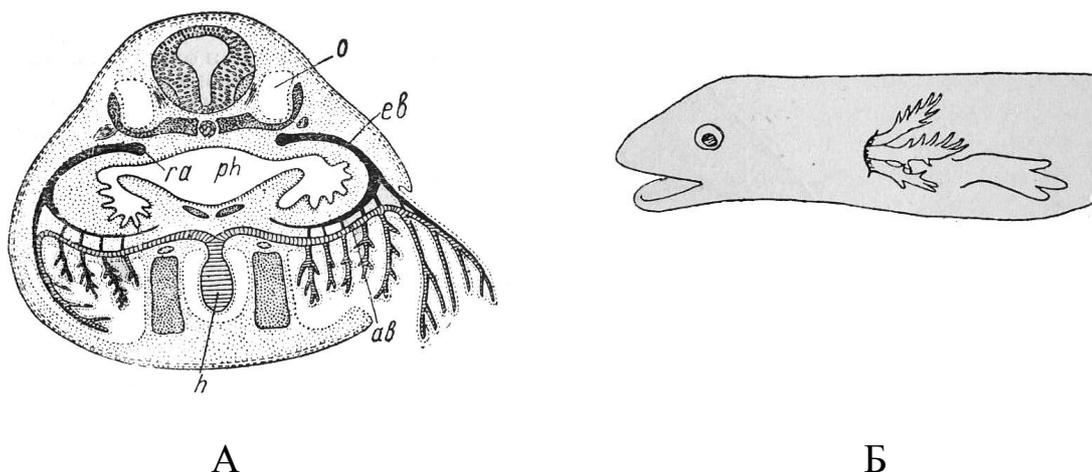


Рисунок 10. Схема соотношения наружных и внутренних жабр у головастика лягушки (по Maurer из Шмальгаузена, 1947) (А) и расположение наружных жабр у хвостатой амфибии (Б) (по Кингсли из Шмальгаузена, 1947) *ab* и *eb* – приносящие и выносящие жаберные артерии; *h* – сердце; *o* – ухо; *ph* – глотка; *ra* – корень аорты.

Легкие

С переходом к жизни вне воды возрастает роль атмосферного дыхания. Как уже упоминалось, использование атмосферного воздуха как источника кислорода энергетически значительно выгоднее, поскольку этот газ в отличие от углекислоты малорастворим. При соприкосновении воздуха, содержащего в норме около 21 процента кислорода, с водой близкой к температуре заморозки, в 100 мл воды растворяется только 1 мл кислорода. При температуре тела птиц и млекопитающих раствориться может лишь около половины указанного выше количества. Если рассматривать возможность возникновения активного гомойотермного животного, само использование им жабр как основного источника кислорода оказывается весьма проблематичным. К выгодным особенностям использования атмосферного кислорода следует отнести и более высокую (в тысячи раз) скорость диффузии газообразного кислорода и менее энергетически затратное прокачивание воздуха по сравнению с более вязкой водой. К недостатком атмосферного дыхания следует отнести постоянную потерю влаги с дыхательных поверхностей, что необходимо компенсировать постоянным увлажнением. В этом случае обитание в условиях пониженной влажности воздуха делает дыхание основным источником потери жидкости. В связи с этим некоторые животные, такие как мозолоногие, выработали приспособления для увлажнения вдыхаемого воздуха и последующего изъятия влаги из выдыхаемого.

В процессе атмосферного дыхания основными органами являются легкие – парные мешки, открывающиеся особым каналом на брюшной стороне глотки, гортанной щелью. Легкие, сходные с таковыми амфибий, в качестве добавочного органа дыхания имеются у двоякодышащих рыб.

У низших наземных позвоночных эмбрионально легкие закладываются как парные выросты брюшной стенки глотки (рис. 11). В то время как эти парные выросты, увеличиваясь в размерах, растут назад, их основания сливаются и формируют дыхательные пути (трахею и гортань). Постепенно внутренняя поверхность легких усложняется путем увеличения складок и перекладин. У высших позвоночных сначала закладываются дыхательные пути, а затем, в качестве выроста и сами легкие (рис. 12).

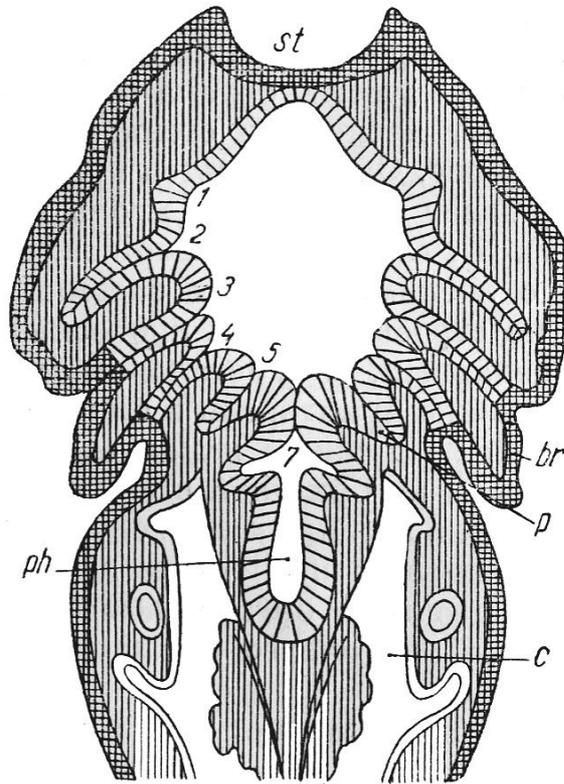


Рисунок 11. Закладка легких у амфибий (по Goette из Шмальгаузена, 1947). br – закладка наружной жабры; с – полость тела; 7 – закладка легких; ph полости глотки st – ротовая ямка; 1-5 – висцеральные мешки.

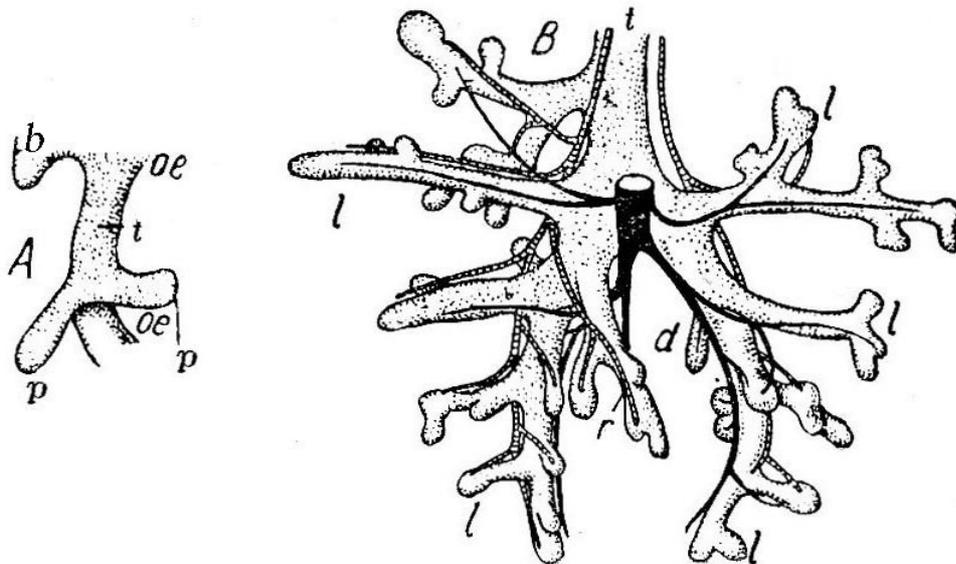


Рисунок 12. Две стадии развития легкого свиньи (с брюшной стороны) (по Флинту из Кингсли из Шмальгаузена, 1947)

b – жаберный мешок; d,l,r – спинные, боковые и брюшные бронхи; oe – пищевод; t – трахея; p – зачаток легких

Эволюционно, как уже упоминалось, легкие появились еще у мясистопастных рыб (рипидистии и двоякодышащие), как добавочные, а иногда и основные органы дыхания в условиях дефицита растворенного кислорода в во-

де. Вполне вероятно, что эти органы возникли как пара видоизмененных жаберных карманов или глотки, наблюдающиеся в качестве добавочных органов дыхания у некоторых костных рыб. Судя по характеру развития и кровоснабжения, легкие двоякодышащих рыб и тетрапод гомологичные структуры (рис. 13). **Совершенствование дыхательной системы тетрапод обеспечивает повышение уровня метаболизма и идет по направлениям дифференциации внешних и внутрилегочных дыхательных путей, увеличения дыхательной поверхности легких и совершенствования механизма их вентиляции.**

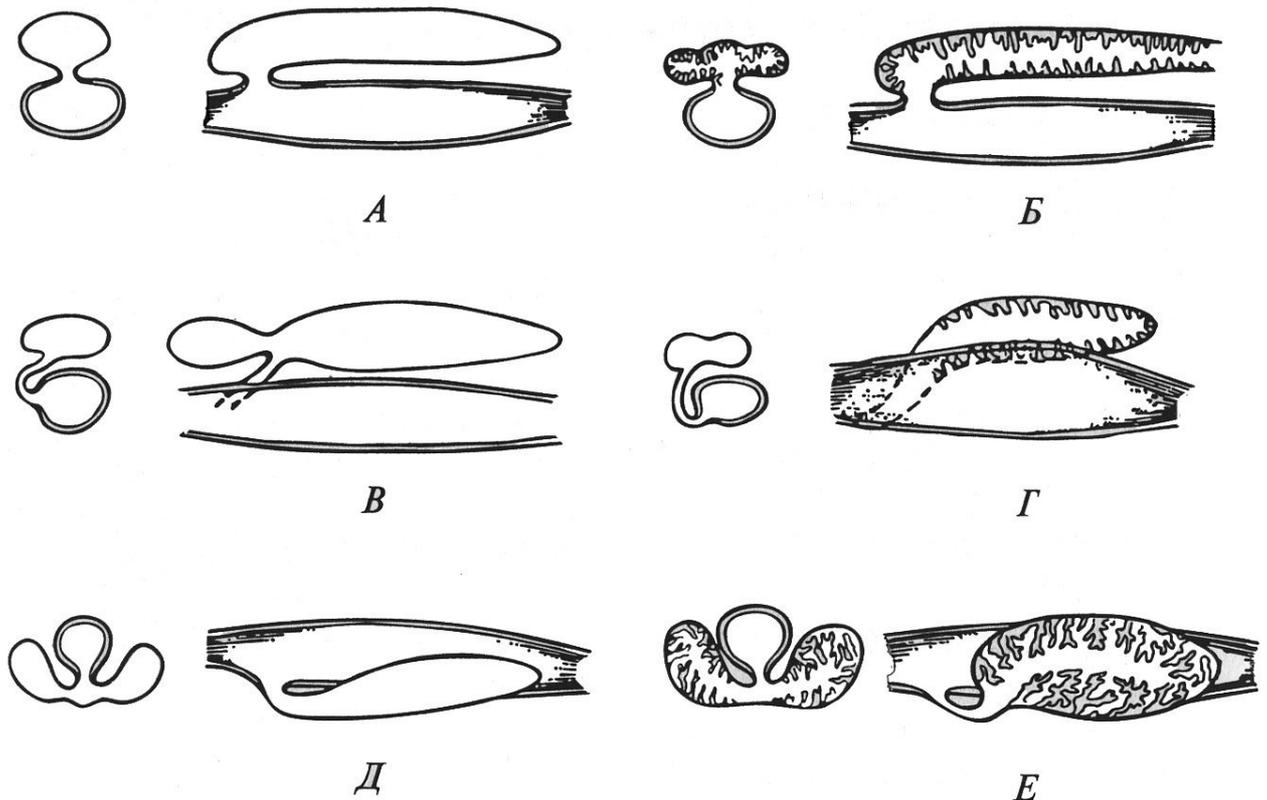


Рисунок 13. Схемы положения плавательного пузыря и легких у различных рыб и тетрапод (по Ромеру и Парсонсу, 1992). *А* – осетровые и многие костистые рыбы; *Б* – костные ганоиды *Lepidosteus* и *Amia*; *В* – *Erythrinus*; *Г* – *Neocerotodus*; *Д* – *Polypterus*; *Е* – тетраподы.

Дыхательные пути

Уже у двоякодышащих рыб появляются хоаны – внутренне отверстия ноздрей, которые соединяют полость ноздри с ротовой полостью. С появлением хоан ноздри принимают участие в легочном дыхании и входят в состав дыхательных путей.

Вторичное костное небо. Совмещение дыхания и питания в ротовой полости имеет определенные функциональные ограничения: во время нахождения

ния пищи во рту (ротоглоточной полости) дыхание затруднено. Решение этой проблемы намечается у рептилий. В данной группе начинается формирование вторичного костного неба – костного помоста, разделяющего первичную ротовую полость на носоглоточные ходы и собственно ротовую полость. Разные представители класса имеют различный уровень сформированности вторичного костного неба (рис. 14). Многие рептилии характеризуются рудиментарным состоянием этого образования, которое выглядит как небольшой вырост челюстных костей, отделяющий хоаны. У крокодилов, напротив, костное небо полностью сформировано и дыхательные отверстия (вторичные хоаны) оказываются смещены к глотке. У всех млекопитающих вторичное костное небо имеется. Наличие данной структуры позволяет разобщить питание и дыхание в ротовой полости. Пища может находиться в ротовой полости неограниченно долго. При этом дыхание прерывается только при попадании пищи в глотку – на краткий период глотания. Поэтому наличие вторичного костного неба неотрывно связано с процессом жевания, как достаточно длительной стадией тонкой механической обработки пищи в ротовой полости.

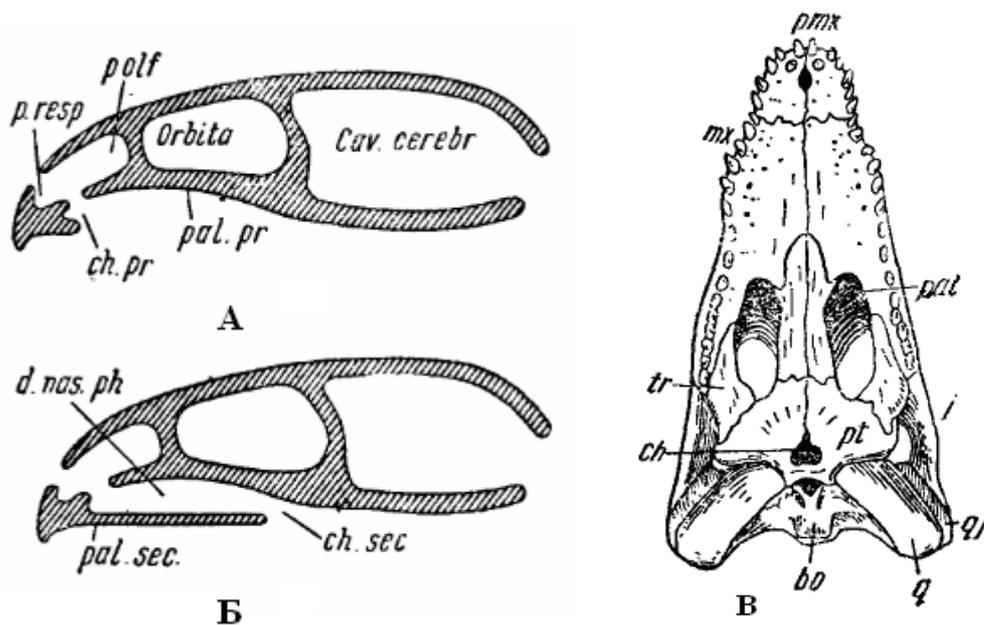


Рисунок 14. Образование вторичного твердого неба у рептилий.

А, Б схематический парамедиальный разрез через череп рептилий с разной степенью сформированности вторичного костного неба. В – вторичное костное небо крокодила (вид снизу) (из Шмальгаузена, 1938). *Bo* – основная затылочная кость; *ch* – хоаны; *ch.pr.* – первичные хоаны; *ch.sec* – вторичные хоаны; *d.nas.ph* – носоглоточный ход; *j* – скуловая кость; *mx* – верхнечелюстная кость; *pal* – небная кость; *pal.pr.* – первичное твердое небо; *pal.sec* – вторичное твердое небо; *pmx* – предчелюстная кость; *p.olf* – обонятельный отдел; *pt* – крыловидная кость; *p.resp* – дыхательный отдел; *orbita* – глазница; *Cav.cerebr.* – полость мозга; *q* – квадратная кость; *qj* – квадратно-скуловая; *tr* – поперечная кость.

Гортань – структура, примыкающая к глотке. Это отдел дыхательных путей, который является комплексом мышц, хрящей или костей. Скелетные элементы гортани представляют собой результат преобразования жаберных дуг. У некоторых представителей рептилий и, в основном, млекопитающих гортань является голосовым инструментом. Звуки издаются при помощи пары голосовых связок, содержащих эластичную ткань, натянутую в полости гортани. Многие представители группы Tetrapoda лишены голоса в настоящем смысле этого слова (многие амфибии и рептилии). Большинство рептилий способны рычать или шипеть, продавливая воздух через гортанную щель. Птицы не имеют голосовых связок в гортани. Гортань у них практически не участвует в произнесении звуков. Только шипение у гусей и ряда других видов достигается продавливанием воздуха через сжатую щель гортани. Для птиц характерно наличие структуры, аналогичной связкам, в области разделения гортани на бронхи – нижняя гортань (synginx) (рис. 15). Её строение сильно варьирует у разных групп. Расположенные здесь мембраны и складки слизистой оболочки, натяжение которых меняется специальной мускулатурой, вибрируют при прохождении воздуха при вдохе и выдохе, генерируя разнообразные, характерные для вида звуки. У самцов многих уток и у некоторых воробьиных на нижних кольцах трахеи образуются окостеневающие вздутия – барабаны, усиливающие и изменяющие звуки.

Трахея как специализированный канал появляется у хвостатых амфибий. Уже у хвостатых амфибий стенки трахеи армированы хрящом, который может быть гомологизирован с жаберными дугами рыб. Эта структура отсутствует у бесхвостых амфибий, она заменяется гортанно-трахеальной камерой. Если учитывать, что группа бесхвостых амфибий возникла значительно позже хвостатых, то отсутствие трахеи у лягушек – результат вторичного упрощения. У рептилий этот воздухопроводный путь делится на бронхи и укрепляется хрящевыми кольцами. Длина трахеи возрастает. Особенно велика трахея у птиц, что обусловлено длинной и подвижной шеей. Помимо этого петли трахеи у ряда птиц могут выполнять роль резонатора звуковых колебаний. Хрящевые кольца могут окостеневать. У некоторых рептилий, всех птиц и млекопитающих бронхи продолжают ветвиться в толще самого легкого, формируя бронхи низших порядков и в конце бронхиолы с альвеолами у млекопитающих или парабронхи у птиц.

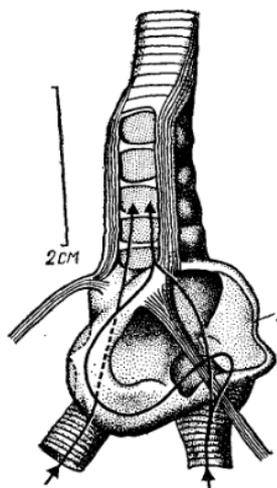


Рисунок 15. Нижняя гортань морянки *Clangula hyemalis* (по Дементьеву из Ильичева, Карташева, Шилова, 1982) 1- костное расширение – барабан; стрелками показан путь движения воздуха

Особенности строения легких в различных группах наземных позвоночных

Амфибии. Также как и у двоякодышащих рыб, легкие у большинства амфибий выполняют роль добавочного органа дыхания. У постоянно живущих в воде амфибий, таких как протей, легкие достаточно примитивны и функционируют как гидростатический орган, роль легочного дыхания невелика и у полуводных амфибий. Большое значение в газообмене играет кожное диффузное дыхание всей поверхностью тела, а также использование ротоглоточной полости, стенки которой пронизаны капиллярами. В некоторых случаях эти структуры полностью обеспечивают потребности организма, а легкие могут подвергаться, как у безлегочных саламандр, редукции (таблица 2).

Рабочая площадь поверхности легких невелика и сопоставима с площадью поверхности тела. При этом у ряда хвостатых амфибий наблюдается увеличение площади поверхности легких за счет складчатости. У некоторых бесхвостых земноводных появились сложные ячейки в стенках легких. Однако легочное дыхание у амфибий всегда недостаточно. Это обусловлено несовершенством механизма вентиляции легких по типу нагнетательного насоса за счет изменения объема ротоглоточной полости путем подъема и опускания его дна. Такой тип вентиляции легких, по-видимому, происходит от ротового «насоса» рыб, приспособленного у двоякодышащих к вентиляции легких и унаследованного амфибиями. Это наложило серьезный отпечаток на организацию группы и её адаптивные способности. Амфибии оказались лишены эволюционной возможности полностью отказаться от дополнительных источников кислорода в виде влажных покровов и ротоглоточной полости. Да-

же у достаточно «наземных» амфибий, таких как жабы, покровы и ротоглоточная полость активно участвуют в газообмене. Механизмом вентиляции обусловлена широкая голова с достаточно неэффективным креплением челюстной мускулатуры вблизи сустава, свойственная всем амфибиям. Это компенсируется количеством мышц, что в итоге делает невозможным увеличение мозговой камеры и размера нервной системы.

Таблица 2

Показатели, позволяющие оценить роль кожи и других органов в обеспечении дыхания некоторых амфибий (по С.П.Наумову, 1972)

Вид земноводных	Толщина эпидермиса, мкм	Длина капилляров дыхательной поверхности, %		
		Кожа	Легкие	Слизистая рта
Гребенчатый тритон	25,2	73,7	23,3	3,0
Жерлянка				
Травяная лягушка	2,80	53,7	42,5	1,1
Прудовая лягушка	42,5	36,6	62,5	0,9
Жаба серая	39,1	34,3	64,8	0,9
Квакша обыкновенная	51,9	27,6	71,5	0,9
	32,6	24,2	74,7	1,1

Рептилии характеризуются возрастанием значения легочного дыхания. Представители этой группы лишены возможности использовать ороговевшие покровы для газообмена. Добавочные органы дыхания в этой группе очень редки. При этом характер развития легких достаточно разнообразен. Обычно это простые мешки. У некоторых представителей площадь поверхности легких увеличивается за счет возникновения ячеистости стенок и более крупных складок. В двух группах (крокодилы, черепахи) эти складки заполняют весь объем легких, которые становятся губчатыми подобно легким млекопитающих. Легкие рептилий выступают как единственная структура, обеспечивающая газообмен внешней и внутренней среды. Значительным шагом на пути усовершенствования дыхательной системы стало возникновение нового механизма вентиляции легких за счет грудной клетки. При этом у ящериц в дыхательных движениях принимает участие и ротовая полость. Это позволяет даже при относительно небольшой поверхности легких увеличить интенсив-

ность газообмена. Вдох обычно происходит активно за счет действия мускулатуры, а выдох – пассивно. В этом отношении среди пресмыкающихся по вполне понятным причинам составляют исключение черепахи, у которых грудная клетка вошла в состав панциря, объем которого неизменен. В данном случае вентиляция легких осуществляется за счет мышц живота, груди, передних конечностей и их поясов. Вдох и выдох протекают активно. У некоторых видов наблюдается возврат к древним механизмам вентиляции за счет движения дна ротовой полости. Недостаточность вентиляции легких компенсируется их величиной и сложным губчатым строением, а также в некоторых случаях покровным дыханием, наличием капиллярных сетей в выростах глотки и клоаки (кожистая черепаха).

В связи с легкими у некоторых рептилий (змеи и гекконы) описаны тонкостенные полости, расположенные между внутренними органами – воздушные мешки. Эти полости обеспечивают эффект шипения, свойственному ряду групп.

Птицы являются гомойотермными животными с очень высоким уровнем метаболизма и, соответственно, дыхания. Легочный аппарат превращен в сложную систему образований. Сами легкие сложного трубчатого строения представляют собой относительно небольшие и малорастяжимые образования на спинной стороне полости тела. В отличие от млекопитающих легкие прирастают к ребрам и позвоночному столбу. Они связаны с системой обширных воздушных мешков, объем которых в 3-4 раза превышает объем легких. Первичные бронхи входят в легкие, где дают ряд ответвлений (вторичные и третичные бронхи) и, в конце концов, открываются в воздушные мешки. Задние мешки отходят от первичного бронха, передние – от вторичных. Газообмен происходит в губчатой ткани вокруг наиболее мелких трубочек – парабронхов (рис. 16). Воздушные мешки представляют собой тонкостенные полости, образующиеся как выросты бронхов и располагающиеся между внутренними органами; ответвления воздушных мешков заходят в некоторые трубчатые кости (рис. 17). У большинства птиц имеется пять пар воздушных мешков, функционально объединяющихся в две группы: передние и задние. К передним мешкам относятся шейные, межключичные (обычно сливаются в один непарный мешок; его выросты проникают в кости пояса передних конечностей и в плечо) и переднегрудные. Более объемистые задние мешки – заднегрудные и брюшные – размещены от печени до конца тазовой области; выросты брюшных мешков проникают в полости бедренных костей. Общий объем воздушных мешков составляет до 15-20 % объема тела; например, у пеликана, весящего 5 кг, воздушные мешки вмещают более 10 л воздуха.

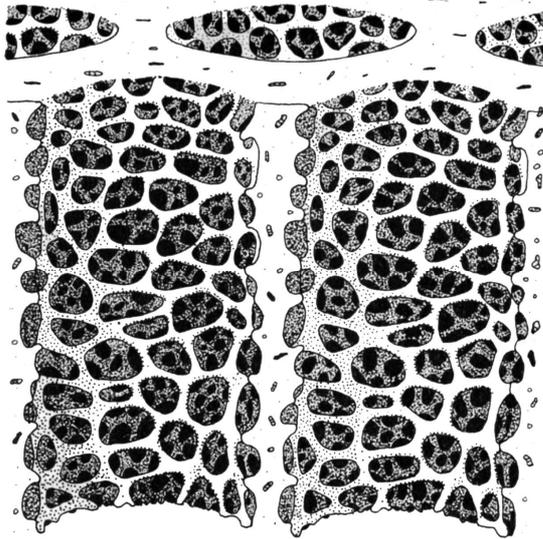


Рисунок 16. Схема ультраструктуры легкого птицы, основанная на микрофотографиях (два парабронха, окруженные губчатой тканью) (по Schmidt-Nielsen, 1971).

При дыхании объем легких практически не меняется – изменяется объем дыхательных мешков. В состоянии покоя это достигается за счет движения грудной клетки. В полете грудная клетка неподвижна и изменения объема грудных мешков обеспечивает движение крыльев. При подъеме крыльев объем воздушных мешков увеличивается, при опускании – мешки сжимаются. При ходьбе в изменении объема задних воздушных мешков принимают участие скелетные элементы задних конечностей. Особенностью вентиляции легких является двойное дыхание (рис. 18). Сущность данного способа заключается в том, что за счет транзитной емкости воздушных мешков и на вдохе и на выдохе в легкие поступает обогащенный кислородом воздух. Вдох и выдох протекают активно, а воздух через легкие проходит непрерывно транзитом и только в одном направлении. В отличие от других амниот у птиц отсутствует фаза «холостого хода» на выходе, газообмен идет непрерывно. Разнонаправленность тока воздуха в парабронхах и крови в капиллярах легких позволяют достигать очень высокого уровня диффузии. Эти особенности легких позволяют птицам спокойно переносить условия разреженного воздуха на значительных высотах.

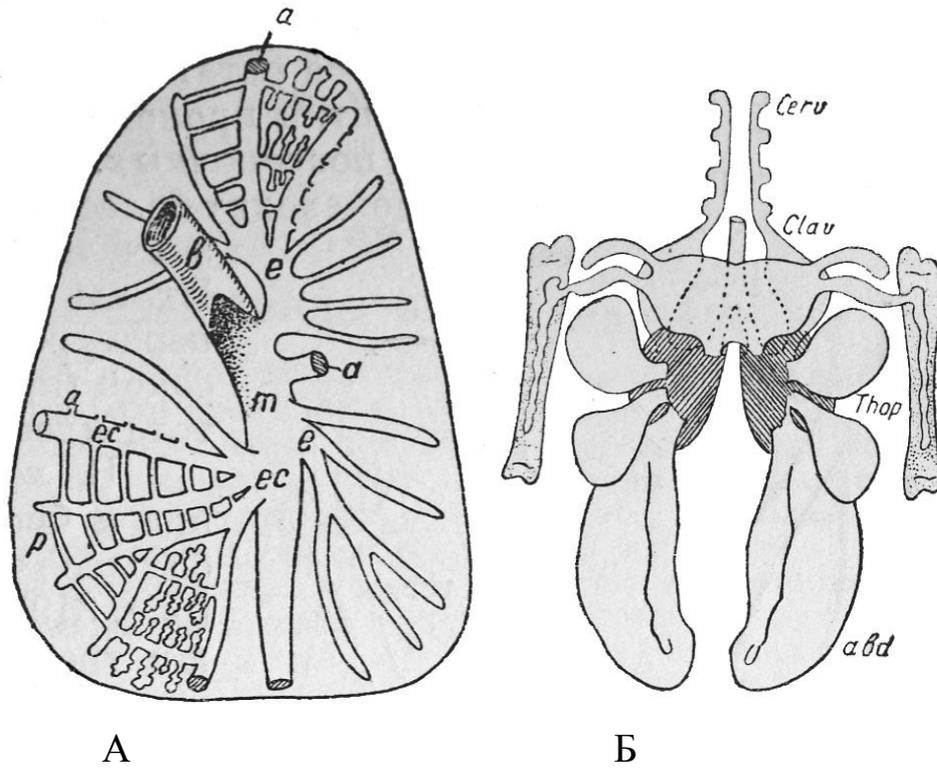


Рисунок 17. А) Схема строения легкого (по Кингсли из Шмальгаузена, 1947).

a – место соединения эктобронхов с воздушными мешками; *b* – бронх; *e* – энтобронхи; *ec* – эктобронхи; *m* – средний бронх; *p* – парабронхи.

Б) Схема строения воздушных мешков (по Галлеру из Шмальгаузена, 1947) *abd* – брюшные, *cerv* – шейные, *clav* – межключичные; *thor* – грудные мешки

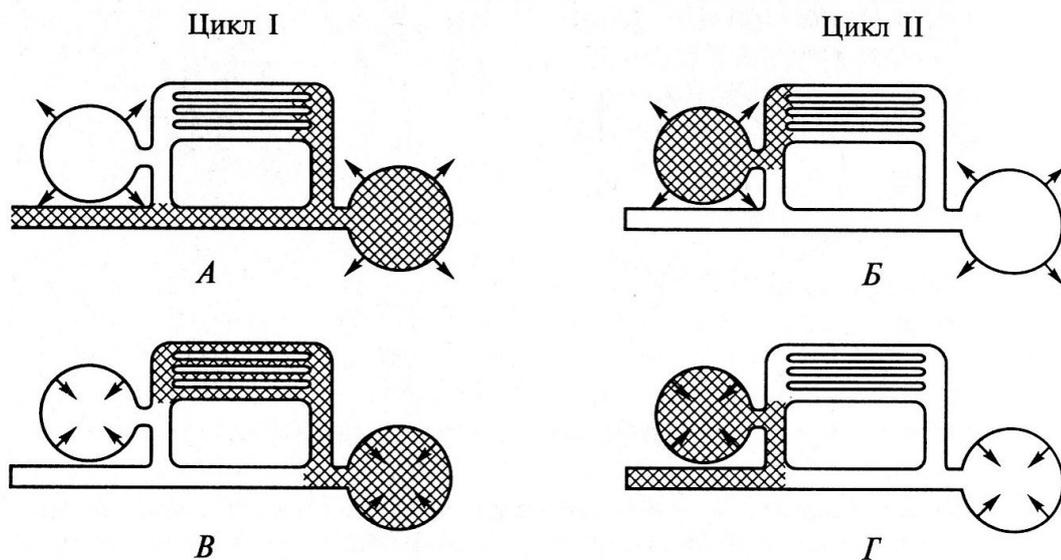


Рисунок 18. Схема движения воздуха через дыхательную систему птиц (по Шмидт-Нильсону, 1982).

A, B – вдох (I-II), *B, Г* – выдох (I-II).

Млекопитающие имеют достаточно крупные легкие дольчатого строения, способные к растяжению. Также как и у некоторых рептилий (черепаха) и птиц легкие имеют губчатое строение, однако это сходство сложности строения только внешнее. Если у рептилий и птиц простое мешкообразное легкое разделялось внутренними перегородками на все меньшие и меньшие камеры, приобретая сложную внутреннюю структуру, то у млекопитающих происходило своего рода умножение первоначальных простых однокамерных легочных пузырьков и сложная легочная структура складывалась из их совокупности. Это доказывается особенностями эмбрионального развития легкого млекопитающих. В данном процессе не наблюдается стадий, которые соответствовали бы разделению на внутренние камеры целого мешкообразного легкого, подобно легким земноводных и пресмыкающихся. Вместо этого в эмбриональном развитии легкого млекопитающих по мере роста зачаточных бронхиальных (или легочных) почек происходит их последовательное дихотомическое ветвление, 8-25-кратное. С каждым ветвлением происходит увеличение числа зачаточных дыхательных ходов, образующих сложное «бронхиальное дерево», концевые почки которого преобразуются в так называемые терминальные бронхиолы. Последние, в свою очередь, дают начало еще 3-6 альвеолярным ходам, заканчивающимся альвеолярными мешочками (альвеолами) (рис. 19). Такой ход эмбрионального развития легких млекопитающих ставит их в особое положение по сравнению с легкими амфибий, рептилий и птиц. Вероятно, альвеолярные легкие возникли в ходе эволюции путем радикальной перестройки самых ранних стадий эмбриогенеза этих органов.

Бронхи выстланы мерцательным эпителием и имеют собственный хрящевой скелет. Легкие млекопитающих, образованные совокупностью альвеол и ветвящихся бронхов, обычно не образуют компактных мешковидных органов, а разделены довольно глубокими вырезками на крупные доли (число которых различно у разных групп млекопитающих).

Механизм вентиляции легких у млекопитающих в принципе сходен с таковым у других амниот. Это всасывающий (разрезающий) насос, работа которого основана на изменениях объема грудной полости. Особенностью млекопитающих является наличие особой сухожильно-мышечной перегородки – диафрагмы. Диафрагма подразделяет полость тела на две части: грудную (плевральную) полость, где расположены легкие и брюшную (перитонеальную) полость. Наличие диафрагмы позволило значительным образом усовершенствовать вентиляцию легких по типу всасывающего насоса не только за счет движения грудной клетки, как у всех других групп амниот, но и диафрагмы. В разном сочетании у всех млекопитающих в акте дыхания принимают участие и межреберная мускулатура и диафрагма; у хищников большее

значение имеет межреберная мускулатура, у копытных – диафрагма. При вдохе разница внешнего и плеврального давления приводят к растяжению легких. Выдох протекает пассивно. Диафрагма имеет куполообразную форму и обращена выпуклой поверхностью в сторону грудной полости, а вогнутой – в сторону брюшной полости, охватывая спереди (у человека – сверху) печень. Средняя часть диафрагмы перепончатая, периферическая – мышечная. Мышцы диафрагмы в эволюции обособились из мускулатуры брюшной стенки тела. При их сокращении купол диафрагмы становится более плоским, ее средняя часть оттягивается назад. Объем грудной полости при этом существенно увеличивается. Дыхательный насос млекопитающих весьма совершенен, но, в отличие от птиц, строение легких не позволяет избежать сохранения в них определенного запаса застойного воздуха. Органы дыхания млекопитающих, как и птиц, обеспечивают такую интенсивность газообмена, которая достаточна для достижения высокого уровня метаболизма, определяющего возникновение гомойотермии. В целом интенсивность газообмена в легких птиц выше, чем таковая в легких млекопитающих. Это обеспечивается высокой эффективностью механизма вентиляции легких у птиц и огромной поверхностью газообмена; при сравнении животных с одинаковой массой тела оказывается, что поверхность дыхательных капилляров птицы примерно в 10 раз больше, чем поверхность легочных альвеол млекопитающего.

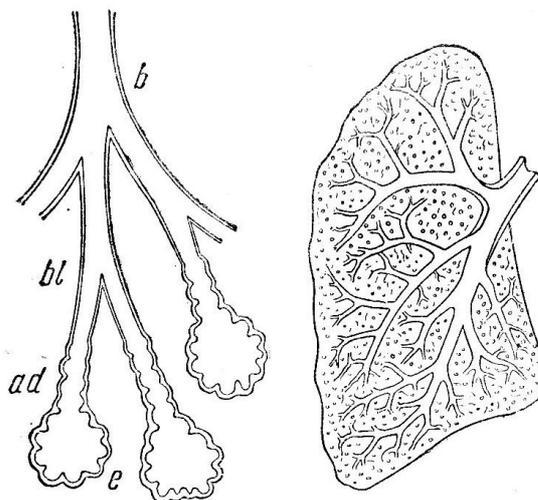


Рисунок 19. Схема строения легкого млекопитающего (по Гертвигу из Константинова, Шаталовой, 2005).

Ad – альвеолярный ход; b - бронх; bl – бронхиола; e – конечные пузырьки с альвеолами.

Демонстрационная часть по теме «Органы дыхания представителей типа Chordata»

Препарат **Внешний вид ланцетника *Branchiostoma lanceolatum*** (влажный препарат)

Рассмотрите взрослого представителя *Branchiostoma lanceolatum*. Убедитесь в отсутствии наружных жаберных щелей, поскольку щели закрыты стенками атриальной полости.

Препарат **Продольный разрез Ланцетника *Branchiostoma lanceolatum*** (фиксированный гистологический срез).

Используя микроскоп, на продольном разрезе найдите жаберные щели. Обратите внимание на их количество и протяженность глотки, составляющей почти половину длины тела.

Препарат **Поперечный разрез ланцетника *Branchiostoma lanceolatum* в области глотки** (фиксированный гистологический срез).

Используя микроскоп, найдите на препарате жаберные щели, эндостиль и наджаберную борозду. Объясните: почему на поперечном срезе видны сразу несколько щелей.

Препарат **Речная минога *Lampetra fluviatilis*** (фиксированный препарат учебной коллекции).

На фиксированном препарате речной миноги из учебной коллекции рассмотрите наружные отверстия жаберных мешков.

Препараты **Отпрепарированные жаберные мешки вскрытой Миксины атлантической *Muxine glutinosa*** (влажные препараты).

Рассмотрите жаберные мешки и убедитесь, что выводные протоки жаберных мешков соединяются перед выходом на поверхность.

Препарат **Кошачья акула *Galeus melastomus*** (фиксированный препарат учебной коллекции).

На препарате акулы найдите жаберные щели. Обратите внимание на количество щелей и свободные края жаберных перегородок, прикрывающих соседнюю жаберную щель. Брызгальце – остаток жаберной щели между челюстной и подъязычной дугой расположено за глазом. Редукция этой щели сопряжена с возникновением связи челюстной и подъязычной дуг при амфистилии и гиостилии.

Препараты **Скат-бабочка** *Gymnura altavela*, **Электрический скат** *Torpedo marmorata*, **Орляк** *Myliobatis aquila* (фиксированные препараты учебной коллекции).

У скатов жаберные щели расположены на вентральной стороне, их количество у всех представителей составляет пять пар. Брызгальца крупнее и расположено дорсально. У скатов брызгальце используется для забора воды при дыхании, что важно при придонном образе жизни.

Препарат **Вскрытый Скат морская лисица** *Raja clavata* (влажный препарат).

На препарате видна вскрытая жаберная область. Свободные края жаберных перегородок удалены. Совокупность жаберного эпителия на одной стороне составляют полужабру. Совокупность полужабр с двух сторон перегородки составляют целую жабру. Убедитесь, что у ската, как и большинства акул, общее количество жаберных щелей 4,5 пары. На вскрытой полости брызгальца видна рудиментарная жабра – ложножабра брызгальца.

Препарат **Хрящевый ганоид стерлядь** *Acipenser ruthenus* (сухой экспонат).

Костная жаберная крышка из покровных костей, прикрывающая всю жаберную область – характерная особенность всех костных рыб. Эта структура защищает все жаберные структуры и используется в дыхании. Найдите костную жаберную крышку. У хрящевых ганоидов сохраняется архаичный признак – брызгальце, в виде малозаметного отверстия, расположенного над жаберной крышкой.

Препараты **Костные ганоиды Панцирная щука** *Lepisosteus sp.*, **Многопер** *Polypterus bichir* (сухие экспонаты).

Найдите костную жаберную крышку. Обратите внимание, что брызгальце отсутствует.

Препарат **Жабры и жаберное кровоснабжение щуки** *Esox lucius* (влажный препарат).

У высших костных рыб исчезают жаберные перегородки, а жабры расположены непосредственно на скелетных жаберных дугах. Их количество 4 пары.

Препарат **Скелет жаберных дуг костной рыбы Судак *Sander lucioperca*, Сазан *Cyprinus carpio*** (сухие экспонаты).

На скелете высших костных рыб видно сокращение области, занимаемой жаберными структурами по сравнению с хрящевыми рыбами и круглоротыми. Если у миноги, акул и скатов скелетные элементы глотки простираются в каудальном направлении далеко за пределы мозгового черепа, то у высших костных рыб жабры расположены под мозговой коробкой. В качестве одного из механизмов реализации этой эволюционной тенденции является сокращение количества жаберных элементов. Хорошей иллюстрацией этого является редукция пятой жаберной дуги.

Препараты **Глоточные зубы карповой рыбы Лещ *Abramis brama*** (сухой экспонат), **жаберная дуга толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*** (влажный препарат).

Ряд рыб используют жаберные структуры при питании. Жаберные тычинки толстолобика формируют густую щетку и используются для фильтрации. Глоточные зубы карповых представляют собой видоспецифичные структуры, используемые для механической обработки пищи.

Препарат **Вскрытая амфибия Лягушка *Rana sp.*** (влажный препарат).

У всех тетрапод имеются легкие – органы дыхания атмосферным воздухом. У амфибий они еще невелики и достаточно просты. Площадь поверхности легких сопоставима с площадью поверхности тела и не полностью обеспечивают дыхание. Большое значение имеют влажные покровы. У лягушек легкие устроены сложнее, чем у хвостатых амфибий, поскольку отсутствие хвоста относительно сокращает общую площадь покровов. Состояние дыхательных путей у лягушки еще достаточно примитивно. Нет настоящей трахеи (гортанно-трахеальная камера), однако это, по-видимому, вторично, так как у более примитивной группы хвостатых амфибий трахея имеется. Найдите на препарате вторичные ноздри (хоаны) и гортанные хрящи.

Препарат **Скелет амфибии *Rana sp.*** (сухой экспонат).

Строение скелета лягушки отражает несовершенство механизма вентиляции легких, что и стало причиной невозможности отказаться от покровного дыхания. Нагнетание воздуха осуществляется через ноздри за счет движения дна ротоглоточной полости. С этим связана широкая голова – яркая особенность скелета земноводных. Обратите внимание на отсутствие грудной клетки. Самостоятельных ребер нет, они входят в состав поперечных отростков

позвонков. У хвостатых ребра есть, но они также не формируют грудной клетки.

Препарат **Органы дыхания позвоночных** (влажный препарат).

Рассмотрите легкие ящерицы. Сравните с легкими бесхвостой амфибии. По размеру легкие ящерицы не очень велики и не отличаются значительной сложностью стенок. Однако интенсификация дыхания произошла за счет совершенствования механизма вентиляции – создания грудной клетки. Акт дыхания обеспечивается действием межреберной мускулатуры. Менее эффективный нагнетающий насос дна ротоглоточной полости амфибий был заменен всасывающим насосом грудной клетки.

Препарат **Вскрытая рептилия вид Агама *Agama sp.*** (влажный препарат).

На препарате вскрытой агамы видно, что легкие относительно некрупные, а дыхательные пути, особенно трахея, развиты значительно лучше, чем у амфибий. Хорошо видны хрящевые кольца, армирующие трахею.

Препараты **Скелет болотной черепахи** (сухой экспонат), **Вскрытая болотная черепаха *Emys orbicularis*** (влажный препарат), **Скелет и строение среднеазиатской черепахи вид *Agrionemys horsfieldi*** (комбинированный сухой экспонат).

У черепах ребра вошли в состав панциря, верхняя (карапакс) и нижняя (пластрон) части которого соединены неподвижно. Механизм вентиляции легких, характерный для других групп рептилий, стал невозможен. Были разработаны другие способы вентиляции легких за счет движения мускулатуры и скелетных элементов шеи, пояса передних конечностей и сокращения особой мускулатуры близ легких. Эти мышцы видны на препарате вскрытой болотной черепахи. Некоторые водные черепахи демонстрируют возврат к древнему способу вентиляции легких за счет ротовой полости. Помимо этого, ряд водных черепах имеют структуры, не свойственных рептилиям: капиллярные сети в ротовой полости и клоаке. Однако, несмотря на эти механизмы, легкие черепах, видимо, вентилируются недостаточно, что компенсируется большими размерами и сложностью строения. Подобно птицам и млекопитающим легкие становятся губчатыми.

Препарат **Ринальный фрагмент черепа крокодила вид аллигатор *Alligator sp.*** (сухой экспонат).

У рептилий начинается процесс разобщения дыхательной и пищеварительной частей ротовой полости. У большинства это небольшой костный помост, отделяющий выход хоан. У крокодилов формирование вторичного костного неба завершено и ротовая полость оказывается разделена на дыхательную часть (носоглоточные ходы) и собственно ротовую. Дыхательные отверстия во вторичном костном небе – вторичные хоаны – смещены к глотке.

Препараты **Скелет Сизого голубя *Columba livia*** (сухой экспонат), **Скелет торса Журавля венценосного *Balearica pavonina*** (сухой экспонат).

Строение грудной клетки птицы отличается необычностью конструкции. Обратите внимание, что каждое ребро состоит из двух ветвей: проксимальной и дистальной. Они соединены хрящевой перемычкой, в зоне которой и происходит деформация ребра при дыхании. Характерной особенностью грудной клетки птиц являются и крючковидные отростки на проксимальных участках ребер. Крючок направлен каудально и налегает на соседнее ребро. Эти особенности позволяют птицам дышать в полете, создавать прочную опору крыльям и при этом сохраняя возможность изменять объем грудной клетки в ходе дыхания.

Препараты **Вскрытая птица и Органы дыхания позвоночных** (влажный препарат).

Рассмотрите легкие птицы и оцените их размер относительно размера тела. Обратите внимание на длинную трахею, которая армирована кольцами. На легких хорошо видны отверстия эктобронхов, ведущих в воздушные мешки.

Препарат **Грудина представителя гусеобразных *Anseriformes*** (сухой экспонат).

У немногих птиц трахея значительно длиннее шеи и образует петли либо на шее и груди под кожей (некоторые куриные, райские птицы и др.) либо даже в киле грудины (журавли, лебеди). Такая длинная трахея играет роль резонатора, усиливающего издаваемые нижней гортанью звуки. На внешней стороне грудины, сбоку от киля, хорошо видна трубка трахеи, армированная костными кольцами. Эта петля выполняет функцию резонатора звуковых колебаний, издаваемых нижней гортанью.

Препараты **Вскрытая крыса *Rattus sp.*, Органы дыхания позвоночных** (влажные препараты).

Губчатые легкие млекопитающих характеризуются относительно крупными размерами и дольчатым строением. Особенностью строения органов дыхания млекопитающих стало появление мускульно-соединительнотканной грудно-брюшинной преграды – диафрагмы, позволяющей усовершенствовать механизм вентиляции легких. На препарате вскрытого млекопитающего диафрагма хорошо видна. Она разделяет внутреннюю полость на грудную (плевральную) и брюшную (перитонеальную). Обратите внимание на то, что легкие, являясь антимерами, ассиметричны. Это обусловлено расположением сердца.

**Сравнительноанатомическая таблица по теме
«ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
ТИПА CHORDATA»**

Группа	Состояние органов дыхания
Ланцетник	Обширная глотка с большим количеством жаберных щелей, без жаберного эпителия. Большое значение имеет покровное дыхание.
Миксины	Сферические жаберные мешки от 7 до 14 пар (пиявкоротые), соединенные с глоткой. Внешний проток каждого мешка либо сливаются вместе, либо открывается самостоятельно (пиявкоротые миксины).
Миноги	Семь пар жаберных мешков, наружные отверстия которых открываются самостоятельно. Внутренние отверстия жаберных мешков у взрослых миног открываются в слепозамкнутую дыхательную трубку.
Акулы и скаты	Жаберные мешки превращены в щелевидные пространства. Обычно пять жаберных щелей (в качестве исключения есть представители с шестью и семью щелями). Жаберный эпителий расположен на жаберных перегородках. Обычно 4,5 пар полных жабр. Имеется брызгальце с ложножаброй – рудимент жаберной щели между челюстной и подъязычной дугами.
Химеры	Появляется кожистая жаберная крышка – разросшаяся первая жаберная перегородка. Свободные края остальных перегородок редуцировались. Последняя жаберная щель заросла. Всего 4 пары полных жабр (3 полных и две половины). Брызгальце зарастает.
Хрящевые ганоиды	Жаберные перегородки рудиментарны. Появляются костные жаберные крышки. Брызгальце сохраняется. Ложножабра брызгальца превращается в оперкулярную жабру. Полных жабр – 4 пары.
Костные ганоиды	Брызгальце исчезает. Некоторые способны дышать атмосферным воздухом с помощью сложного плавательного пузыря.
Костные рыбы	Жаберные перегородки исчезают полностью. Основной орган дыхания – жабры, но есть представители, исполь-

	зующие добавочные органы дыхания.
Двоякодышащие рыбы	Появляются легкие и внутренние ноздри – хоаны. Вентиляция легких производится с помощью колебаний дна ротовой полости.
Хвостатые амфибии	Велико значение покровного дыхания. Легкие имеют невысокую площадь дыхательной поверхности (сопоставима с площадью поверхности тела). Имеется трахея. Ротоглоточный механизм вентиляции легких.
Бесхвостые амфибии	Сложность легкого возрастает (ячеистые стенки). Значение покровного дыхания несколько ниже. Трахея заменена на гортанно-трахеальную камеру.
Птицы	Легкие небольшие нерастяжимые, но губчатые. Вторичного костного неба нет. Удлиняется трахея. Отличительные особенности птиц: обширная система воздушных мешков и наличие нижней гортани, расположенной в месте разделения трахеи на бронхи. Дыхание обеспечивается путем изменения объема воздушных мешков. За счет транзитной емкости воздушных мешков воздух движется через легкие всегда в одном направлении и даже на выдохе в легких богатый кислородом воздух (двойное дыхание). Газообмен идет в губчатой ткани легких вокруг мельчайших трубочек – парабронхов.
Млекопитающие	Легкие губчатые, растяжимые, дольчатые. Сложная система внутрилегочных дыхательных путей, заканчивающихся элементарными трубочками – бронхиолами с пузырьками альвеол на конце, где идет газообмен. Появляется диафрагма.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Дзержинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. – М.: Аспект Пресс, 2005. – 304 с.
- Ильичев В.Д., Карташев Н.Н., Шилов И.А. Общая орнитология. – М.: Высшая школа. – 1982. – 464 с.
- Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. – М.: Академия, 2001. – 425 с.
- Иорданский Н.Н. Эволюция органов дыхания хордовых (Низшие хордовые и первичноводные позвоночные) // Биология в школе. – 1989. – № 1. – С. 8–15.
- Иорданский Н.Н. Эволюция органов дыхания хордовых (Наземные позвоночные) // Биология в школе. – 1989. – № 4. – С. 11–16.
- Карташев Н.Н., Соколов В.Е., Шилов И.А. Практикум по зоологии позвоночных. – М.: Высшая школа, 1981. – 320 с.
- Карташев Н.Н., Соколов В.Е., Шилов И.А. Практикум по зоологии позвоночных. – М.: Аспект Пресс, 2004. – 383 с.
- Константинов В.М., Шаталова С.П. Сравнительная анатомия позвоночных животных. – М.: Академия. – 2004. – 304 с.
- Константинов В.М., Наумова С.П., Шаталова С.П. Зоология позвоночных. – М.: Академия, 2000. – 496 с.
- Наумов Н.П., Карташев Н.Н. Зоология позвоночных. – М.: Высшая школа, 1979. – Ч.1-2. – 333, 272 с.
- Никольский Г.В. Экология рыб. – М.: Высшая школа, 1963. – 368 с.
- Проссер Л. Кислород, дыхание и метаболизм // Сравнительная физиология животных: Т.1. – М.: Мир, 1977. – С.349-429
- Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. – М.: Мир, 1992. – Т.1-II. – 358, 406 с.
- Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. – М.-Л.: Биомедгиз, 1934. – 150 с.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. – М.-Л. Изд-во Ан СССР, 1939. – 610 с.
- Северцов А.С. Направленность эволюции. – М.-Л. Изд-во МГУ, 1990. – 272 с.
- Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных. – М.: Учпедгиз, 1947. – 540 с.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. – М.: Наука, 1982. – 383 с.

ЭЛЕКТРОННЫЕ РЕСУРСЫ

<http://bvi.rusf.ru> – Современная систематика животных

<http://herba.msu.ru/shipunov/school/sch-ru.htm> - Фундаментальная электронная библиотека «Флора и фауна» (растения, животные, грибы и водоросли, теория эволюции и систематики)

<http://zoomet.ru> – Бесплатная электронная зоологическая библиотека