

# **ЭВОЛЮЦИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ**

## **БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ**

**2024**

# СИСТЕМЫ ОРГАНОВ

ДВИГАТЕЛЬНАЯ

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ

ПОЛОВАЯ

НЕРВНО-СЕНСОРНАЯ

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ

КРОВЕНОСНАЯ

ДЫХАТЕЛЬНАЯ

**ЦЕЛОМ**

*АМЕРНЫЙ, ОЛИГОМЕРНЫЙ, ТРИМЕРНЫЙ,  
ПОЛИМЕРНЫЙ*

**Целом** (от греч. *kóiloma* — углубление, полость), вторичная полость тела, пространство между стенкой тела и внутренними органами у высших многоклеточных животных, ограниченное собственными эпителиальными оболочками мезодермального происхождения: содержит целомическую жидкость и обычно открывается наружу специальными протоками — *целомодуктами*.

Главная и **первичная функция** Ц. — опорная, поскольку сокращения мускулатуры стенки тела возможны только при наличии внутренней опорной жидкости Ц., играющей роль несжимаемого, но легко меняющего форму «гидроскелета». Ц. поддерживает биохимическое постоянство внутренней среды организма (солевой, ионный, водный, газовый, температурный режимы).

Кроме того, выполняет разнообразные **вторичные функции**: трофическую, дыхательную, выделительную, половую и др. Высшие животные, имеющие Ц., объединяются под название целомических, или вторичнополостных (Coelomata). К ним относятся высшие первичноротые (эхиуриды, моллюски, сипункулиды, кольчатые черви), щупальцевые, погонофоры, щетинкочелюстные и вторичноротые (полухордовые, иглокожие и хордовые, включая позвоночных).

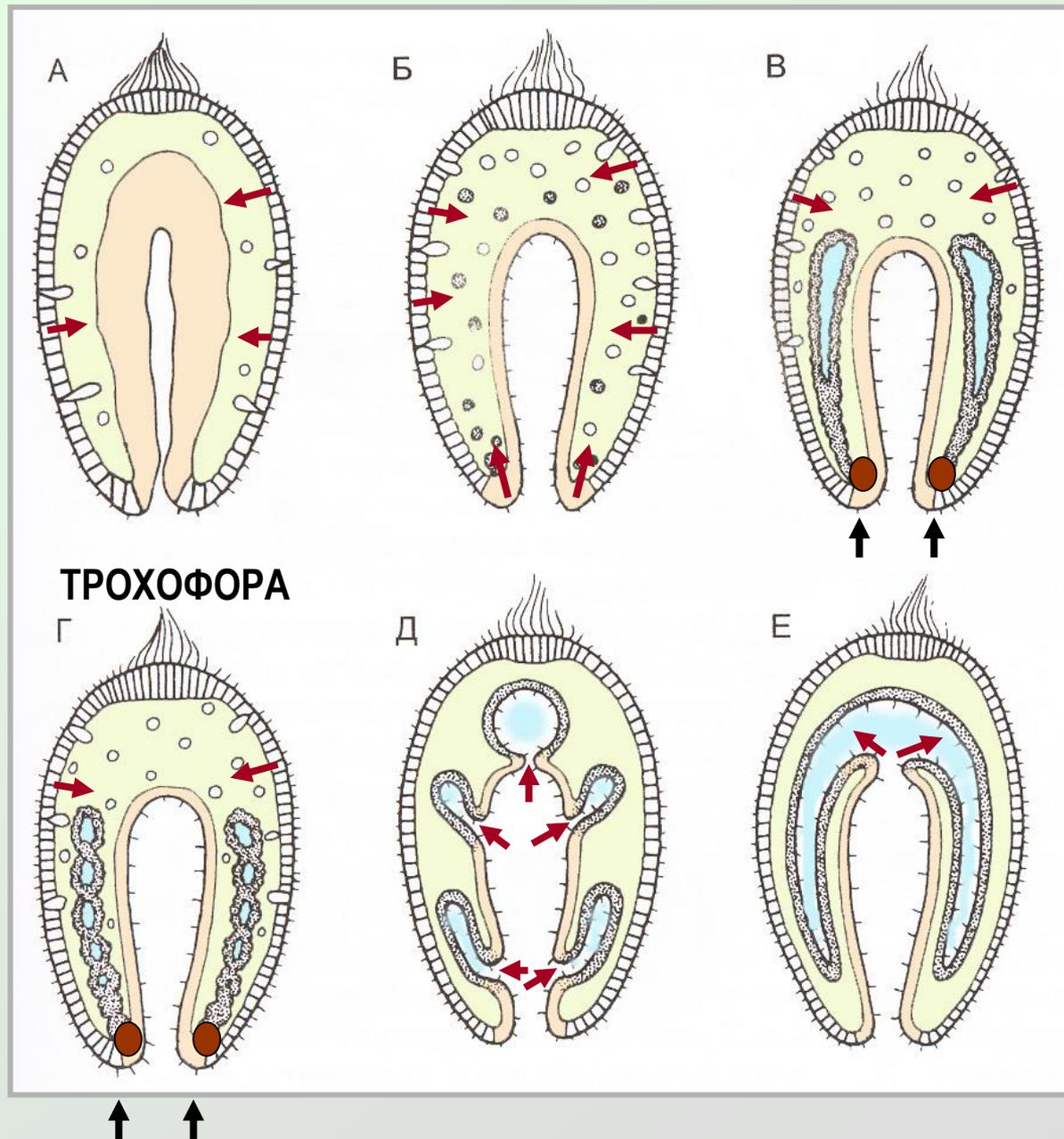
# СПОСОБЫ ОБРАЗОВАНИЯ ТРЕТЬЕГО ЗАРОДЫШЕВОГО ЛИСТКА И ЦЕЛОМА

А – эктомезенхима

Б-Г –  
эктомезенхима +  
Энтomezодерма

Д-Е -  
энтomezодерма

*телобласты*  
*схизоцелия*



# ОБЩИЕ ПЛАНЫ ГИСТОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ BILATERIA

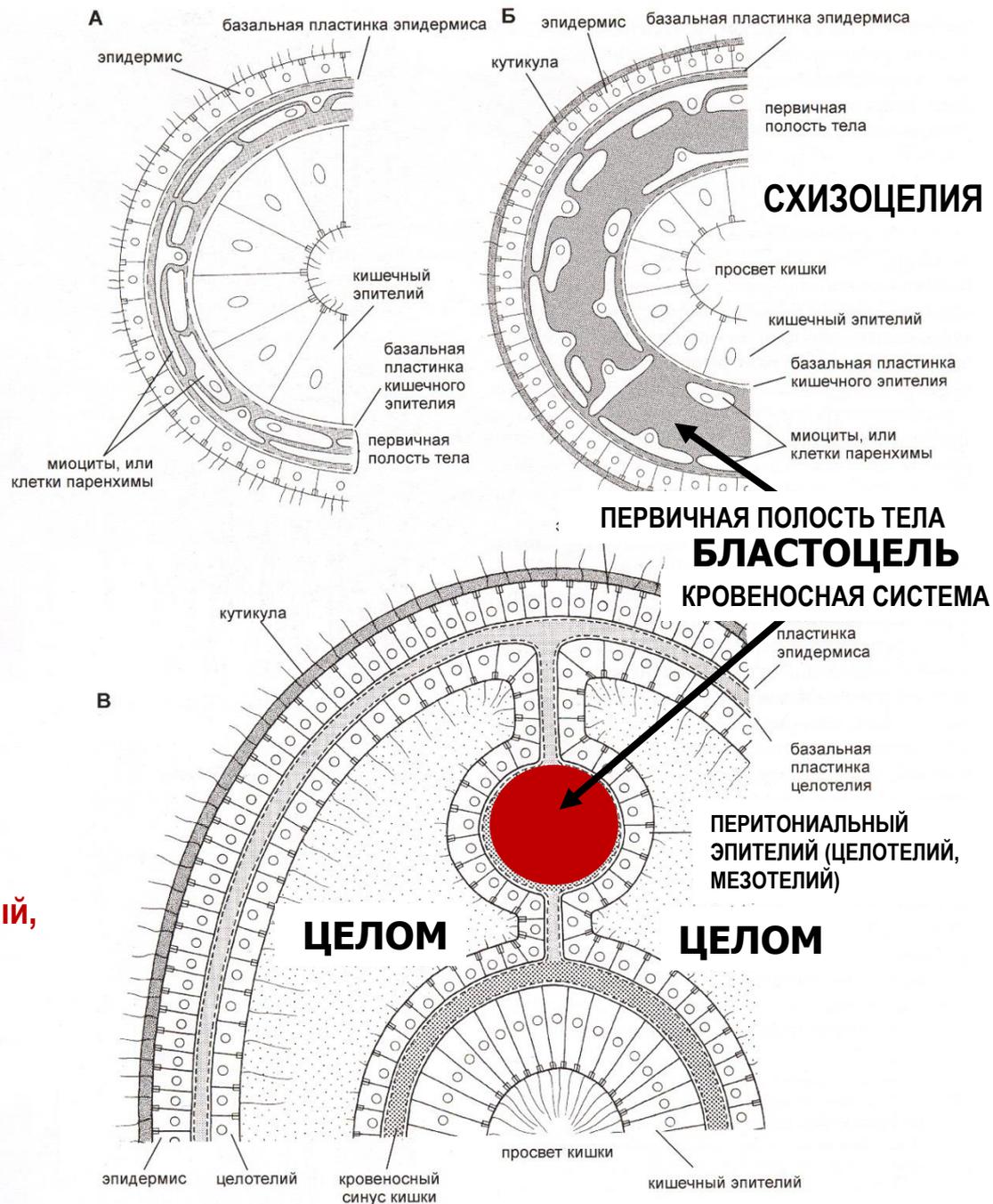
А – Ацеломический

Б – Псевдоцеломический  
(первичная полость,  
схизоцель)

В - Целомический

## ФУНКЦИИ ЦЕЛОМА:

- опорная (гидростатическая)
- биохимическое постоянство внутренней среды организма (солевой, ионный, водный, газовый, температурный режимы)
- трофическая
- половая
- выделительная



# Подраздел (Subdivisio) **Spiralia (Protostomia)**

*Вторичная полость  
тела - целом*

Phylum **Annelida** 17-20 тыс. в.

Phylum **Pogonophora** 150 в.

Phylum **Echiura** 150 видов

Phylum **Sipuncula** 250 видов

Phylum **Mollusca** 115 тыс. в.

Phylum **Nemertini** 900 видов

Phylum **Lobatocerebrida** 2 в.

Phylum **Plathelminthes** 13 т.в.

Phylum **Orthnectida** 30 видов

Phylum **Dicyemida** 70 видов

Phylum **Gnathostomulida** 100 в.

Phylum **Micrognathozoa** ок.10 в.

Phylum **Rotifera** ок. 2 тыс. видов

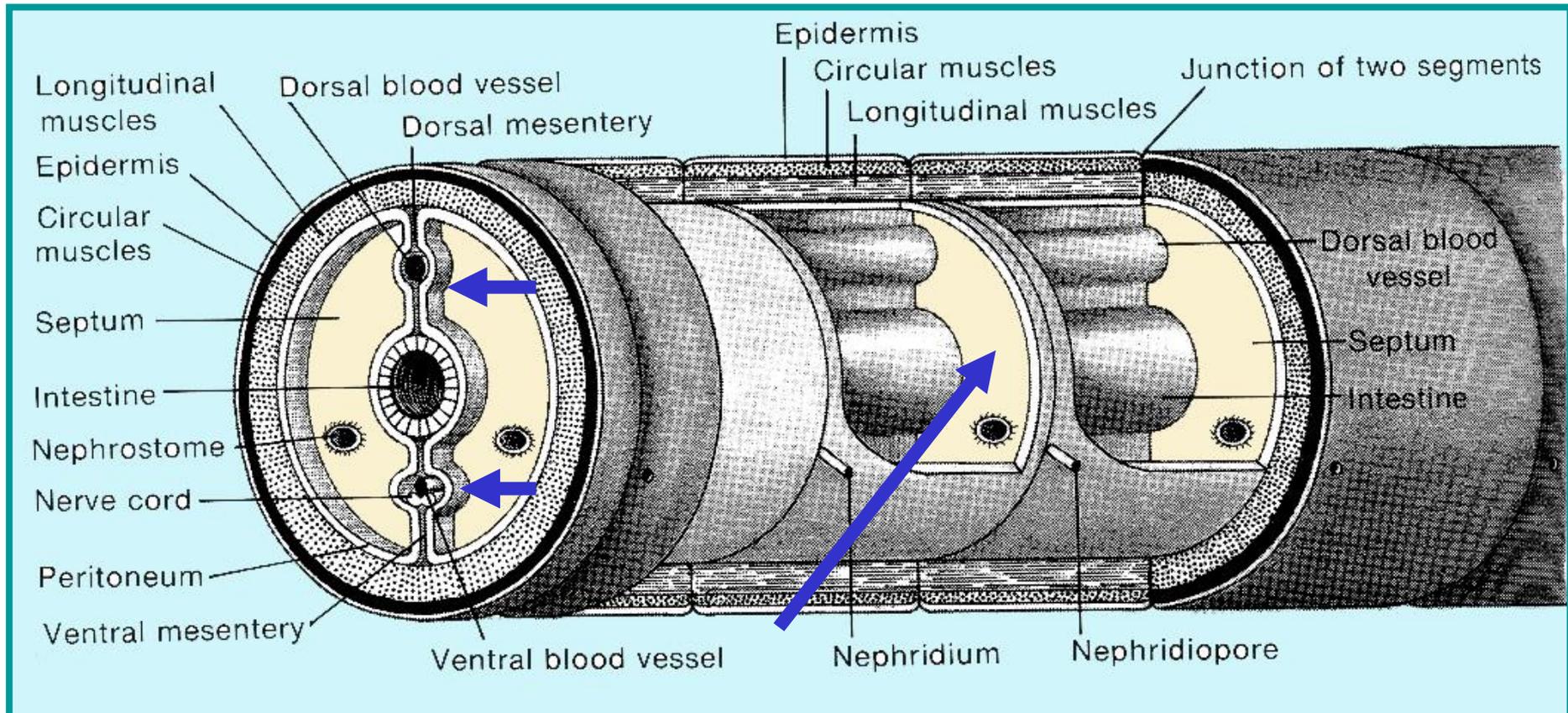
Phylum **Acanthocephala** 800 в.

Phylum **Cycliophora** 2-3 вида

Phylum **Kamptozoa** ок. 100 видов

Phylum **Gastrotricha** ок. 400 в.

# ПОЛИМЕРНЫЙ ЦЕЛОМИЧЕСКИЙ АППАРАТ POLYCHAETA



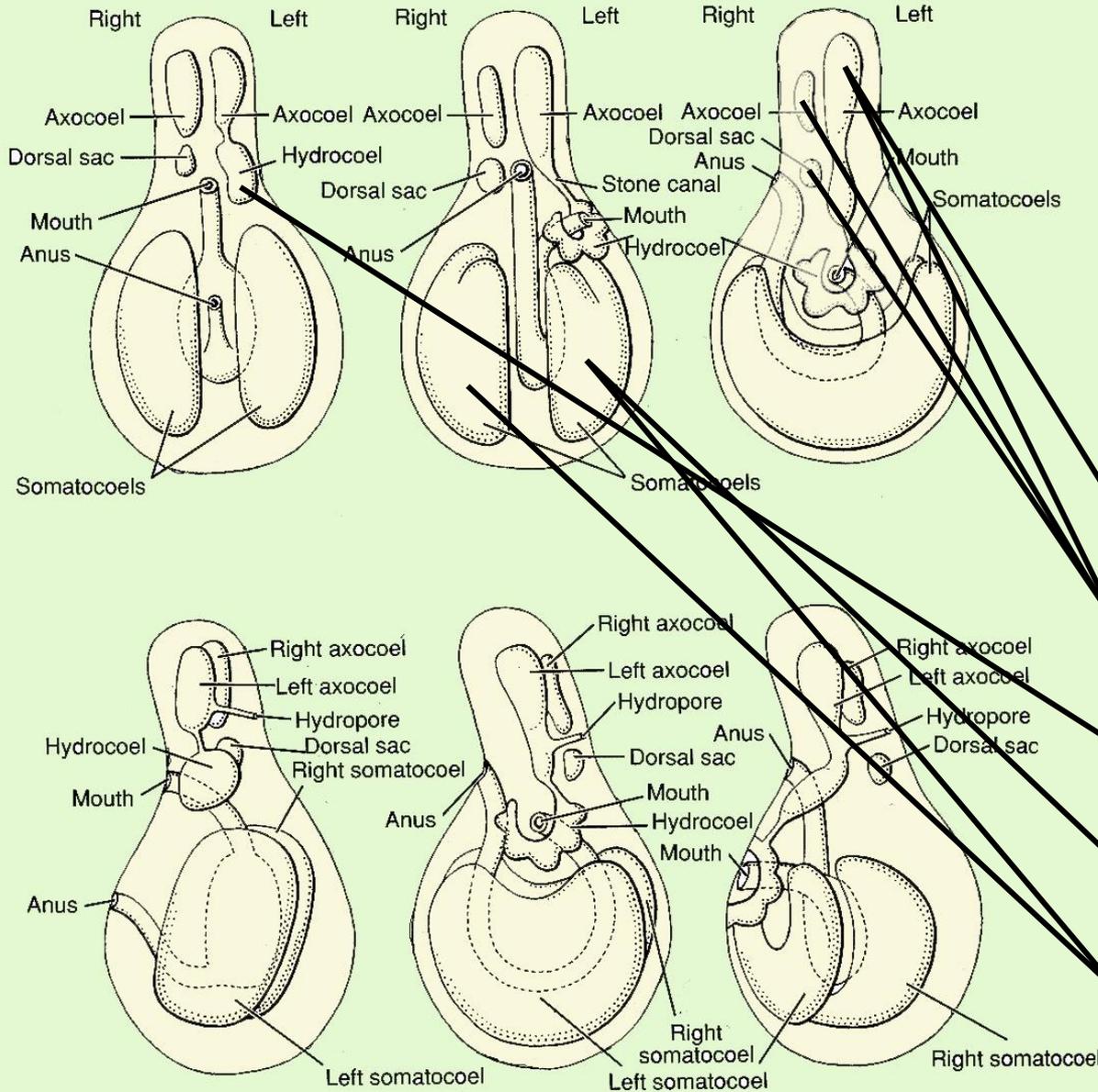
*ПЕРИТОНИАЛЬНЫЙ ЭПИТЕЛИЙ (ЦЕЛОТЕЛИЙ, МЕЗОТЕЛИЙ)*

*ДИССЕПИМЕНТ*

*МЕЗЕНТЕРИЙ (ДОРСАЛЬНЫЙ, ВЕНТРАЛЬНЫЙ)*

# ТРЕХМЕРНЫЙ ЦЕЛОМИЧЕСКИЙ АППАРАТ DEUTEROSTOMIA

ГЕНЕРАЛИЗОВАННАЯ  
СХЕМА МЕТАМОРФОЗА  
ИГЛОКОЖИХ И  
ПРОИЗВОДНЫЕ  
ЦЕЛОМИЧЕСКИХ МЕШКОВ



МАДРЕПОРОВАЯ  
АМПУЛА

ОСЕВОЙ СИНУС

АМБУЛАКРАЛЬНАЯ  
СИСТЕМА

ПЕРИГЕМАЛЬНАЯ  
СИСТЕМА

ПОЛОСТЬ ТЕЛА

# ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЦЕЛОМА

НЕФРОЦЕЛЬНАЯ Н.Ziegler, 1898;  
R.E.Snodgrass, 1938

СХИЗОЦЕЛЬНАЯ A.Goette, 1884;  
N.N.Polejaeff, 1893; J.Thiele, 1902

МИОЦЕЛЬНАЯ Н.А.Ливанов, 1955

ГОНОЦЕЛЬНАЯ Haschek, 1878;  
R.Bergh, 1885

ЭНТЕРОЦЕЛЬНАЯ И.И.Мечников,  
1874; R.Hertwig, 1881; A.Sedgwick,  
1884; A.Remane, 1950; H.Lemche,  
1960

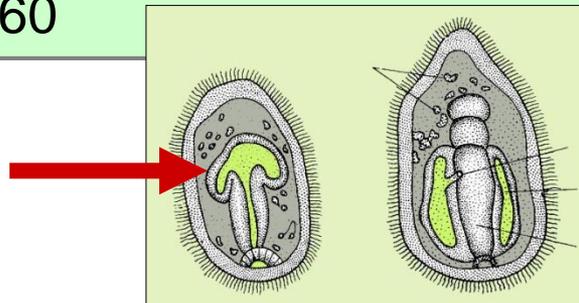
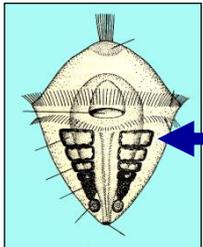


СХЕМА СТРОЕНИЯ  
ЦЕЛОМИЧЕСКИХ  
МЕШКОВ ПОЛИХЕТ

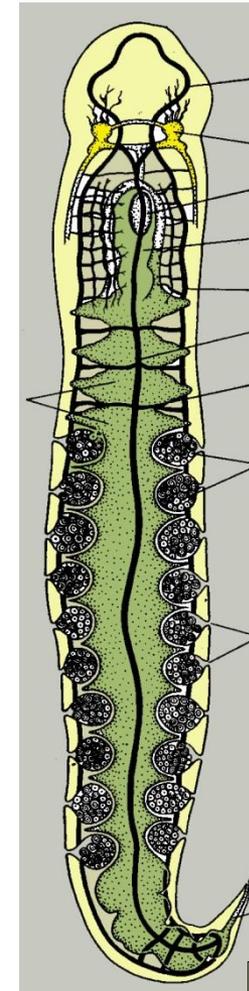
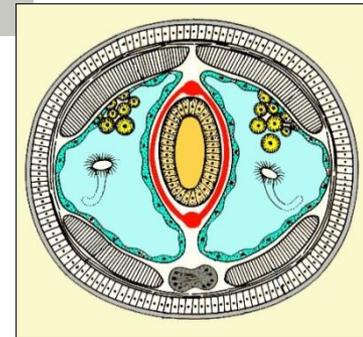


СХЕМА  
СТРОЕНИЯ  
НЕМЕРТИНЫ

ГОНАДЫ

ПОЛОВЫЕ  
ОТВЕРСТИЯ



# ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЦЕЛОМА



**НЕФРОЦЕЛЬНАЯ** Н.Ziegler, 1898;  
R.E.Snodgrass, 1938

**СХИЗОЦЕЛЬНАЯ** A.Goette, 1884;  
N.N.Polejaeff, 1893; J.Thiele, 1902

**МИОЦЕЛЬНАЯ** Н.А.Ливанов, 1955

**ГОНОЦЕЛЬНАЯ** Haschek, 1878;  
R.Bergh, 1885

**ЭНТЕРОЦЕЛЬНАЯ** И.И.Мечников,  
1874; R.Hertwig, 1881; A.Sedgwick,  
1884; A.Remane, 1950; H.Lemche,  
1960

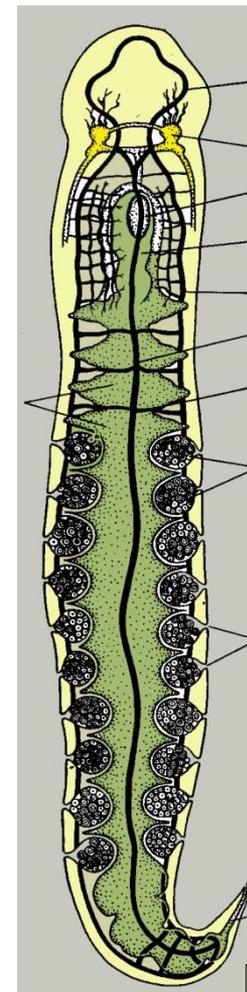
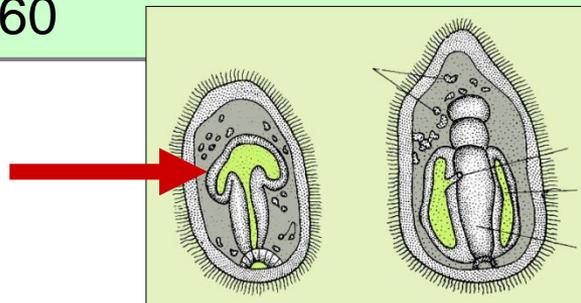
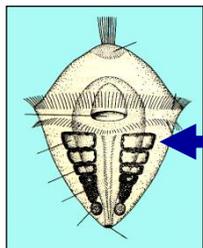
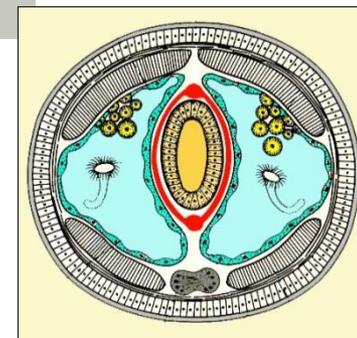


СХЕМА  
СТРОЕНИЯ  
НЕМЕРТИНЫ

ГОНАДЫ

ПОЛОВЫЕ  
ОТВЕРСТИЯ

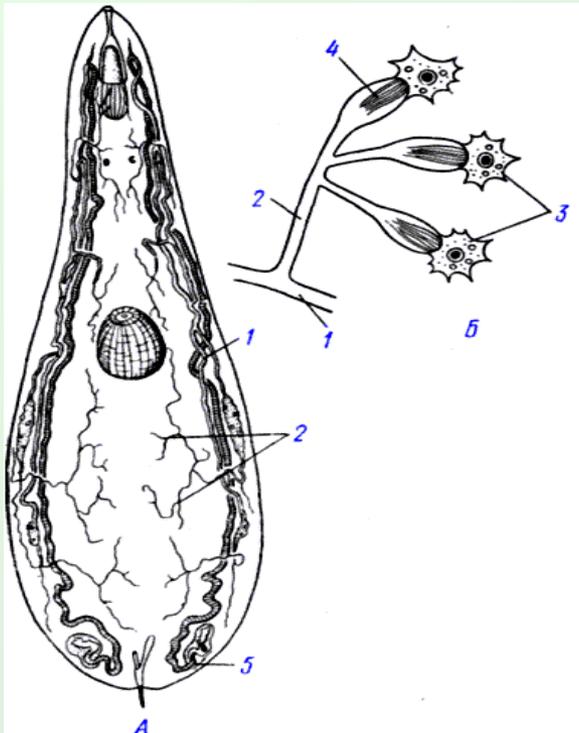
СХЕМА СТРОЕНИЯ  
ЦЕЛОМИЧЕСКИХ  
МЕШКОВ ПОЛИХЕТ



# Нефроцельная теория

- 1874 г. Рэй Ланкастер
- 1898 г. Х. Циглер
- 1894, 1945 Е. Гудрич

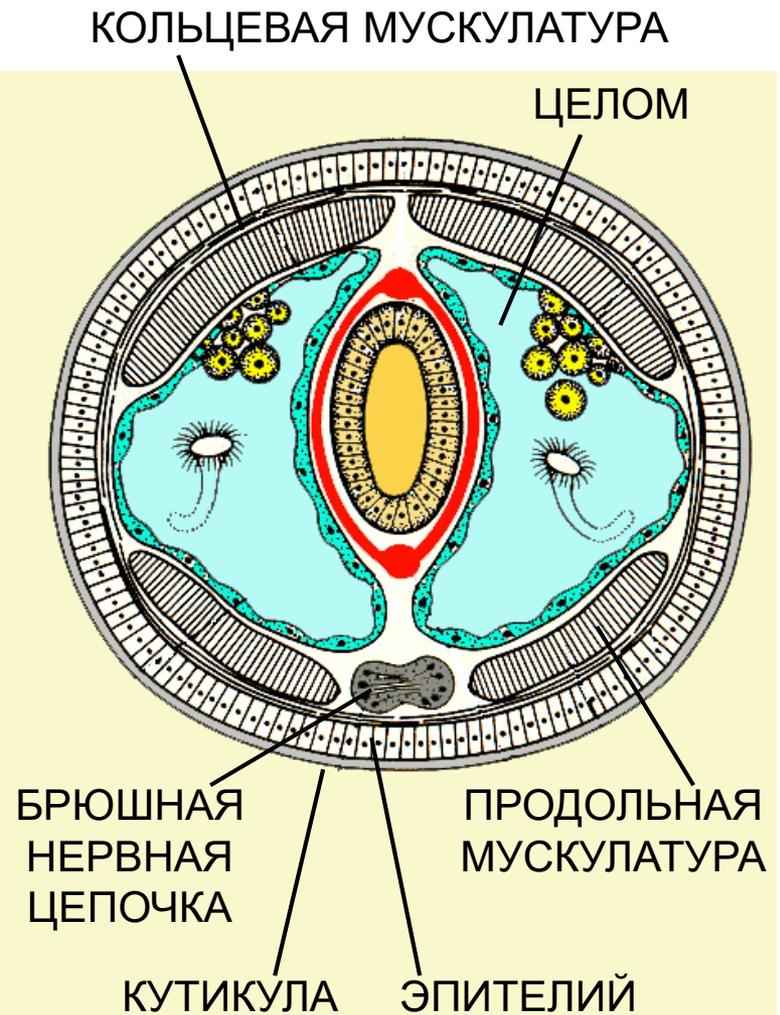
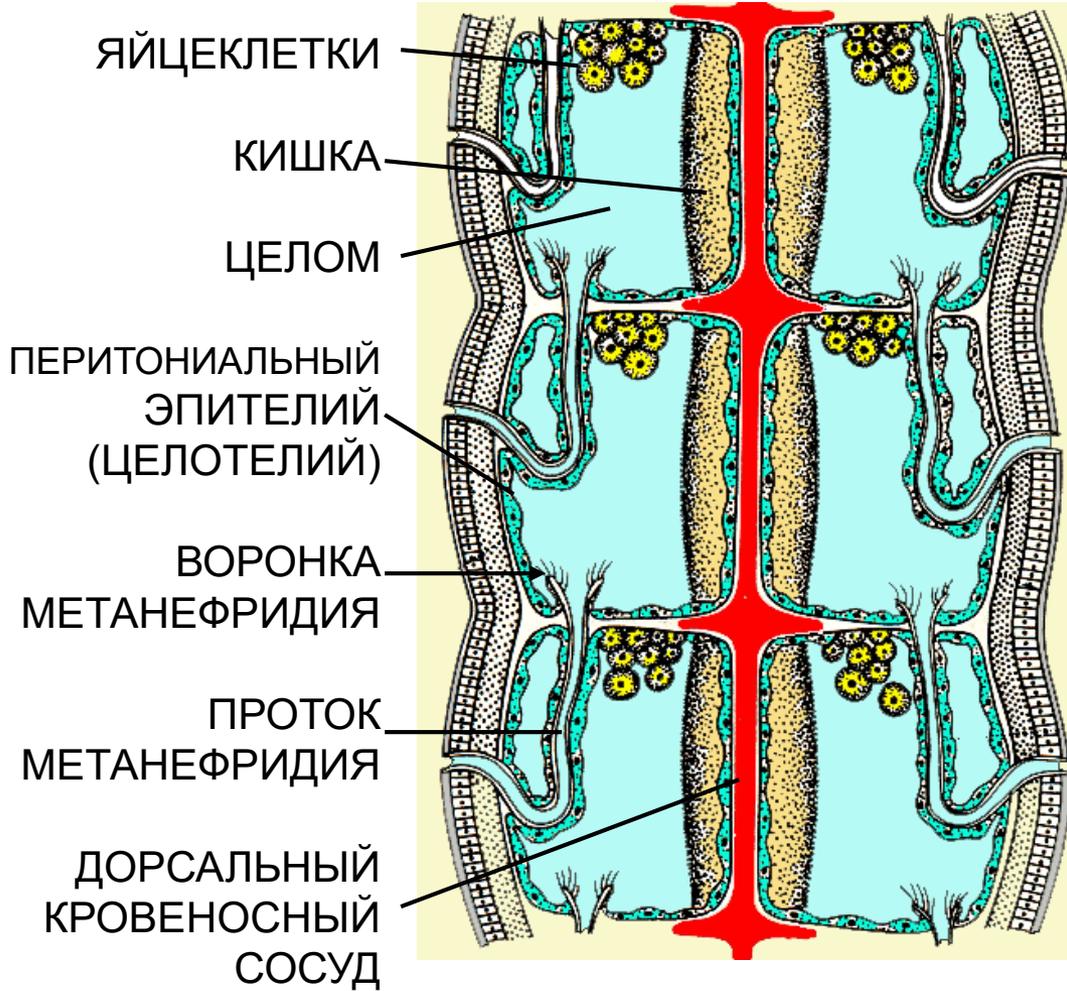
Целомические мешки являются расширениями нефридиев.

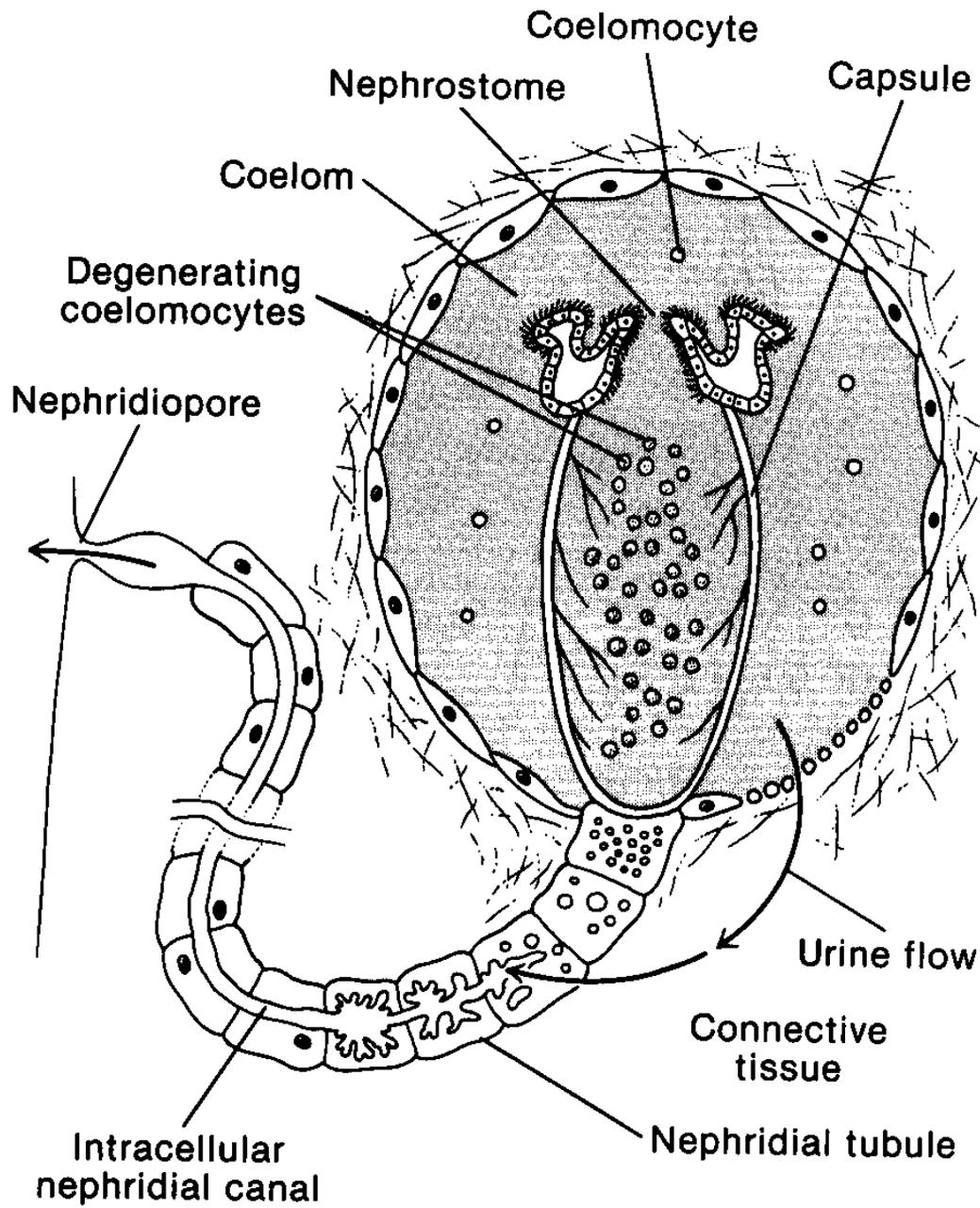


## Выделительная система турбеллярий

- А – расположение главных выделительных каналов в теле прямокишечной турбеллярии *Gyratrix hermaphroditus* (из Райзингера)
- Б – схема строения протонефридиев (по Буэ и Шантон)
- 1 – главные продольные выделительные каналы
- 2 – разветвления канальцев
- 3 – звездчатые клетки
- 4 – мерцательное пламя
- 5 – выделительные ответление

# СХЕМА ПРОДОЛЬНОГО И ПОПЕРЕЧНОГО СЕЧЕНИЯ СЕГМЕНТОВ ТЕЛА ПОЛИХЕТЫ



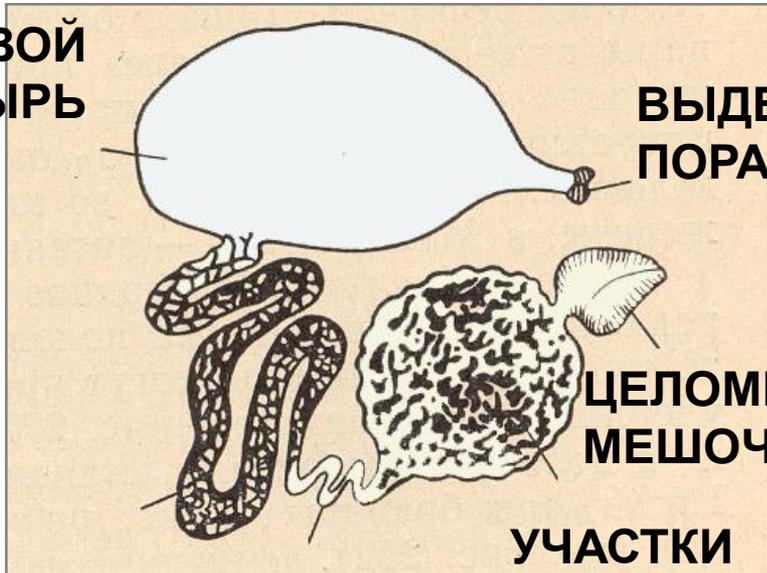


## СХЕМА СТРОЕНИЯ МЕТАНЕФРИДИЯ ПИЯВОК

# СХЕМА СТРОЕНИЯ КОКСАЛЬНОЙ ЖЕЛЕЗЫ CRUSTACEA

МОЧЕВОЙ  
ПУЗЫРЬ

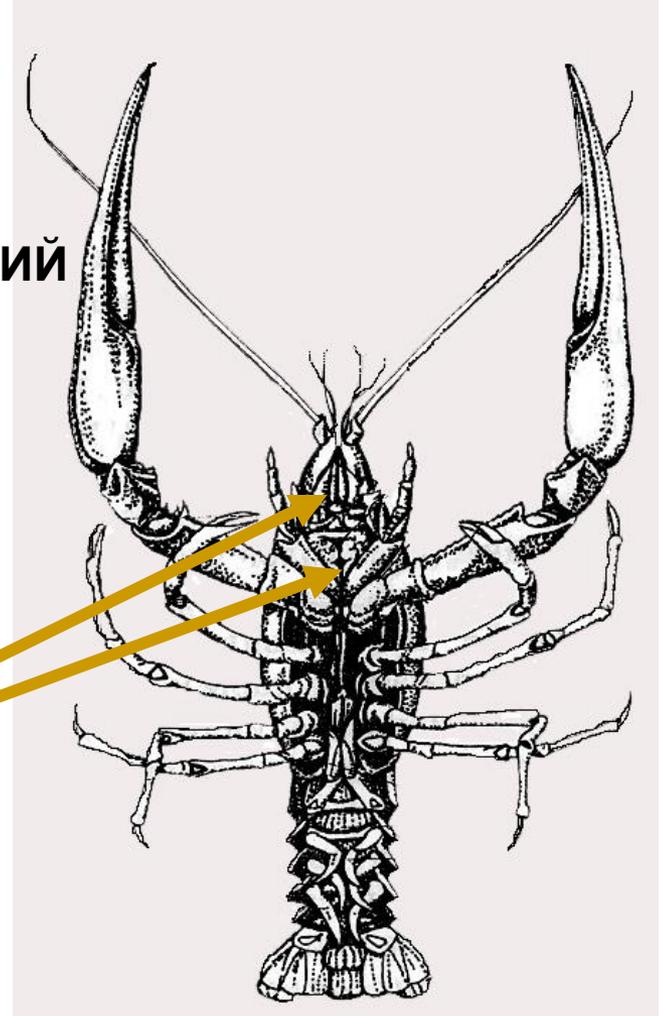
ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ  
ПОРА



ЦЕЛОМИЧЕСКИЙ  
МЕШОЧЕК

УЧАСТКИ  
ВЫДЕЛИТЕЛЬНОГО КАНАЛА

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ПОРЫ  
В ОСНОВАНИИ  
КОНЕЧНОСТЕЙ (АНТЕНН  
ИЛИ НИЖНИХ ЧЕЛЮСТЕЙ)



# Нефроцельная теория

## Возражения:

1. Все варианты нефридиев у ряда животных существуют одновременно с целомом. (Беклемишев, 1964)
2. Протонефридии и целом развиваются различными путями и из разных зачатков – первые из эктодермы, второй – из мезодермы.
3. Накопление экскретов в схизоцельных пространствах сомнительно с физиологической точки зрения.

# ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЦЕЛОМА

НЕФРОЦЕЛЬНАЯ Н.Ziegler, 1898;  
R.E.Snodgrass, 1938

**СХИЗОЦЕЛЬНАЯ** A.Goette, 1884;  
N.N.Polejaeff, 1893; J.Thiele, 1902

**МИОЦЕЛЬНАЯ** Н.А.Ливанов, 1955

ГОНОЦЕЛЬНАЯ Haschek, 1878;  
R.Bergh, 1885

ЭНТЕРОЦЕЛЬНАЯ И.И.Мечников,  
1874; R.Hertwig, 1881; A.Sedgwick,  
1884; A.Remane, 1950; H.Lemche,  
1960

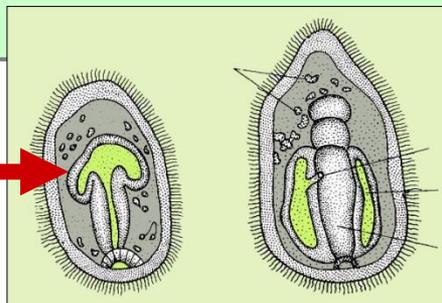
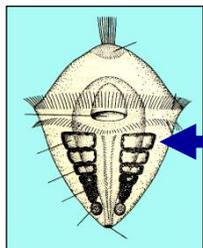


СХЕМА СТРОЕНИЯ  
ЦЕЛОМИЧЕСКИХ  
МЕШКОВ ПОЛИХЕТ

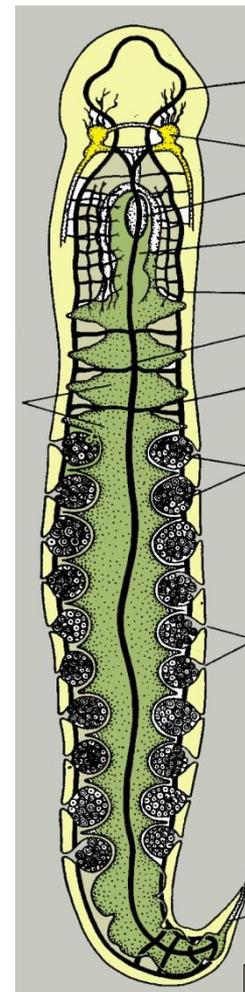
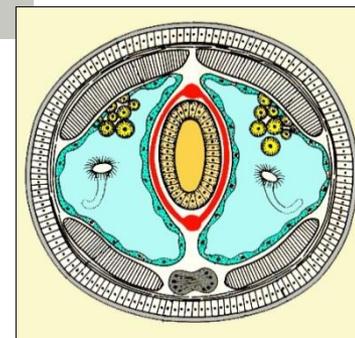


СХЕМА  
СТРОЕНИЯ  
НЕМЕРТИНЫ

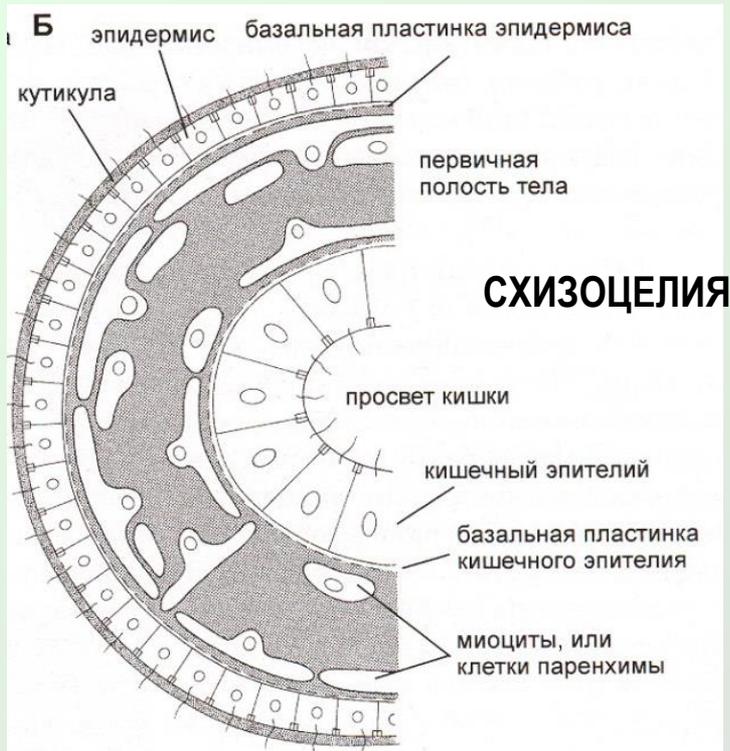
ГОНАДЫ

ПОЛОВЫЕ  
ОТВЕРСТИЯ



# Схизоцельная теория

- Выдвинута А. Goette 1884 году и поддержана N.N.Polejaeff и J. Thiele в 1902.



Согласно этой теории, целом представляет собой не что иное, как усовершенствованный схизоцель.

# Миоцельная теория

Считается модернизированной формой схизоцельной теории.

- 1933 г., 1955 г. Н. А. Ливанов

- Целом возник как полость в мускулатурной закладке животного, заполнившаяся жидкостью мускулатуры.

- Эмбриологически обоснованная.

- Целом не имел предшественников, так как «единство мышечной и целомической закладки является фактом, не требующим объяснения» (Ливанов, 1955).

**Возражения:**

Морфологическим и физиологическим предшественником целома у предков Coelomata была паренхима (или мезенхима).

# ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЦЕЛОМА

НЕФРОЦЕЛЬНАЯ Н.Ziegler, 1898;  
R.E.Snodgrass, 1938

СХИЗОЦЕЛЬНАЯ А.Goette, 1884;  
N.N.Polejaeff, 1893; J.Thiele, 1902

МИОЦЕЛЬНАЯ Н.А.Ливанов, 1955

**ГОНОЦЕЛЬНАЯ** Haschek, 1878;  
R.Bergh, 1885

ЭНТЕРОЦЕЛЬНАЯ И.И.Мечников,  
1874; R.Hertwig, 1881; A.Sedgwick,  
1884; A.Remane, 1950; H.Lemche,  
1960

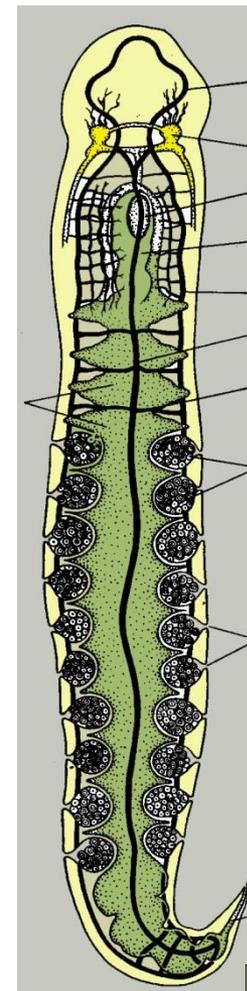
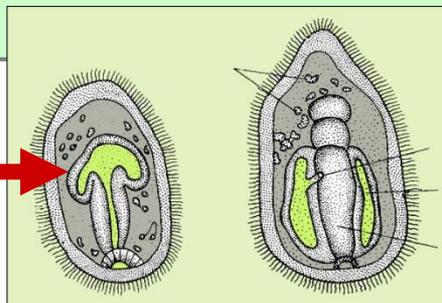
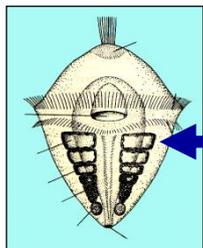
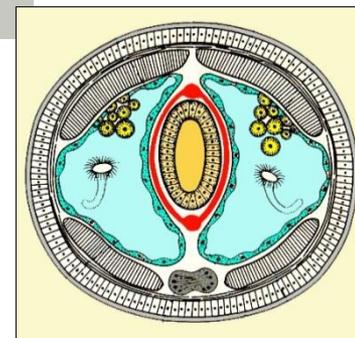


СХЕМА  
СТРОЕНИЯ  
НЕМЕРТИНЫ

ГОНАДЫ

ПОЛОВЫЕ  
ОТВЕРСТИЯ

СХЕМА СТРОЕНИЯ  
ЦЕЛОМИЧЕСКИХ  
МЕШКОВ ПОЛИХЕТ



# Гоноцельная теория

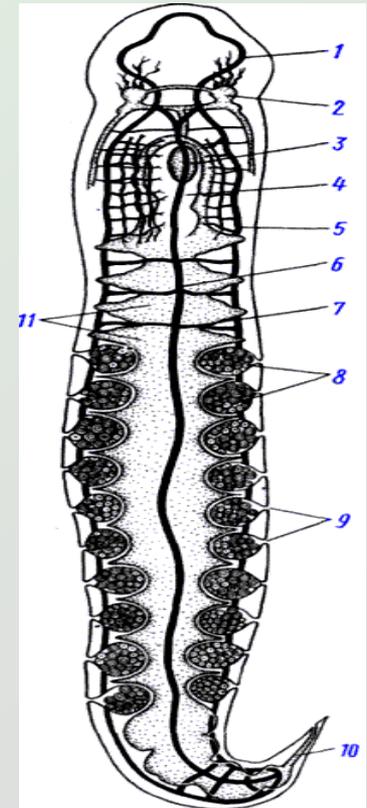
- 1878 г. Б.Гатчек
- 1885 г. Р.Берг
- 1891–1901 г. В.Фаусек
- 1912 г. П.П.Иванов

Впервые создана пражским зоологом В. Hatschek в 1878 году и сформулирована датчанином R. Bergh в 1885 следующим образом: целом происходит от гонад низших червей.

Целом происходит от гонад низших червей

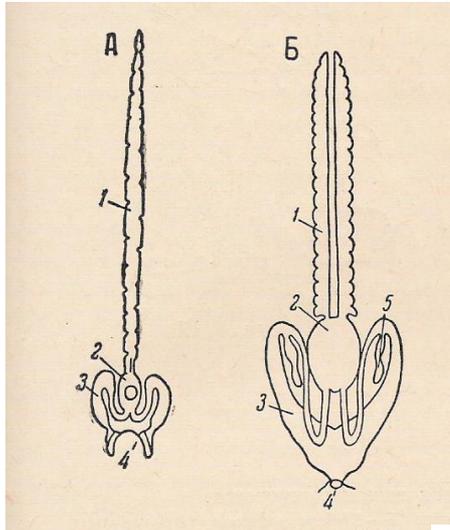
## Организация немертины

- 1 – головной кровеносный сосуд
- 2 – мозговой ганглий
- 3 – рот
- 4 – пищевод
- 5 – боковой кровеносный сосуд
- 6 – спинной кровеносный сосуд
- 7 – поперечные сосуды
- 8 – гонады
- 9 – половое отверстие
- 10 – анальное отверстие
- 11 - кишечник

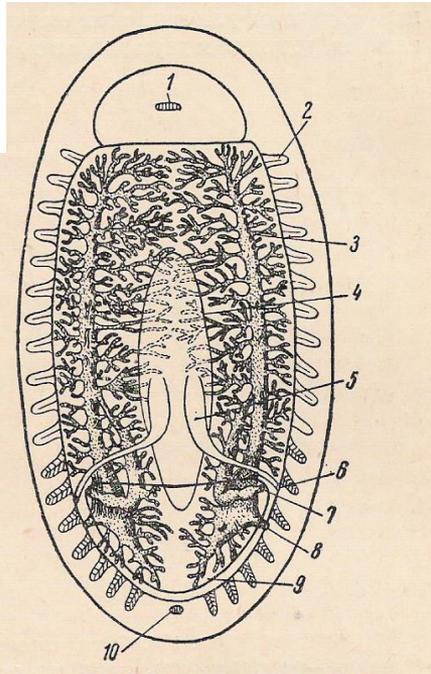


# Строение целома и его связь с половой системой

## Олигомерные аннелиды и моллюски



Строение  
целома



Целомические  
органы  
Chitonida

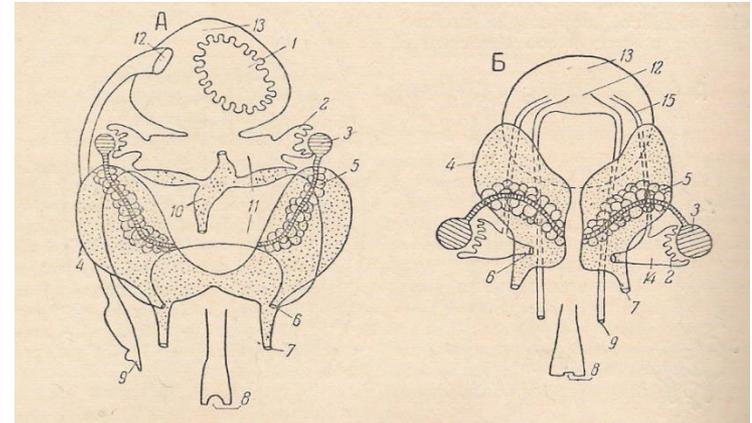
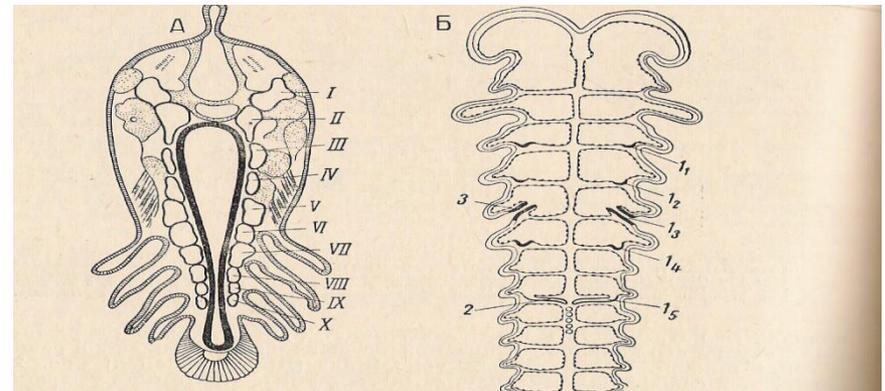


Схема строения целома  
головоногих



Провизорный целом  
членистоногих

# Гоноцельная теория

## Возражения:

1. Стенки целома нельзя производить ни от половых клеток, ни от фолликулярного эпителия, т.к. это обозначало бы превращение половых клеток в соматические. (Беклемишев, 1964)
2. У ряда животных (Фаусек, 1911) гоноциты появляются гораздо раньше целома и в другом месте (позвоночные, членистоногие, головоногие), хотя позднее оказываются физиологически и трофически связаны с целомом. Следовательно, по своей природе они чужды друг другу. (Иванов, 1912)
3. Наличие в современной фауне первично нерасчлененных Coelomata – Echiurida, Sipunculida (Clark, 1964). Несегментированным целомом обладают также Mollusca.
4. У Nemertini, которые трактуются теорией как исходные и примитивные формы, следует ожидать превращение мезодермальных зачатков в гонады. Однако, эти зачатки дают значительную часть паренхимы. У аннелид, напротив, наблюдаются как бы примитивные отношения – паренхимы нет, а мезодермальные полосы, приравняемые целиком к первичным гонадам, дают только целом. Поэтому, с точки зрения этой теории следовало бы производить Scolecida от Annelida, что довольно бессмысленно (Иванов, Мамкаев, 1973)

# ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЦЕЛОМА

НЕФРОЦЕЛЬНАЯ Н.Ziegler, 1898;  
R.E.Snodgrass, 1938

СХИЗОЦЕЛЬНАЯ А.Goette, 1884;  
N.N.Polejaeff, 1893; J.Thiele, 1902

МИОЦЕЛЬНАЯ Н.А.Ливанов, 1955

ГОНОЦЕЛЬНАЯ Haschek, 1878;  
R.Bergh, 1885

**ЭНТЕРОЦЕЛЬНАЯ** И.И.Мечников,  
1874; R.Hertwig, 1881; A.Sedgwick,  
1884; A.Remane, 1950; H.Lemche,  
1960

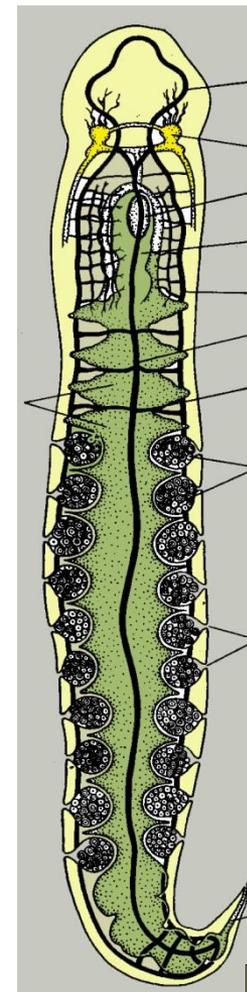
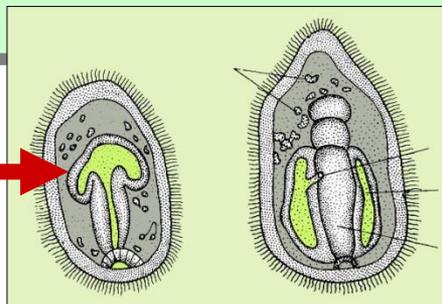
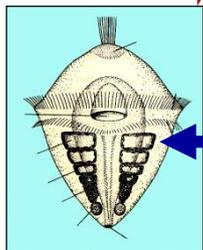
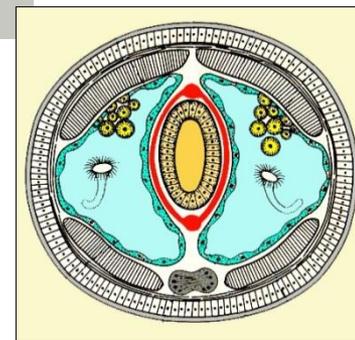


СХЕМА  
СТРОЕНИЯ  
НЕМЕРТИНЫ

ГОНАДЫ

ПОЛОВЫЕ  
ОТВЕРСТИЯ

СХЕМА СТРОЕНИЯ  
ЦЕЛОМИЧЕСКИХ  
МЕШКОВ ПОЛИХЕТ



# Энтероцельная теория

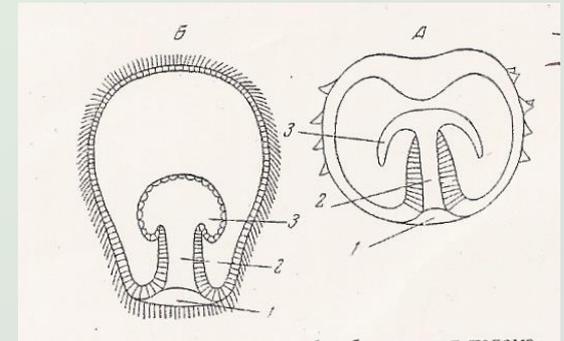
- 1882 г. Братья О. и Р.Гертвиги
- А.Седжвик, В.Н.Беклемишев, И.И.Мечников

Целом произошел от кишечника путем его дифференцировки.

Впервые высказана И. И. Мечниковым в 1874 году и разработана О. и Р. Hertwig в 1881. теория исходит из сравнения актиний с вышестоящими животными.

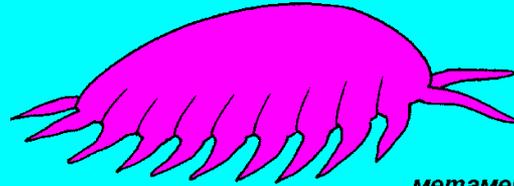
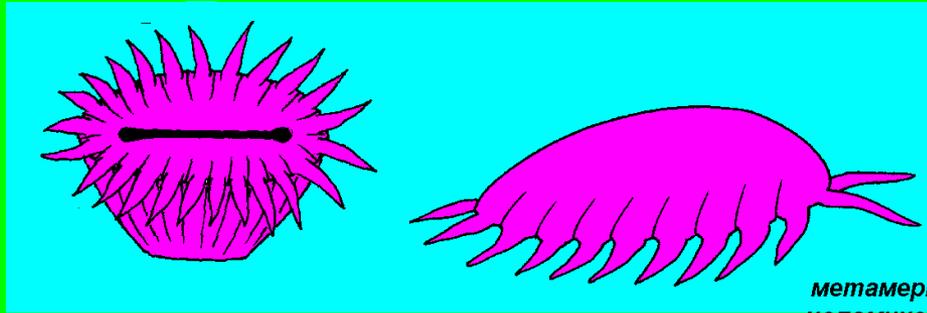
Возражения:

1. Невозможно производить аннелид от кишдарий непосредственно и считать в то же время Scolecida примитивными формами.
2. Идея энтероцельного происхождения целома биологически не оправдана. Образование карманов гастральной полости считается полезным приобретением, необходимым для увеличения пищеварительной и всасывательной поверхности кишки и для распространения по телу питательных материалов, но все преимущества исчезают, как только карманы отделяются от кишки. (Clark 1964)

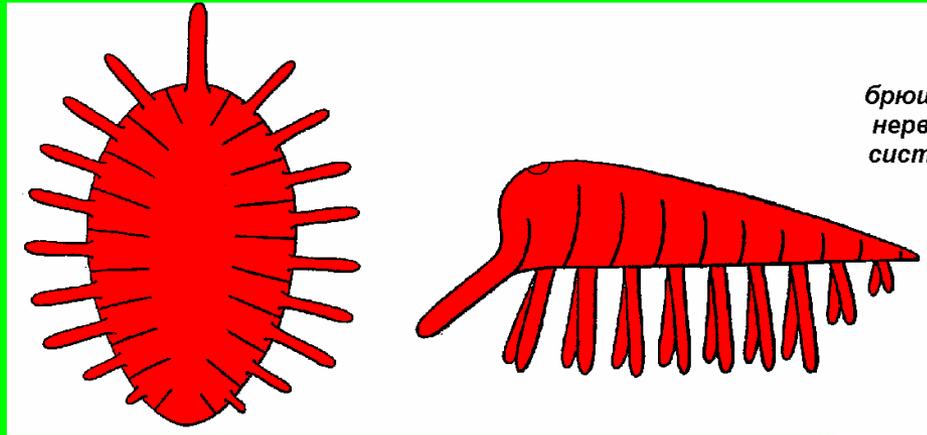


Сходство в способе образования целома иглокожих и периферического отдела гастро-васкулярной системы гребневиков

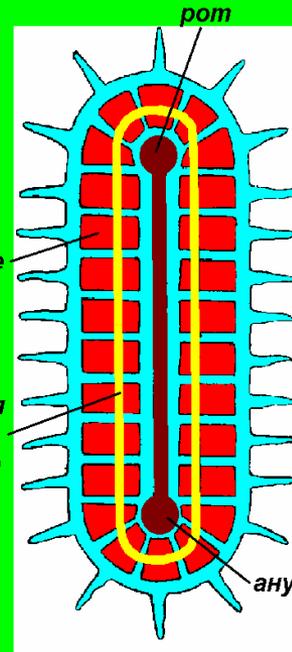
# Гипотезы первичной метамерии



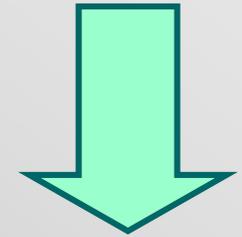
метамерные  
целомические  
камеры



брюшная  
нервная  
система



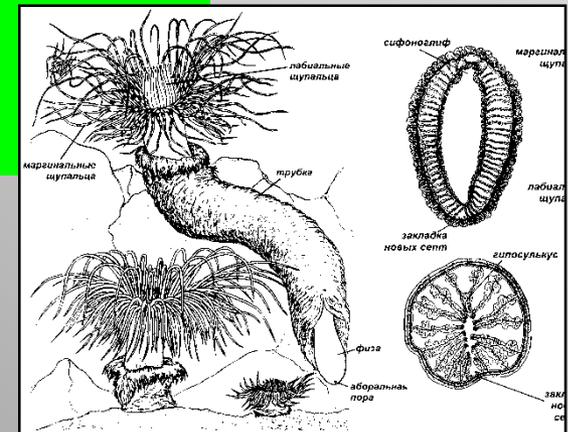
ЦИКЛОМЕРИЯ



МЕТАМЕРИЯ

Sedgwick, 1884; Beneden,  
1891; Lameere, 1932;  
Snodgrass, 1938

*Ceriantharia*



ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ШКАЛА

ЭРА	ПЕРИОД	млн. лет	
КАМНОУГОЛЬНАЯ	ЧЕТВЕРТИЧНЫЙ	1,8	
	НЕОГЕНОВЫЙ	23,8	
	ПАЛЕОГЕНОВЫЙ	65,0	
МЕЗОЗОЙСКАЯ	МЕЛОВЫЙ	142	
	ЮРСКИЙ	205	
	ТРИАСОВЫЙ	248	
	ПАЛЕОЗОЙСКАЯ	ПЕРМСКИЙ	290
		КАМЕННОУГОЛЬНЫЙ	354
	ДЕВОНСКИЙ	417	
	СИЛУРИЙСКИЙ	443	
ОРДОВИКСКИЙ	496		
КЕМБРИЙСКИЙ	534		
ПРОТЕРОЗОЙСКАЯ	ВЕНДСКИЙ	650	
	РИФЕЙСКИЙ	1650	
	КАРЕЛЬСКИЙ	2500	
	АРХЕЙСКАЯ	3500	
	КХТАР-ХЕЙСКАЯ	4500	

**Эдиакарий**  
**Венд (Вендский)**

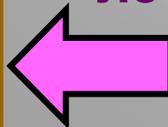
*Эон Криптозой*

**Р.Сприг, 1947**

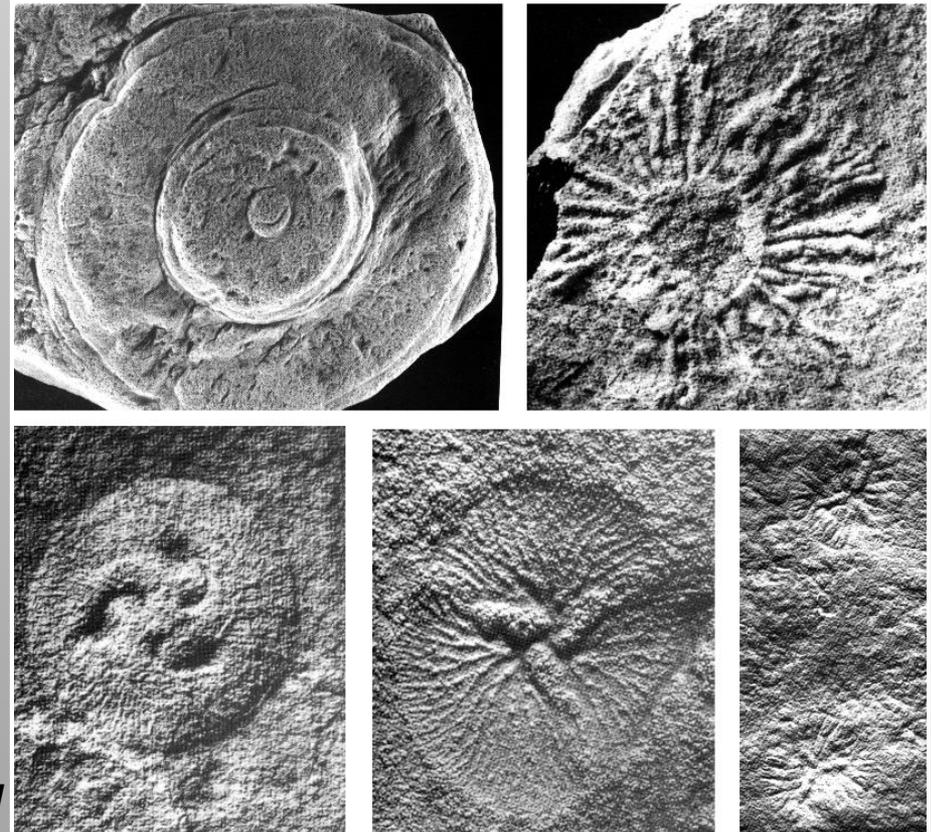
**Б.С.Соколов, 1952**

**Международный союз геологической науки, 2004**

635-542 млн. лет до н.э.



**ВЕНДОБИОНТЫ**

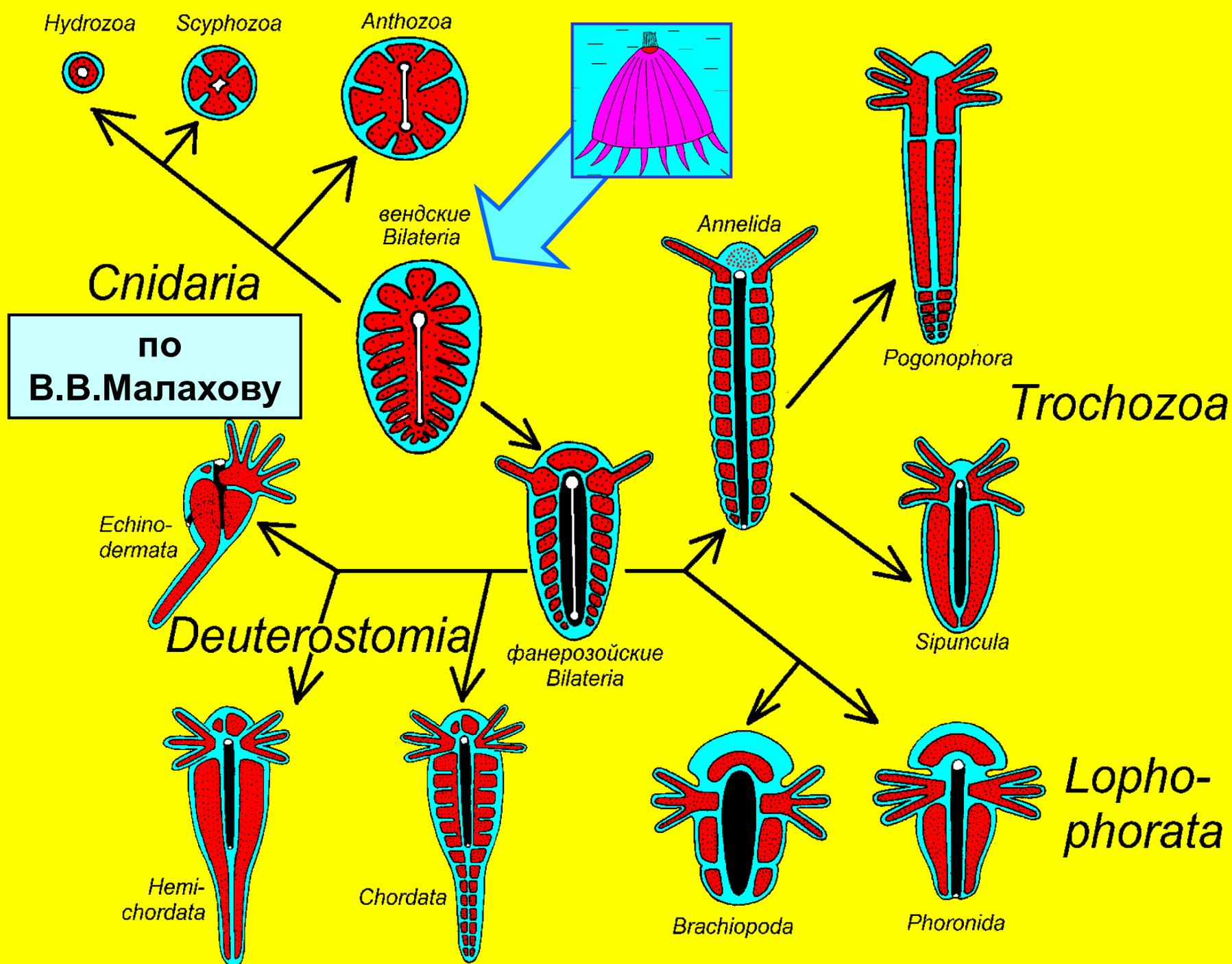




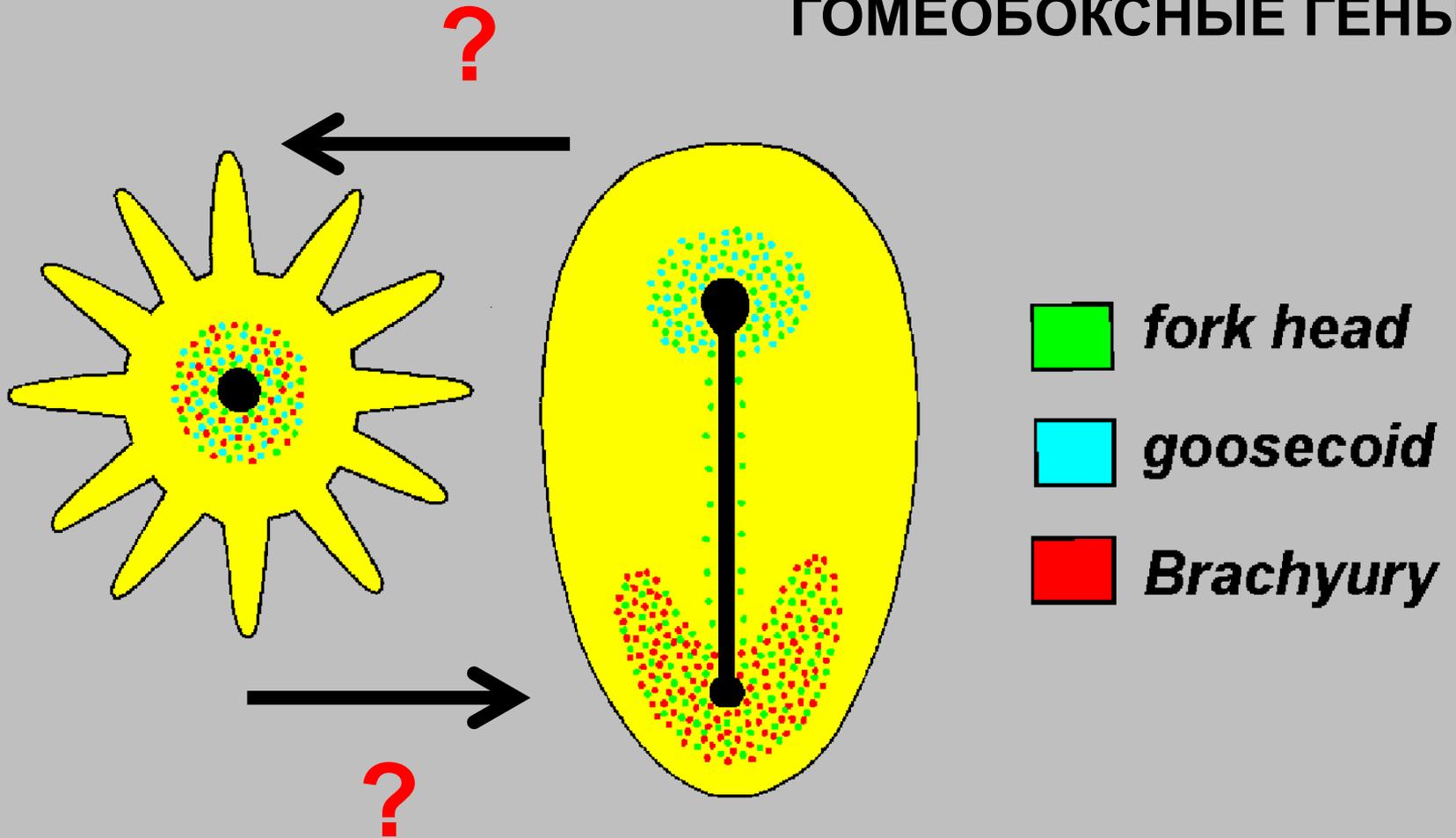
# ЦИКЛОМЕРИЯ

**БИЛАТЕРАЛЬНАЯ  
СИММЕТРИЯ ТЕЛА  
ВЕНДСКИХ  
ОРГАНИЗМОВ**





# ГОМЕОБОКСНЫЕ ГЕНЫ

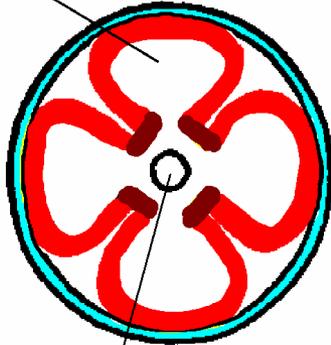


СИСТЕМА ГОМЕОБОКСНЫХ ГЕНОВ

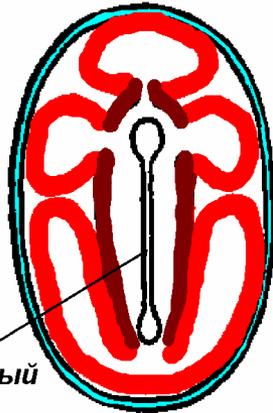
МУЛЬТИПЛИКАЦИЯ,  
ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ

## Архицеломатные гипотезы

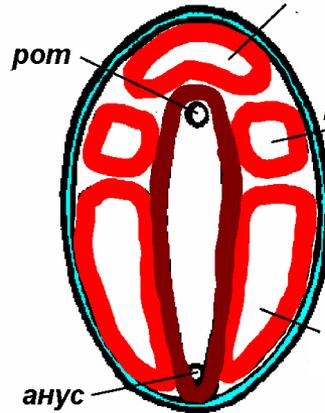
карманы кишечной полости



первичное  
ротовое  
отверстие



щелевидный  
рот



рот

анус

ПРОТОЦЕЛЬ

МЕЗОЦЕЛЬ

МЕТАЦЕЛЬ

Masterman,  
1897,1898;  
Remane, 1950,  
1958, 1967;  
Ulrich, 1950,  
1951; Marcus,  
1958 ; Slewing,  
1969, 1974, 1980

Jagersten, 1955, 1959  
*БИЛАТЕРОБЛАСТЕЯ*  
*БИЛАТЕРОГАСТРЕЯ*

Spiralia: ПРОТОЦЕЛЬ и МЕЗОЦЕЛЬ редуцируются, а МЕТАЦЕЛЬ подвергается метамерии (Annelida)

Deuterostomia: ПРОТОЦЕЛЬ расщепился на два диссимметричных мешка, а МЕТАЦЕЛЬ подвергается метамерии (Chordata)

Scolecida: утратили целом вторично, в том числе некоторые (Plathelminthes) – и сквозной кишечник

# ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЦЕЛОМА

НЕФРОЦЕЛЬНАЯ Н.Ziegler, 1898;  
R.E.Snodgrass, 1938

СХИЗОЦЕЛЬНАЯ А.Goette, 1884;  
N.N.Polejaeff, 1893; J.Thiele, 1902

МИОЦЕЛЬНАЯ Н.А.Ливанов, 1955

ГОНОЦЕЛЬНАЯ Haschek, 1878;  
R.Bergh, 1885

ЭНТЕРОЦЕЛЬНАЯ И.И.Мечников,  
1874; R.Hertwig, 1881; A.Sedgwick,  
1884; A.Remane, 1950; H.Lemche,  
1960

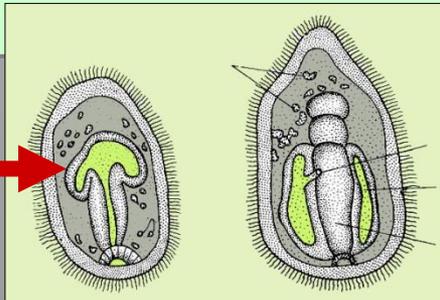
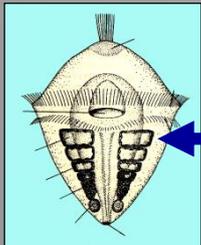


СХЕМА СТРОЕНИЯ  
ЦЕЛОМИЧЕСКИХ  
МЕШКОВ ПОЛИХЕТ

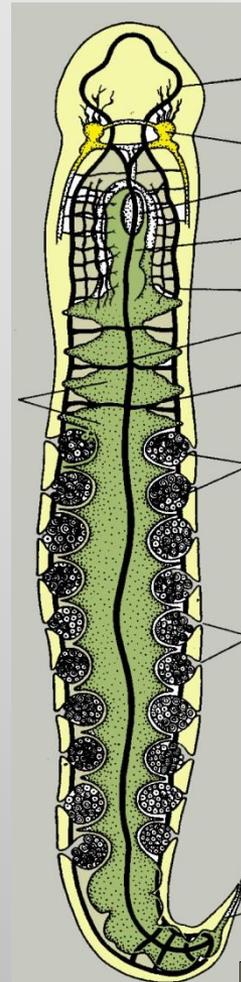
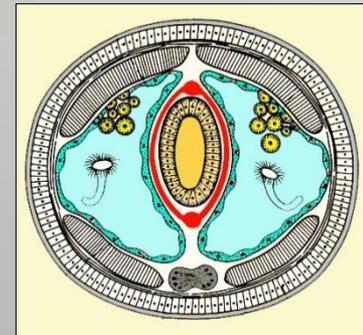


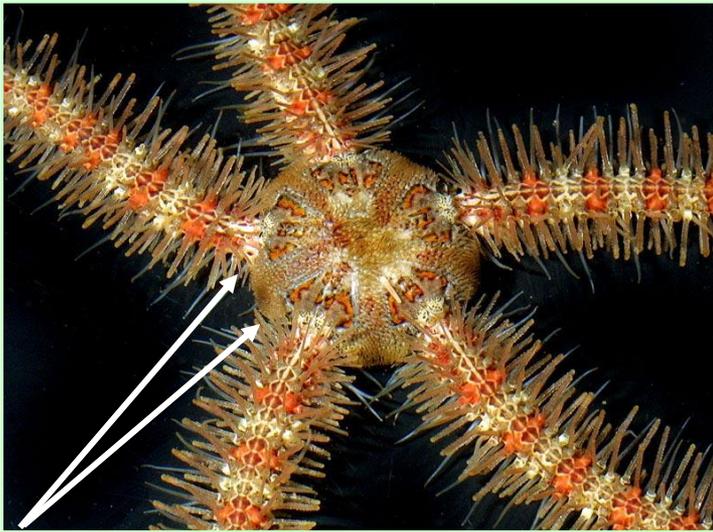
СХЕМА  
СТРОЕНИЯ  
НЕМЕРТИНЫ

ГОНАДЫ

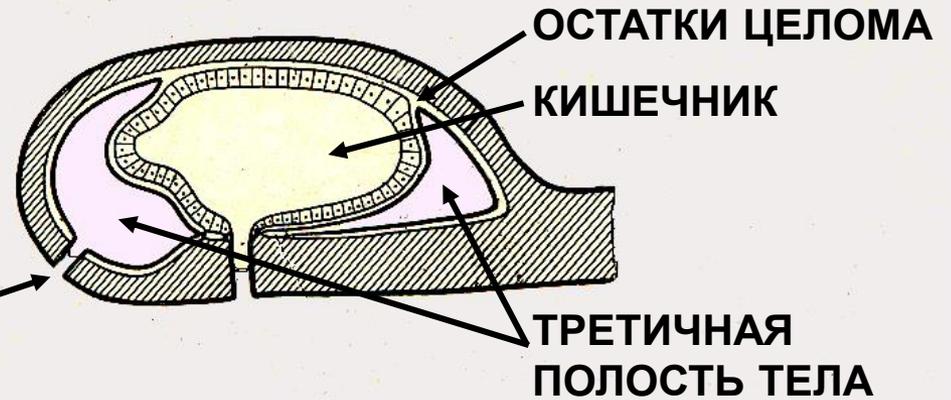
ПОЛОВЫЕ  
ОТВЕРСТИЯ



# ТРЕТИЧНАЯ ПОЛОСТЬ ТЕЛА EURYALAE (OPHIUROIDEA)



ОТВЕРСТИЯ ЩЕЛЕЙ  
БУРС (ПОЛОВЫХ  
СУМОК)



ОСТАТКИ ЦЕЛОМА  
КИШЕЧНИК  
ТРЕТИЧНАЯ ПОЛОСТЬ  
ТЕЛА, ОБРАЗОВАННАЯ  
БУРСАМИ  
ЭКТОНЕВРАЛЬНОЕ  
КОЛЬЦО

