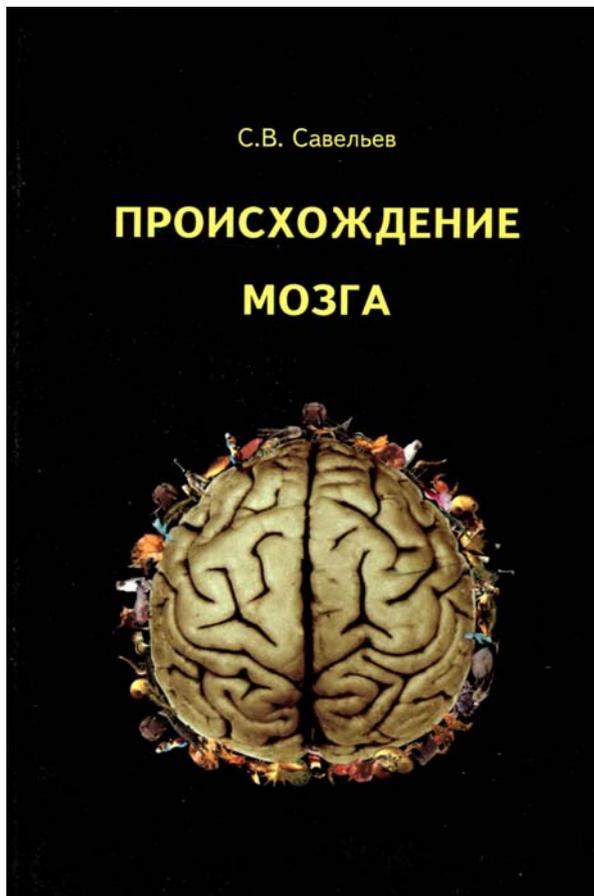


С.В. Савельев ПРОИСХОЖДЕНИЕ МОЗГА



С.В. Савельев

ПРОИСХОЖДЕНИЕ МОЗГА



УДК 591.481
ББК 28.66+28.67
С12

Савельев СВ.

С12 Происхождение мозга. — М. : ВЕДИ, 2005. — 368 с: ил. ISBN 5-94624-025-0

Описаны принципы строения и физиологии мозга животных. На основе морфофункционального анализа реконструированы основные этапы эволюции нервной системы. Сформулированы причины, механизмы и условия появления нервных клеток, простых нервных сетей и нервных систем беспозвоночных. Представлена эволюционная теория переходных сред как основа для разработки нейробиологических моделей происхождения хордовых, первичноводных позвоночных, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Изложены причины возникновения нервных систем различных архетипов и их роль в определении стратегий поведения животных. Приведены примеры использования нейробиологических законов для реконструкции путей эволюции позвоночных и беспозвоночных животных, а также основные принципы адаптивной эволюции нервной системы и поведения.

Монография предназначена для зоологов, психологов, студентов биологических специальностей и всех, кто интересуется проблемами эволюции нервной системы и поведения животных.

УДК 591.481
ББК 28.66+28.67
ISBN 5-94624-025-0

© Савельев СВ., 2005 © Издательство «ВЕДИ», 2005

Напечатано в Российской Федерации.

Права на данное издание принадлежат издательству «веди».

Воспроизведение и распространение в каком бы то ни было виде части или целого издания не могут быть осуществлены без письменного разрешения издательства.

Электронное оглавление

Электронное оглавление.....	3
Иллюстрации.....	6
ОГЛАВЛЕНИЕ	9
ПРЕДИСЛОВИЕ.....	11
Глава I. Принципы работы и организации мозга.....	13
«Поведение» без нервной системы.....	13
Рис. I-1. Растения могут прекрасно обходиться без нервной системы.	14
§ 1. Взаимодействия с внешней средой.....	15
§ 2. Тропизмы и таксисы простейших.....	15
Рис. I-2. Микроскопические пресноводные организмы.	16
Рис. I-3. Донервная интеграция ответов на внешние воздействия у растений (точки) и свободноживущих простейших (пунктир).....	20
Зачем нужна нервная система?	20
Рис. I-4. Два минимальных варианта организации нервной системы из функциональных блоков для однотипных, но дифференцированных ответов на различные типы внешних воздействий.	21
§ 3. Функциональная организация нервной системы.....	21
Рис. I-5. Функциональные блоки сложной нервной системы.	24
Энергетическая цена и размеры мозга	24
§ 4. Отношение массы мозга и тела.....	24
Рис. I-6. Отношение <i>масса мозга/масса тела</i> у различных животных.....	25
Рис. I-7. Сравнительные размеры спинного и головного мозга у животных различных групп.	27
Таблица 1. Абсолютная масса головного мозга у животных разных видов	28
Продолжение таблицы 1	29
Таблица 2. Средние величины массы головного мозга породистых и беспородных собак	30
§ 5. Энергетические расходы нервной системы	30
Таблица 3. Абсолютная (средняя) масса тела различных животных	31
Таблица 4. Отношение массы головного мозга к массе спинного мозга...34	
§ 6. Потребление мозгом кислорода.....	35
Рис. I-8. Обменные процессы в головном мозге приматов.	36
Привилегированность нервной системы.....	37
§ 7. Гематоэнцефалический барьер	37
Рис. I-9. Строение нейронов и глиальных клеток.	38
Рис. I-10. Основные компоненты гематоэнцефалического барьера головного мозга и периферической нервной системы.	39
Рис. I-11. Срезы мозга и сосудистого сплетения (стрелки), расположенного в желудочках мозга различных позвоночных. Микрофотографии.	40
Рис. I-12. Оболочки отростков нервных клеток (а, в) и синапсов (б).....	42
Взаимодействия между клетками	43
§ 8. Заряды мембраны нервных клеток.....	43
§ 9. Синаптические контакты нервных клеток.....	45
Уровни организации нервной ткани	46
§ 10. Типы объединения нервных клеток.....	46
Рис. I-13. Основные структурные уровни организации головного мозга, ганглиев и периферической нервной системы.	47
Рис. I-14. Основные центры нервной системы позвоночных на примере лягушки.	48
§ 11. Нервная система беспозвоночных	49
§ 12. Нервная система позвоночных.....	49
Рис. I-15. Гистологическое строение нервной системы позвоночных и беспозвоночных.	50
Рис. I-16. Основные тенденции усложнения структурной организации нервной системы.	51
Органы чувств и эффекторные системы	53
§ 13. Рецепторы и органы чувств.....	53
Рис. I-17. Примеры строения некоторых дистантных и контактных рецепторов нервной системы позвоночных.	55
Рис. I-18. Гистологические срезы через тело личинки (головастика) лягушки и различные органы чувств.	56
Рис. I-19. Организация головного мозга позвоночного (акулы) и головных ганглиев	

беспозвоночного (насекомые).....	57
§ 14. Эффекторные системы	57
Рис. I-20. Эффекторные системы организма позвоночных.....	59
Память и забывание.....	60
§ 15. Механизмы памяти	60
§ 16. Морфологические принципы памяти	61
Рис. I-21. Запоминание и забывание информации.....	62
Мышление.....	64
§ 17. Признаки мышления.....	65
Рис. I-22. Головной мозг основных представителей позвоночных с латеральной поверхности.....	66
§ 18. Биологические проблемы мышления.....	67
Рис. I-23. Структурные механизмы принятия решения.....	68
Глава II. Возникновение нервных клеток и мозга	70
Происхождение нервных клеток.....	71
Рис. II-1. Две гипотезы происхождения нервных и мышечных клеток.....	71
§ 19. Происхождение нейронов и пронейрональной сети.....	72
Рис. II-2. Актиния с симбионтом рода <i>Amphiprion</i>	73
Рис. II-3. Гипотетические этапы происхождения нервных клеток в процессе эволюции многоклеточных.....	74
Беспозвоночные животные.....	76
§ 20. Нервная система с радиальной симметрией.....	76
Рис. II-4. Предполагаемые первые этапы (показано стрелками) усложнения строения нервной системы кишечнотелостных с радиальной симметрией.....	77
Рис. II-5. Общий вид и сечения основных вариантов строения нервной системы кишечнотелостных и червей.....	79
§ 21. Билатеральная нервная система.....	79
§ 22. Нервная система членистоногих.....	81
Рис. II-7. Нервная система и ганглии различных членистоногих.....	82
Рис. II-8. Нервная система различных беспозвоночных.....	83
§ 23. Нервная система моллюсков.....	85
Рис. II-9. Нервная система двустворчатых моллюсков (<i>Bivalvia</i>).....	87
Рис. II-10. Нервная система двустворчатых, панцирных и головоногих моллюсков.....	88
§ 24. Эволюция ганглиозной нервной системы.....	90
Рис. II-11. Эволюционные изменения расположения центров нервной системы от радиально-к билатерально-симметричным животным.....	91
Нервная система хордовых.....	92
Рис. II-12. Общий план строения беспозвоночных и позвоночных.....	94
§ 25. Теории происхождения хордовых.....	94
§ 26. Происхождение нервной системы хордовых.....	98
Рис. II-13. Внешний вид, общий план строения половозрелой асцидий и реконструкция головы свободноплавающей личинки.....	99
Рис. II-14. Внешний вид передней части нервной трубки и гистологические срезы через нервную систему и хорду ланцетника.....	100
Рис. II-15. Основные этапы (показано большими стрелками) возникновения хордовых.....	102
Рис. II-16. Два варианта возможного возникновения нервной трубки (показано стрелками).....	103
Первичноводные позвоночные.....	106
§ 27. Мозг первичноводных позвоночных.....	106
Рис. II-17. Основной план строения нервной системы черепных.....	107
Рис. II-18. Романтический мир первичноводных позвоночных крайне разнообразен как по биологическим формам, так и по организации мозга.....	108
Рис. II-19. Гистологические срезы через голову и мозг рыбы.....	109
Рис. II-20. Основные варианты строения мозга первичноводных.....	110
Рис. II-21. Морфологические варианты развития головного мозга первичноводных позвоночных.....	112
Рис. II-22. Крайние морфологические варианты развития мозжечка первичноводных позвоночных.....	113
Рис. II-23. Возможные этапы формирования основных отделов головного мозга позвоночных.....	118
Рис. II-24. Происхождение полушарий переднего мозга позвоночных.....	119
§ 29. Формирование мозга позвоночных.....	119
Рис. II-25. Основной план строения нервной системы и внешний вид возможного предка позвоночных.....	121
Происхождение мозга наземных позвоночных.....	122
Рис. II-26. Общий план строения нервной системы амфибий, вписанный в контур тела представителя каждого из отрядов.....	123

§ 30. Особенности строения нервной системы амфибий.....	123
Рис. II-27. Головной и спинной мозг бесхвостой амфибии, основные нервы и микрофотографии гистологических срезов.....	124
Рис. II-28. Гистологические срезы через голову кавказской саламандры (<i>Mertensiella caucasica</i> , <i>Urodela</i>).....	125
§ 31. Проблемы выхода амфибий на сушу.....	126
Рис. II-29. Внешний вид и гистологические срезы через основные структуры мозга червяги (<i>Chtonerpeton viviparum</i>).....	126
§ 32. Появление конечностей.....	128
Рис. II-30. Головной мозг амфибий и гистологические срезы через головной мозг и ретикулярные ядра среднего мозга.....	129
Рис. II-31. Контуры тел и скелеты различных видов вымерших амфибий и кистепёрых рыб (по данным разных авторов).....	130
§ 33. Выход амфибий на сушу.....	131
Рис. II-32. Основные этапы происхождения наземных позвоночных.....	131
Рис. II-33. Радиация амфибий при переходе к наземному образу жизни.....	132
Глава III. Становление мозга амниот.....	135
§ 34. Репродуктивные стратегии амниот.....	135
Рис. III-1. Преобразования внезародышевых оболочек (показано фиолетовыми стрелками) при переходе к наземному образу жизни.....	137
Рис. III-2. Возможные пути преобразования эмбрионального развития при переходе к наземному образу жизни (показано большими стрелками).....	138
Рис. III-3. Появление первых амниот привело к невероятному разнообразию жизненных форм.....	141
Рис. III-4. Внешний вид головного, спинного мозга и плечевого нервного сплетения рептилий на примере современных диапсид.....	142
§ 36. Общий план строения нервной системы рептилий.....	142
Рис. III-5. Голова геккона (<i>Gekko gekko</i>) с вписанным в неё головным мозгом и гистологические срезы через основные отделы.....	143
Рис. III-6. Головной мозг современных рептилий различных систематических групп и схема мозга ананний и холоднокровных амниот.....	144
Рис. III-7. Гистологическое строение рептилий и ассоциативных центров головного мозга.....	145
§ 37. Ассоциативный центр мозга рептилий.....	146
Рис. III-8. Сагиттальный (а) и горизонтальный (б) гистологические срезы через голову ящерицы (<i>Lacerta agilis</i>) в конце эмбрионального развития.....	147
§ 38. Условия возникновения мозга рептилий.....	149
§ 39. Происхождение неокортекса.....	150
Рис. III-9. Переходная среда, в которой могли появиться древние амниоты.....	151
§ 40. Адаптивная радиация архаичных рептилий.....	153
Рис. III-10. Условия возникновения мозга и вероятная адаптивная радиация архаичных рептилий.....	154
Возникновение мозга птиц.....	155
Рис. III-11. Разнообразие птиц.....	156
§ 42. Морфологические особенности строения птиц.....	157
§ 43. Нервная система и органы чувств птиц.....	158
Рис. III-12. Головной и спинной мозг птиц.....	159
Рис. III-13. Цитоархитектоника головного мозга птиц на примере обыкновенной неясыти (<i>Strix aluco</i>).....	160
Рис. III-14. Строение полушария переднего мозга и зрительных долей среднего мозга птиц на примере обыкновенной неясыти (<i>Strix aluco</i> , а) и сизого голубя (<i>Columba livia</i> , б).....	161
§ 44. Условия возникновения мозга птиц.....	162
Рис. III-15. Реконструкция наиболее вероятных событий, приведших к возникновению мозга современных птиц.....	164
§ 45. Адаптивная радиация птиц.....	166
Рис. III-16. Происхождение основных групп современных птиц.....	168
Происхождение мозга млекопитающих.....	168
§ 46. Обзор классификации млекопитающих.....	169
Рис. III-17. Разнообразие современных млекопитающих.....	170
Рис. III-18. Головной и спинной мозг современных млекопитающих.....	171
Рис. III-19. Головной мозг современных млекопитающих.....	172
Рис. III-20. Гистологические срезы через среднюю часть полушарий лиссэнцефального (а, б) и гирифицированного (б) переднего мозга.....	173
§ 47. Особенности нервной системы млекопитающих.....	174
Рис. III-21. Внешний вид и разрезы головного мозга однопроходных, трубказубов, беличьих и	

приматов (трубкозуб по Edinger, 1911).....	175
Рис. III-22. Гистологические срезы через мозг тупайи, дельфина, неокортекс бородавочника и ствол мозга кролика.	176
Рис. III-23. Основные эволюционные приобретения мозга млекопитающих на примере домашней собаки (<i>Canis familiaris</i>).....	178
Рис. III-24. Головной мозг кролика (<i>Oryctolagus cuniculus</i>) с нанесёнными на поверхность полушария основными функциональными полями неокортекса (а) и цитоархитектоника моторных и сенсорных полей коры.	179
Рис. III-25. Дорсальная поверхность головного мозга млекопитающих.....	180
§ 48. Органы чувств млекопитающих	181
Рис. III-26. Цитоархитектоника слуховых полей неокортекса.....	181
§ 49. Возникновение мозга млекопитающих	183
Рис. III-27. Происхождение млекопитающих.....	184
Теория переходных сред.....	187
Рис. III-28. Морфологическая организация мозга позвоночных различных систематических групп.	190
Рис. III-29. Переходные среды в эволюции мозга позвоночных.....	191
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	192

Иллюстрации

Рис. I-1. Растения могут прекрасно обходиться без нервной системы.....	14
Рис. I-2. Микроскопические пресноводные организмы.....	16
Рис. I-3. Донервная интеграция ответов на внешние воздействия у растений (точки) и свободноживущих простейших (пунктир).	20
Рис. I-4. Два минимальных варианта организации нервной системы из функциональных блоков для однотипных, но дифференцированных ответов на различные типы внешних воздействий.....	21
Рис. I-5. Функциональные блоки сложной нервной системы.	24
Рис. I-6. Отношение <i>масса мозга/масса тела</i> у различных животных.	25
Рис. I-7. Сравнительные размеры спинного и головного мозга у животных различных групп.....	27
Продолжение таблицы 1	29
Рис. I-8. Обменные процессы в головном мозге приматов.....	36
Рис. I-9. Строение нейронов и глиальных клеток.....	38
Рис. I-10. Основные компоненты гематоэнцефалического барьера головного мозга и периферической нервной системы.	39
Рис. I-11. Срезы мозга и сосудистого сплетения (стрелки), расположенного в желудочках мозга различных позвоночных. Микрофотографии.	40
Рис. I-12. Оболочки отростков нервных клеток (а, в) и синапсов (б).	42
Рис. I-13. Основные структурные уровни организации головного мозга, ганглиев и периферической нервной системы.	47
Рис. I-14. Основные центры нервной системы позвоночных на примере лягушки.	48
Рис. I-15. Гистологическое строение нервной системы позвоночных и беспозвоночных.	50
Рис. I-16. Основные тенденции усложнения структурной организации нервной системы.....	51
Рис. I-17. Примеры строения некоторых дистантных и контактных рецепторов нервной системы позвоночных.	55
Рис. I-18. Гистологические срезы через тело личинки (головастика) лягушки и различные органы чувств. ..	56
Рис. I-19. Организация головного мозга позвоночного (акулы) и головных ганглиев беспозвоночного (насекомые).	57
Рис. I-20. Эффекторные системы организма позвоночных.	59
Рис. I-21. Запоминание и забывание информации.....	62
Рис. I-22. Головной мозг основных представителей позвоночных с латеральной поверхности.	66
Рис. I-23. Структурные механизмы принятия решения.	68
Рис. II-1. Две гипотезы происхождения нервных и мышечных клеток.....	71
Рис. II-2. Актиния с симбионтом рода <i>Amphiprion</i>	73
Рис. II-3. Гипотетические этапы происхождения нервных клеток в процессе эволюции многоклеточных.	74
Рис. II-4. Предполагаемые первые этапы (показано стрелками) усложнения строения нервной системы кишечнополостных с радиальной симметрией.....	77
Рис. II-5. Общий вид и сечения основных вариантов строения нервной системы кишечнополостных и червей.	79
Рис. II-7. Нервная система и ганглии различных членистоногих.	82
Рис. II-8. Нервная система различных беспозвоночных.	83
Рис. II-9. Нервная система двустворчатых моллюсков (<i>Bivalvia</i>).....	87

Рис. II-10. Нервная система двустворчатых, панцирных и головоногих моллюсков.	88
Рис. II-11. Эволюционные изменения расположения центров нервной системы от радиально-к билатерально-симметричным животным.	91
Рис. II-12. Общий план строения беспозвоночных и позвоночных.	94
Рис. II-13. Внешний вид, общий план строения половозрелой асцидий и реконструкция головы свободноплавающей личинки.	99
Рис. II-14. Внешний вид передней части нервной трубки и гистологические срезы через нервную систему и хорду ланцетника.	100
Рис. II-15. Основные этапы (показано большими стрелками) возникновения хордовых.	102
Рис. II-16. Два варианта возможного возникновения нервной трубки (показано стрелками).	103
Рис. II-17. Основной план строения нервной системы черепных.	107
Рис. II-18. Романтический мир первичноводных позвоночных крайне разнообразен как по биологическим формам, так и по организации мозга.	108
Рис. II-19. Гистологические срезы через голову и мозг рыбы.	109
Рис. II-20. Основные варианты строения мозга первичноводных.	110
Рис. II-21. Морфологические варианты развития головного мозга первичноводных позвоночных.	112
Рис. II-22. Крайние морфологические варианты развития мозжечка первичноводных позвоночных.	113
Рис. II-23. Возможные этапы формирования основных отделов головного мозга позвоночных.	118
Рис. II-24. Происхождение полушарий переднего мозга позвоночных.	119
Рис. II-25. Основной план строения нервной системы и внешний вид возможного предка позвоночных.	121
Рис. II-26. Общий план строения нервной системы амфибий, вписанный в контур тела представителя каждого из отрядов.	123
Рис. II-27. Головной и спинной мозг бесхвостой амфибии, основные нервы и микрофотографии гистологических срезов.	124
Рис. II-28. Гистологические срезы через голову кавказской саламандры (<i>Mertensiella caucasica</i> , <i>Urodela</i>).	125
Рис. II-29. Внешний вид и гистологические срезы через основные структуры мозга червяги (<i>Chtonerpeton viviparum</i>).	126
Рис. II-30. Головной мозг амфибий и гистологические срезы через головной мозг и ретикулярные ядра среднего мозга.	129
Рис. II-31. Контур тел и скелеты различных видов вымерших амфибий и кистепёрых рыб (по данным разных авторов).	130
Рис. II-32. Основные этапы происхождения наземных позвоночных.	131
Рис. II-33. Радиация амфибий при переходе к наземному образу жизни.	132
Рис. III-1. Преобразования внезародышевых оболочек (показано фиолетовыми стрелками) при переходе к наземному образу жизни.	137
Рис. III-2. Возможные пути преобразования эмбрионального развития при переходе к наземному образу жизни (показано большими стрелками).	138
Рис. III-3. Появление первых амниот привело к невероятному разнообразию жизненных форм.	141
Рис. III-4. Внешний вид головного, спинного мозга и плечевого нервного сплетения рептилий на примере современных диапсид.	142
Рис. III-5. Голова геккона (<i>Gekko gekko</i>) с вписанным в неё головным мозгом и гистологические срезы через основные отделы.	143
Рис. III-6. Головной мозг современных рептилий различных систематических групп и схема мозга анамниот и холоднокровных амниот.	144
Рис. III-7. Гистологическое строение рептилий и ассоциативных центров головного мозга.	145
Рис. III-8. Сагиттальный (а) и горизонтальный (б) гистологические срезы через голову ящерицы (<i>Lacerta agilis</i>) в конце эмбрионального развития.	147
Рис. III-9. Переходная среда, в которой могли появиться древние амниоты.	151
Рис. III-10. Условия возникновения мозга и вероятная адаптивная радиация архаичных рептилий.	154
Рис. III-11. Разнообразие птиц.	156
Рис. III-12. Головной и спинной мозг птиц.	159
Рис. III-13. Цитоархитектоника головного мозга птиц на примере обыкновенной неясыти (<i>Strix aluco</i>).	160
Рис. III-14. Строение полушария переднего мозга и зрительных долей среднего мозга птиц на примере обыкновенной неясыти (<i>Strix aluco</i> , а) и сизого голубя (<i>Columba livia</i> , б).	161
Рис. III-15. Реконструкция наиболее вероятных событий, приведших к возникновению мозга современных птиц.	164
Рис. III-16. Происхождение основных групп современных птиц.	168
Рис. III-17. Разнообразие современных млекопитающих.	170
Рис. III-18. Головной и спинной мозг современных млекопитающих.	171
Рис. III-19. Головной мозг современных млекопитающих.	172
Рис. III-20. Гистологические срезы через среднюю часть полушарий лиссэнцефального (а, б) и гирифицированного (б) переднего мозга.	173
Рис. III-21. Внешний вид и разрезы головного мозга однопроходных, трубказубов, беличьих и приматов	

(трубкозуб по Edinger, 1911).	175
Рис. III-22. Гистологические срезы через мозг тупайи, дельфина, неокортекс бородавочника и ствол мозга кролика.	176
Рис. III-23. Основные эволюционные приобретения мозга млекопитающих на примере домашней собаки (<i>Cams familiaris</i>).	178
Рис. III-24. Головной мозг кролика (<i>Oryctolagus cuniculus</i>) с нанесёнными на поверхность полушария основными функциональными полями неокортекса (а) и цитоархитектоника моторных и сенсорных полей коры.	179
Рис. III-25. Дорсальная поверхность головного мозга млекопитающих.	180
Рис. III-26. Цитоархитектоника слуховых полей неокортекса.	181
Рис. III-27. Происхождение млекопитающих.	184
Рис. III-28. Морфологическая организация мозга позвоночных различных систематических групп.	190
Рис. III-29. Переходные среды в эволюции мозга позвоночных.	191

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....	6
Глава I. Принципы работы и организации мозга.....	11
«Поведение» без нервной системы.....	12
§ 1. Взаимодействия с внешней средой.....	14
§ 2. Тропизмы и таксисы простейших.....	15
Зачем нужна нервная система?.....	25
§ 3. Функциональная организация нервной системы.....	27
Энергетическая цена и размеры мозга.....	33
§ 4. Отношение массы мозга и тела.....	33
§ 5. Энергетические расходы нервной системы.....	40
§ 6. Потребление мозгом кислорода.....	49
Привилегированность нервной системы.....	54
§ 7. Гематознцефалический барьер.....	54
Взаимодействия между клетками.....	64
§ 8. Заряды мембраны нервных клеток.....	65
§ 9. Синаптические контакты нервных клеток.....	69
Уровни организации нервной ткани.....	72
§ 10. Типы объединения нервных клеток.....	72
§ 11. Нервная система беспозвоночных.....	77
§ 12. Нервная система позвоночных.....	78
Органы чувств и эффекторные системы.....	86
§ 13. Рецепторы и органы чувств.....	87
§ 14. Эффекторные системы.....	94
Память и забывание.....	99
§ 15. Механизмы памяти.....	100
§ 16. Морфологические принципы памяти.....	101
4	
Мышление.....	109
§ 17. Признаки мышления.....	110
§ 18. Биологические проблемы мышления.....	114
Глава II. Возникновение нервных клеток и мозга.....	121
Происхождение нервных клеток.....	122
§ 19. Происхождение нейронов и пронейрональной сети... ..	124
Беспозвоночные животные.....	133
§ 20. Нервная система с радиальной симметрией.....	133
§ 21. Билатеральная нервная система.....	140
§ 22. Нервная система членистоногих.....	145
§ 23. Нервная система моллюсков.....	153
§ 24. Эволюция ганглиозной нервной системы.....	162
Нервная система хордовых.....	167
§ 25. Теории происхождения хордовых.....	170
§ 26. Происхождение нервной системы хордовых.....	176
Первичноводные позвоночные.....	193
§ 27. Мозг первичноводных позвоночных.....	194
§ 28. Возникновение отделов головного мозга.....	212
§ 29. Формирование мозга позвоночных.....	218
Происхождение мозга наземных позвоночных.....	222
§ 30. Особенности строения нервной системы амфибий.....	224
§ 31. Проблемы выхода амфибий на сушу.....	228
§ 32. Появление конечностей.....	232
§ 33. Выход амфибий на сушу.....	238
Глава III. Становление мозга амниот.....	251
§ 34. Репродуктивные стратегии амниот.....	251
§ 35. Многообразие низших амниот.....	258
§ 36. Общий план строения нервной системы рептилий.....	264
§ 37. Ассоциативный центр мозга рептилий.....	270
§ 38. Условия возникновения мозга рептилий.....	276
§ 39. Происхождение неокортекса.....	278
§ 40. Адаптивная радиация архаичных рептилий.....	284
5	
Возникновение мозга птиц.....	288
§ 41. Биологическое разнообразие птиц.....	290
§ 42. Морфологические особенности строения птиц.....	291
§ 43. Нервная система и органы чувств птиц.....	294
§ 44. Условия возникновения мозга птиц.....	301
§ 45. Адаптивная радиация птиц.....	311
Происхождение мозга млекопитающих.....	315

§ 46. Обзор классификации млекопитающих.....	315
§ 47. Особенности нервной системы млекопитающих.....	324
§ 48. Органы чувств млекопитающих.....	336
§ 49. Возникновение мозга млекопитающих.....	340
Теория переходных сред.....	350
Список литературы.....	362

ПРЕДИСЛОВИЕ

Наблюдение за растениями и животными всегда было привлекательным занятием. Безусловный интерес вызывает целенаправленная деятельность существ, совершенно не похожих на нас. Зачастую они более непосредственны и откровенны в своих желаниях и действиях, чем можно было ожидать. Это не мешает растениям и животным добиваться своих естественных целей — выживать и размножаться. Стремление осуществлять эти фундаментальные процессы свойственно всему органическому миру. Животные и растения решают проблемы выживания и размножения различными способами. Активность животных и кажущаяся пассивность растений обманчивы. И те и другие могут воспринимать внешний мир и адекватно на него реагировать. Животные делают это при помощи специализированных клеток, входящих в состав нервной системы. Появление нервных клеток стало важным событием в истории многоклеточных организмов. Чтобы представить себе, как это произошло, для исторических реконструкций приходится использовать принципы организации современных животных и проводить ретроспективный анализ их возникновения. Такие приёмы обычно крайне дискуссионны и плохо подкреплены фактическими данными. Восстановление отдалённых событий эволюции животных — довольно неблагодарное и сомнительное занятие. Ему и посвящена настоящая книга.

В качестве базы для эволюционных реконструкций выбрана нервная система. Всё, что связано с принятием решений, реализующихся в поведении животных и человека, происходит в головном мозге. Мозг хранит программы инстинктивного поведения, определяет повседневные потребности животных и, если есть необходимый субстрат, способности к элементарному мышлению. Нервная система представляет собой гипотетическое зеркало поведения и реальных возможностей животных. Однако это не только зеркало, но и структурная основа всего поведения. Нельзя ожидать от конкретного вида каких-либо невероятных поведенческих эволюций, если нет соответствующей морфофункциональной базы в виде мозга или специализированного ганглия. Поведение животных «рождается» в нервной системе и одновременно остаётся её заложником. Любое адаптивное изменение структуры мозга даёт огромное преимущество своим обладателям, но загоняет поведение в прокрустово ложе возникших морфофункциональных мотиваций. Птицы никогда не смогут принимать

7

решения, как млекопитающие или рептилии. Морфологические принципы организации мозга образуют непреодолимый поведенческий барьер. Различия в строении мозга позвоночных возникли не случайно. Они стали следствиями длительных адаптивных изменений всего организма вплоть до основной системы контроля и управления — мозга. Следует подчеркнуть, что возникновение хордовых, первичноводных позвоночных, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих весьма туманно, а достоверные палеонтологические данные крайне отрывочны. Их эволюционная история построена на анализе сохранившихся элементов скелета, а не нервной системы. Как правило, строение нервной системы выступает в качестве вспомогательного, а не основного компонента для восстановления давно прошедшего эволюционного события. Ситуация усугубляется тем, что нервная система практически не оставляет палеонтологических следов. В большинстве случаев остаётся только гадать даже о самых общих принципах строения нервной системы у животных далёкого прошлого. Скудность палеоневрологической летописи отчасти компенсируется некоторыми морфофункциональными свойствами нервной системы. Нервная система крайне консервативна. Её структурные изменения начинаются тогда, когда исчерпаны все другие возможности адаптации организма. Это связано с тем, что даже незначительные изменения неврологической организации могут вызывать необратимые и губительные поведенческие последствия.

Эволюция нервной системы проходила по своеобразным законам. Мозг должен был всегда адекватно выполнять свои функции и не мог подвергаться мгновенным и глобальным перестройкам. Для нервной системы характерны относительно медленные структурные изменения, которые не могли происходить вне специфических условий. Под такими условиями подразумевается некая среда, где могли бы потребоваться необычные органы чувств или глубокий ассоциативный анализ необычных условий.

Настоящая книга является попыткой проследить весь путь становления нервной системы от появления первых клеток до формирования мозга млекопитающих при помощи анализа неврологических закономерностей эволюции. Для этого использовался сравнительный морфофункциональный подход. Первоначально проводился анализ новых нейробиологических приобретений той или иной группы животных. Затем сравнивались биологические и поведенческие преимущества, которые могли быть приобретены за счёт новых структур нервной системы. После этого воссоздавались причины и условия, которые могли привести к подобным структурным изменениям в нервной системе.

Этот незатейливый подход к анализу естественной истории позвоночных не лишён недостатков, но, может быть, он позволит несколько иначе взглянуть на общеизвестные события эволюции животного мира.

В главе I приведены вводные сведения об основных принципах устройства нервной системы, смысле её появления, энергетической цене и размерах мозга. Основное содержание главы посвящено взаимодействию между нервными клетками и уровнями их структурной организации нервных систем различных типов. Глава завершается тремя разделами, в которых рассмотрены рецепторные и эффекторные свойства нервной системы, физические основы памяти и мышления.

Глава II посвящена биологическим причинам появления первых нервных клеток и простых нервных сетей. Значительное внимание уделено принципам организации и основным морфологическим закономерностям эволюции нервной системы беспозвоночных животных. В специальных разделах рассматриваются наиболее вероятные предковые группы беспозвоночных и условия возникновения древних хордовых. В этой же главе анализируются разнообразные пути морфологической эволюции нервной системы первичноводных позвоночных. Глава завершается разделом, посвящённым условиям происхождения мозга наземных позвоночных.

Глава III посвящена эволюции нервной системы амниот. В ней последовательно рассмотрены условия и закономерности возникновения нервной системы рептилий, птиц и млекопитающих. Каждая группа амниот рассмотрена в отдельном разделе, который завершается реконструкцией возможных условий формирования специфических особенностей организации мозга. В конце главы изложена общая теория переходных сред. Её основой является вывод о необходимости особых условий для формирования каждого из известных архетипов строения мозга позвоночных.

Книга иллюстрирована цветными схемами, рисунками и фотографиями. Зачастую даже неважная фотография даёт более реальное представление об обсуждаемом предмете, чем самая безупречная схема. Я старался использовать рисунки с оригинальных анатомических препаратов, а по мере возможности заменять их фотографиями.

Я благодарен сотрудникам лаборатории развития нервной системы Научно-исследовательского института морфологии человека РАН, которые оказывали мне посильную поддержку в подготовке книги. Особую признательность хочется выразить А.В. Алфёрову за понимание научных интересов и помощь в осуществлении полноцветного издания книги.

Автор



Глава I. Принципы работы и организации мозга

Поведение животных складывается из добывания пищи, размножения, межвидовых и внутривидовых взаимодействий. Животные едят, размножаются, мигрируют, приспосабливаются к изменчивым условиям среды, ухаживают за потомством, стареют и умирают. Большая часть этих событий обусловлена инстинктами или контролируется физиологическими механизмами (Савельев, 1998). Только незначительная часть поведения животных является результатом адаптации индивидуального опыта к конкретным условиям. Эту способность часто называют элементарным мышлением животных, которое служит предтечей рассудочной деятельности человека. Для удовлетворения всех физиологических потребностей организма необходима энергия, которая поступает из окружающей среды. Любой биологический объект существует до тех пор, пока через него проходит поток энергии в виде пищи (для животных) или электромагнитного излучения в сочетании с неорганическими соединениями (для растений).

Для организма актуально получать как можно больше энергии и как можно меньше её растрчивать. На это и направлена основная активность мозга. Нервная система является источником быстрой реакции организма на любые изменения окружающей среды. Чем она эффективнее работает, тем меньше животное находится в неблагоприятных условиях и дольше в благоприятных. Неблагоприятными условиями можно считать любые ситуации, связанные с безвозвратной и невозполнимой потерей энергии. Идеальные условия существования приводят к переносу индивидуальной морфогенетической информации в следующее поколение — размножению. Чем больше переносов, тем выше приспособленность и адаптированность вида. Иначе говоря, шансы на выживание и процветание вида возрастают, если животное не проявляет активности, но потребляет много энергоёмких соединений и в результате эффективно и часто размножается.

Эта простая биологическая цель универсальна для любого организма. Существует несколько вариантов её успешного достижения. Можно специализироваться на относительно неконкурентных источниках энергии — электромагнитном излучении и неорганических соединениях, как растения. Пока этого ресурса достаточно, процветают самые разнообразные формы растений. Однако как только возникает дефицит какого-либо компонента этого ресурса, начинается конкуренция. Растения не имеют нервной системы в традиционном понимании этого слова, но им всё-таки необходимо адаптироваться к

12

изменяющимся условиям среды. Эта адаптивность построена на химической, электромагнитной и механической чувствительности специализированных клеток, которые известны у одноклеточных организмов, дрожжей, грибов, лишайников и растений. Примером может быть комнатное растение арабидопсис (Bream, Davis, 1990). В специальных исследованиях было установлено, что дождь, ветер и простое потягивание за лист прекарасно детектируются растением. Такие воздействия не только приводят к изменению мембранных потенциалов клеток, но и запускают глубокие адаптивные процессы. При этом количество РНК за 10-15 мин может увеличиться в 100 раз и экспрессируется целый комплекс специализированных генов. Происходит адаптивное изменение метаболизма растения. Если воздействие на растение продолжается, то изменяются гистогенетические процессы и цикл повторяется. В конце концов мы видим фенотипически сильно изменённые растения одного вида в различных ареалах обитания.

«Поведение» без нервной системы

У грибов, лишайников и растений трудно заподозрить существование нервной системы, хотя её аналог существует. Этот аналог построен на довольно простых универсальных свойствах клеток растений и животных. Все живые клетки могут реагировать на два типа внешних воздействий: химический состав окружающей среды и механические воздействия. Это фундаментальные свойства клеток, лежащие в основе любых физиологических процессов. Собственно эти свойства и определяют способность организмов без нервной системы к механо- и хеморецепции. Есть и третий источник информации — электромагнитное излучение. Способность воспринимать свет развита практически у всех организмов. Хлорофилл и способность синтезировать органические соединения делают автотрофные организмы исключительно адаптивными.

Таким образом, практически любой организм без нервной системы может реагировать на три типа внешних воздействий. Механо- и хеморецепция имеют контактный характер, а фоторецепция — дистантный, хотя такой строгой дифференциации проводить не стоит. В водной среде механо- и хеморецепция дистантные. Организмы могут двигаться и расти по градиентам воздействий такого типа или против них (рис. I-1). Понятно, что все три типа чувствительности могут быть как положительными, так и отрицательными. Перечисленных качеств организмов, не имеющих нервной системы, вполне достаточно для осуществления сложных адаптивных перестроек. Однако в этом случае принципиальное значение имеет размер организма.

13

Рис. I-1. Растения могут прекрасно обходиться без нервной системы.

Их адаптивность обусловлена обще клеточными способностями воспринимать химические, физические и электромагнитные воздействия. *Формы борьбы между растениями в джунглях Амазонки и дождевом лесу Цейлона вполне напоминают схватки животного мира (а, б). Насекомоядные растения могут быстро закрывать свои листья при прикосновении к ним (в).*



§ 1. Взаимодействия с внешней средой

Растение — самое большое и самое живучее существо на этой планете. Мамонтово дерево и Гигантский эвкалипт достигают высоты 120-150 м, а Долговечная сосна — возраста 4600 лет. Среди растений много крупных организмов, поэтому существуют проблемы со скоростью передачи информации об изменении химического состава или механического состояния окружающей среды. Все реакции развиваются медленно и связаны с морфогенетическими процессами перестройки всего организма. Конечно, есть примеры и относительно быстрых реакций листьев растений на прикосновение или при охоте на насекомых (см. рис. 1-1, s), но все эти реакции осуществляются несопоставимо медленнее, чем у животных. При этом чем крупнее растение, тем медленнее видимые реакции на химические, механические и электромагнитные воздействия. Сложности заключаются в механизмах передачи и хранения информации. Полученная в зоне воздействия информация распространяется медленно или локализуется. Лист сжался от прикосновения, но только в месте контакта. Корень изменил направление роста, уперевшись в камень, но соседний корешок не узнает об этом и повторит его путь. Информация о воздействиях внешней среды сохраняется только в форме тела растений, как в своеобразной структурной памяти. Она хранится как индивидуальная форма, но не используется для оперативных целей. Размер растений предопределяет их инертность, а пожизненный адаптивный морфогенез компенсирует низкую скорость реакции на внешние воздействия. Растения адаптировались без специализированных тканей нервной системы, но не без аналогичных функций. Эти функции равномерно распределены между тканями растения и базируются на фундаментальных свойствах живых клеток.

Совершенно другое впечатление производят одноклеточные организмы, содержащие и не содержащие хлорофилл. По сути дела, на уровне одноклеточных организмов царства растений и животных практически не различаются. Жгутиконосцы могут иметь фотосинтезирующие органеллы, а могут прекрасно жить и без них. Понятно, что в первом случае их надо отнести к растениям, а во втором — к животным. Это приводит к тому, что виды одного рода можно успешно относить к разным царствам, а систематическое разделение простейших на растения и животных довольно условно. Более того, эвгленовые жгутиконосцы могут в темноте становиться «чистыми» животными — гетеротрофами, а на свету — автотрофами. Следовательно, современная общая систематика живых организмов выглядит вполне естественно. Она предполагает существование прокариотных организмов

15

(*Monera*), которые подразделены на Архобактерий и Эубактерий. От последних произошли простейшие (*Protista*). Простейшие более не разделяются на животных и растения и представляют собой смешанную группу автогетеротрофных организмов. От неё берут начало и три царства многоклеточных организмов: растения, грибы и животные. Эта логичная классификация вполне подтверждается и общими рецептивными принципами как простейших, так и трёх основных групп многоклеточных. Во всех четырёх группах представлен рецепторный аппарат, состоящий из хемо-, механо- и фоторецепторов. Все клетки этих организмов обладают потенциалом покоя и спонтанной электрической активностью. Различия сводятся к механизмам передачи, хранения и использования получаемой из внешней среды информации. Простейшие в этом отношении являются в некотором роде идеальными моделями донервного поведения.

§ 2. Тропизмы и таксисы простейших

Относительно небольшие размеры простейших дают возможность непосредственно использовать рецепторный аппарат мембраны для быстрого изменения поведения. Размер большинства простейших обычно не превышает нескольких миллиметров (рис. 1-2). Это не значит, что нет более крупных одноклеточных. Известны виды, достигавшие нескольких десятков сантиметров, но поведенчески они были столь же пассивны, как и растения. Однако небольшие одноклеточные дают наиболее выраженный пример сложного и даже рефлекторного поведения. Сенсорный аппарат простейших сходен с таковым растений, но цитоплазматически намного более специализирован. Общая химическая чувствительность простейших хорошо известна. Простейшие прекрасно двигаются по градиенту пищевых растворов и избегают растворов щелочей, кислот и солей. Присутствие в растворах катионов калия, лития, натрия и аммония вызывает реверсию активности ресничек и жгутиков, которые служат для передвижения многих простейших. Надо отметить, что положительный и отрицательный хемотаксис инфузорий лёг в основу теории поведенческих тропизмов Ж. Леба.

Тропизмами, или таксисами, Ж. Леб называл простые реакции растений и животных на свет, химические вещества, источники электромагнитных полей и т. д. Например, если животное двигалось в сторону света, Ж. Леб называл это положительным фототропизмом, если от света — отрицательным. Наиболее популярными были исследования, связанные с гелиотропизмом (движение к солнцу или от него), термотропизмом (движение к теплу или от него), хемотропизмом (движение к веществу или от него), геотропизмом (чувствительность к направлению гравитационных сил), тигмотропизмом

(чувствительность к механическому контакту), цитотропизмом (стремление клеток к адгезивному слипанию или разделению) и реотропизмом (движение в потоке воды). В основе учения Ж. Леба лежит универсальная способность цитоплазмы клеток всех живых организмов к раздражению. Поскольку этим свойством обладают все клетки, Ж. Леб делает вывод о единстве животных и растений, а заодно и о незначительной роли нервной системы. Он совершенно серьезно писал: «У животных, обладающих нервами, явления гелиотропизма вызываются теми же причинами (формой тела и раздражимостью протоплазмы клетки), как и у растений, не имеющих нервной системы. Таким образом, явления тропизма не могут основываться на специальных свойствах центральной нервной системы...». Несмотря на всю оригинальность таких представлений, теория Ж. Леба нашла многочисленных сторонников. Его последователи начали проверять раков на «хининовый таксис», червей на «солевой таксис», лягушек и рыб на «электрический таксис». Возникла даже разветвлённая система понятий, которые предусматривали различие таксиса и тропизма. Тропизмом стали называть изменение ориентации или направления роста прикрепленного организма. Обладателями тропизмов считали растения. Под таксисом подразумевали уже самодвижущийся организм, который или удалялся, или приближался к источнику раздражения (Iftode, Prajer, Frankel, 2001; Barbanera, Erra, Banchetti, 2002). Понятно, что такие «жизненно важные» таксисы и тропизмы не только ничего не добавляли к психологии, но и превращали зоопсихологию в теолого-лингвистическую науку. Сторонники теории тропизмов не остановились на уравнивании тропизмов животных и растений. Они успешно доказывали, что зрительное восприятие человека ничем не отличается от фототропизма инфузорий. Смысл этих доказательств состоял в поиске универсальной единицы поведения — «атома», который они называли тропизмом, или таксисом. Ж. Леб и его последователи считали, что, найдя некоторое количество универсальных единиц поведения, они смогут «вычислить» или «расчленить» любое сложное поведение животного и мышление человека. Несмотря на все заблуждения и фантазии, сторонники таксиче-ской теории Ж. Леба были хорошими экспериментаторами. Работая на одноклеточных организмах, они привлекли огромное внимание к изучению их биологии и поведения. В многократно повторённых экспериментах было установлено такое интереснейшее свойство одноклеточных организмов, как привыкание. Эти эксперименты проводили на парameциях, которых предварительно приучали к определённой температуре, а затем помещали в ванночку с температурным градиентом. Оказалось, что оптимальной для парameций является температура 24-28°C.

Рис. 1-2. Микроскопические пресноводные организмы.



На уровне микроскопических размеров преимущества нервной системы почти незаметны, что позволяет

одноклеточным успешно конкурировать с многоклеточными организмами, обладающими примитивной нервной системой, а-в — пресноводные гидры с диффузной нервной системой, а — гидра; б — гидра после прикосновения к ней; в — гидра в спокойном состоянии.

18

Однако при выдерживании инфузорий при низких температурах они предпочитали уменьшение обычного оптимума. Экспериментаторы рассматривали такие результаты как явное свидетельство «обучаемости» парameций.

Универсальность тропизмов и таксисов как единиц поведения подчёркивалась в популярных опытах с использованием электрических полей и токов. Гальванотаксисы и тропизмы изучали почти на всех живых существах. Личинки амфибий и молодь костистых рыб ориентируются вдоль направления тока и головой к аноду. Моллюски, членистоногие и черви прекрасно чувствуют электрические поля и ориентируются в них к одному из полюсов. Обезглавленные черви стараются избегать «напряжённого» участка земли. Эксперименты с одноклеточными организмами показали, что они избирательны по отношению к электромагнитному полю или токам в водных растворах. Парameции и амёбы предпочитают отрицательный полюс, а другие инфузории — положительный. Некоторые одноклеточные организмы не проявляют гальванотаксиса, но ориентируются вдоль или поперёк электромагнитного поля. Опыты на растениях показали существование аналогичного гальванотропизма. Корни, развивавшиеся в условиях электронапряжённости почвы, поворачивались в сторону отрицательного полюса, проявляли положительный гальванотропизм. Таким образом, универсальные рецепторные свойства клеток позволяют увидеть нейроподобные эффекты как у животных, так и у растений.

Однако реакции простейших построены далеко не на общей клеточной чувствительности, характерной для растений. У простейших известны и сложные специализированные рецепторы — органоиды. Такими рецепторами являются ложноножки корненожек *Allogromia sp.* или осязательные волоски трубоча *Stentor sp.* В качестве особой фоторецепторной системы формируются глазки, или стигмы. Эти образования пигментированы, позволяют простейшим ориентироваться в градиенте света и дифференцировать различные длины волн светового диапазона. Описаны эксперименты, в которых удавалось выработать рефлекторное поведение парameций на красный и синий свет. Стигмы особенно хорошо развиты у динофлагеллат, эвглен и фитофла-геллат. Следует отметить, что среди простейших существуют группы (*Amoeba*), прекрасно реагирующие на свет, но не имеющие специализированных мембранных органелл для его восприятия (Meglitsch, Schram, 1991). Особо развиты у простейших органоиды движения. Небольшой размер организма позволяет эффективно пользоваться приспособлениями ультраструктурного размера для перемещения, питания или агрессии. Корненожки и амёбы образуют мембранные образования, называемые ложноножками, или псевдоподиями. Они

19

позволяют многим простейшим двигаться и захватывать пищу. Псевдоподии крайне разнообразны. Выделяют широкие, цилиндрические и округлые на конце — лобоподии, длинные и нитевидные — филоподии, сетчатые, разветвляющиеся и анастомозирующие — ретикуло-подии. Существуют и более эффективные в движении псевдоподии со стержнем внутри — аксоподии. Они способны не только вытягиваться и втягиваться, но и сокращаться (McConnel, 1966). Для движения простейшие используют довольно крупные жгутики или многочисленные мелкие реснички, которые позволяют перемещаться с невероятной скоростью. У простейших существуют аналоги мышечных волокон — мионемы, которые позволяют изменять форму тела или совершать сложные движения. Сжатие стебелька у сувойки представляет собой результат мышечного сокращения.

Следовательно, простейшие организмы способны к автономному питанию, размножению, движению и адаптации к изменяющимся условиям внешней среды. Наличие эффективных органов движения является принципиальным отличием простейших от растений. Если есть активное движение, значит, можно наблюдать и быстрые поведенческие реакции. Их существование свидетельствует о механизмах системного управления простейших, которые построены по аналогии с нервной системой, тем более что при отсутствии нервной системы они проявляют прекрасную обучаемость.

С момента признания существования простейших в 40-х годах XIX в. началось изучение их поведения. Открытие мира простейших привело к известному буму в наблюдениях, а любители «наливок» сформировали целое направление. «Наливочниками» называли исследователей, разводивших микроорганизмы в настоях или наливках различного состава. Название возникло от латинского *infusum* — отвар, настой. Доступность и разнообразие объектов завораживали первых микроскопистов, что привело к появлению многочисленных описаний поведения простейших. Одним из первых наблюдателей мира простейших был Р. фон Розенгоф. Ещё в 1755 г. он детально описал свободноживущую амёбу и патетически назвал её микроскопическим Протеом.

Сложность поведения простейших поразила первых исследователей и привела к переоценке их психических способностей. Так, В. Кюне в 1859 г. считал колокол сувойки головой. При отрезании этой «головы» стебелёк сувойки переставал сокращаться, что позволило заподозрить у этих животных сложную психику. В то время считалось, что сувойки способны к ощущениям, распознаванию, обладают сознанием и совершают волевые поступки. Работы тех лет полны интересными свидетельствами личной жизни одноклеточных организмов. Психические

переживания простейших описывались как «приятные ощущения», а питание амёб происходило «с чувством удовольствия». Авторы без тени сомнения наделяли простейших собственными гастрономическими переживаниями и ощущениями. Понятно, что эти смелые фантазии возникли на пике увлечения изучением поведения простейших и связаны с быстрыми реакциями на различные физико-химические воздействия.

Эти примеры лишней раз подчёркивают, что у любого живого организма можно увидеть признаки сложного поведения. Для этого достаточно рецептивного аппарата растений в сочетании с быстрым ответом любых эффекторных систем. Все аналогичные события происходят и у растений, но скорость процессов так отличается от темпов нашей жизни, что быстрые, с позиций растений, ответы на внешние воздействия мы не замечаем.

Тем не менее сложность адаптивных реакций одноклеточных свободноживущих организмов заслуживает дополнительного внимания. Проведено несколько блестящих экспериментов, которые демонстрируют реальную способность простейших к поведенческой адаптивности и создают видимость способности к примитивному обучению.

Свободноживущие амёбы проявляют весьма разнообразные стратегии захвата пищи, реагируют на свет и колебания воды. Если рассмотреть при помощи микроскопа поведение амёбы, то возникает уверенность в отнюдь не физико-химической природе питания простейших. Амёба, столкнувшись с большим или незакреплённым пищевым фрагментом, демонстрирует разнообразные приёмы его захвата. Сначала она использует одиночную псевдоподию для охватывания пищевого фрагмента. Если фрагмент ускользает, то начинается его охватывание с различных сторон двумя, а иногда и тремя псевдоподиями. Каждая неудача в захвате пищи вызывает применение нового приёма, разнообразие которых весьма велико. Этот пример показывает, что амёбы корректируют своё поведение в зависимости от результата.

Прикреплённые инфузории ещё более удобны для наблюдений и элементарных поведенческих экспериментов. Широко известны и многократно проверены результаты опытов с трубачом (*Stentor roeseli*), которого посыпали растёртым кармином. Обычно выделяют 4 этапа в реакциях трубача на попадание кармина в воронку. Мне удалось наблюдать три из них. Первоначальная реакция на частицы кармина отсутствует, а затем трубач смещает воронку в сторону от падающих частиц. Если это не помогает, то он начинает активно работать околоротовыми ресничками, пытаясь выбросить уже попавшие в воронку частицы и предупредить попадание новых. При продолжении воздействия трубачи интенсивно сокращают свой стебелёк и в конце концов

21

отрываются от поверхности и уплывают в другое место. Важна не сама цепь разнообразных адаптивных реакций, а обнаруженная «память» трубачей при прерывании воздействия. Если трубач не уплыл, а воздействие прекращено, то животное ненадолго запоминает ситуацию. При возобновлении посыпания кармином трубач уже не демонстрирует все стадии рецептивной адаптации. Он сразу начинает с прерванной стадии и обычно уплывает. Следовательно, инфузории обладают формой донервной памяти, которая сохраняется несколько десятков минут.

В начале XX в. в США были придуманы изящнейшие эксперименты по индивидуальному обучению инфузорий (*Paramecium*). Эти результаты впечатлили Херрика (C.J. Herrick), который убедился в их достоверности и привёл в своей монографии, изданной в 1924 г. Суть этих опытов довольно проста. Инфузорию-туфельку помещают в узкую стеклянную трубочку, где ей трудно развернуться. Инфузория доходит до конца закрытой трубочки и останавливается. Двинуться в обратном направлении она может только развернувшись. Инфузория начинает разворачиваться, предпринимая множество неудачных попыток. До первой удачи она затрачивает в среднем от 10 до 25 попыток. После 4-6 поворотов инфузория обучается разворачиваться с первой попытки.

Казалось бы, из этих экспериментов следуют два вывода: инфузории могут обучаться и запоминать выученные движения. Спустя почти 60 лет после первых опытов с поворотом и выходом из трубки началась новая серия опытов по обучению инфузорий (Huber, Rucker, McDiarmid, 1974). Четыре независимые группы экспериментаторов убедились, что тренировка парамеций является артефактом, а не реальным научением. В качестве демонстрации памяти часто приводится способность многих простейших собирать иглы губок для защиты своего тела. Поскольку дочерние организмы являются частью тела родителей, вместе с унаследованной цитоплазмой и ядром они усваивают и способность собирать иглы. Так аргументируется способность простейших к использованию памяти родителей.

Известны опыты с инфузориями по выработке кратковременных рефлексов на свет различной длины волны и интенсивности, постоянные электромагнитные поля, температурные градиенты и электрическое раздражение. Во всех случаях удавалось добиться кратковременного запоминания ситуации и её воспроизведения в схожих условиях. Это привело к спорным выводам о существовании у простейших условных ассоциаций. Наиболее спорные опыты заключались в обучении парамеций воспринимать сочетанные раздражители (McConnell, 1966). В сосуд с парамециями опускали серебряную

иглу, покрытую бактериями. Парамеции собирались вокруг неё и поедали бактерий. Понятно, что вместе с бактериями в воде появлялись и ионы серебра. Парамеций кормили таким способом несколько раз, а затем опускали в сосуд иглу без бактерий. Парамеции всё равно собирались вокруг иглы. Они воспринимали присутствие ионов серебра в растворе как сигнал к кормёжке. Эта поведенческая реакция постепенно угасала, если иглу не покрывали бактериями. Однако такое поведение спонтанно восстанавливалось спустя продолжительное время. Повторные опыты и анализ методов проведения экспериментов показали, что желаемое выдаётся за действительное, а парамеции не могут научиться воспринимать сочетанный сигнал. Тем не менее Д. Дьюсбери в своей монографии (1978, перевод 1981) умудряется обсудить неудачные эксперименты в подглавке, посвященной ассоциативному научению простейших. Р. Шовен (1972), описывая упомянутые опыты, без тени сомнения признаёт у простейших способность к обучению и восприятию условных стимулов. Многие зоопсихологи в явной или скрытой форме допускают существование у простейших некоего механизма научения, ассоциативного поведения, памяти и т. д. Это напоминает неудержимые фантазии Э. Геккеля, который ещё в 1876 г. убеждал зоологов в существовании «души» в клетках. Требуя рассматривать простейших как объекты психологии, он писал: «Клетка-душа в монистическом смысле есть общая сумма энергий, заключённых в протоплазме; она нераздельна от клеточного вещества, как душа человека от нервной системы».

Во времена Э. Геккеля было достаточно здравомыслящих исследователей поведения простейших, которые использовали незатейливые приёмы для выяснения природы адаптивных реакций одноклеточных. Логика исследования была такова: строение простейших не позволяет индивидууму сделать понятие о своём объединённом целом, а отсутствие самосознания исключает возможность высших психических процессов. В связи с этим популярным опытом было разрезание простейших на небольшие части. Разрезанная на части «индивидуальность» простейших даже без ядер продолжала проявлять ту же самую активность, что и целый организм. Эти результаты позволили ещё в конце XIX в. Д.А. Томсону (1892) справедливо писать: «...Психические процессы не существуют у протистов, или же они неразрывны с молекулярными изменениями, которые совершаются в частях физического вещества». В настоящее время получены сотни мутаций *Paramecium aurelia*, которые были исследованы при помощи поведенческого, электрофизиологического и генетического анализов. В этих работах показаны физико-химические механизмы адаптивного поведения простейших, а не скрытый интеллект этих организмов (Iftode, Prajer, Franke!, 2001).

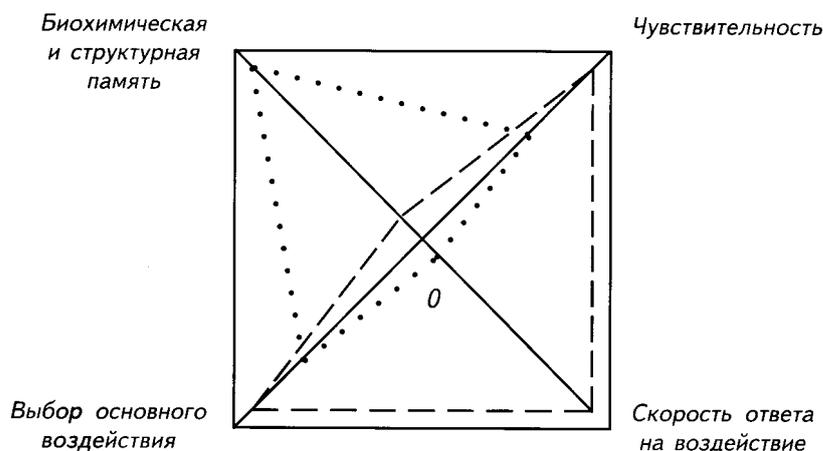
23

Не удалось установить индивидуальное научение и при размножении простейших. Наиболее сложный половой процесс известен у инфузорий. Они могут размножаться без полового процесса, но иногда осуществляется конъюгация, приводящая к обмену генетическим материалом между особями. Это происходит нечасто, так как в обычной ситуации деление инфузорий осуществляется без конъюгации, а дочерние организмы являются полноценными клонами — копиями исходной особи. Интересно, что существуют не до конца исследованные «поведенческие» механизмы предотвращения инцеста — конъюгации (обмена генетическим материалом) с близкородственными особями. Ещё в 1885 г. одному исследователю удалось изолировать одиночную инфузорию (*Stylonychia*) и непрерывно проследить её поведение и размножение на протяжении 5 мес. За это время прошло 250 поколений инфузорий без единой конъюгации. Это привело к тому, что инфузории измельчали, ядрышко подверглось изменению, и они стали вымирать. При их объединении с особями из других клонов нормальный фенотип и поведение восстанавливались в первом же поколении.

Объединив результаты различных наблюдений и опытов, можно суммировать набор донервных способов контроля поведения простейших. Они могут рецептировать все основные типы внешних воздействий и отвечать на полученные сигналы различной активностью: пищевым поведением, размножением или движением по градиенту сигнала. Благодаря длительности биохимических реакций они могут создавать иллюзию «запоминания» индивидуального опыта. Это поведение проявляется в привыкании к определённым типам воздействий или избегании раздражителя. После завершения инерционных биохимических процессов псевдопамять исчезает без какого-либо следа. Следовательно, инерционная биохимическая память одноклеточных является своеобразным предшественником нейронной памяти многоклеточных.

Используя этот набор этологических и экспериментальных данных, можно сформулировать общую модель развития донервного поведения. Для наглядности её интересно представить графически (рис. 1-3). Растения и животные, не имеющие нервной системы, обладают развитой чувствительностью ко всем основным типам сигналов: химическим, механическим и электромагнитным. Эти воздействия вызывают реакции довольно быстро: в течение долей секунды у простейших и секунд/минут у растений. При отсутствии нервной системы возможен выбор основного раздражителя. Скорость наблюдаемой реакции при выборе основного направления ответа зависит от размера организма. Простейшие реагируют быстро и очевидно, а растения медленно, что маскирует их высокую чувствительность к внешним влияниям. Краткосрочная память имеется у всех организмов, но она

Рис. 1-3. Донервная интеграция ответов на внешние воздействия у растений (точки) и свободноживущих простейших (пунктир).



Различия сводятся к скорости ответа на воздействие, которая зависит от размера тела. Скорость реакций высокая у простейших, но у растений есть структурная «память», сохраняющая результаты предыдущих воздействий. Площади образовавшихся полей могут рассматриваться как критерии оценки направлений адаптивности донервных организмов.

построена на биохимических внутриклеточных процессах. Это делает невозможным использование механизмов индивидуального научения. Следовательно, основным принципом донервного взаимодействия с внешней средой является общая клеточная чувствительность, которая имеет избирательный характер. Общая клеточная чувствительность построена на трёх различных рецепторных механизмах: механо-чувствительности, хемочувствительности и электромагнитной рецепции. Однако эти условные «сенсорные варианты восприятия мира» далеко не равноценны. Надо подчеркнуть, что иллюзию осознанности поведения одноклеточных формирует скорость ответа на неспецифические влияния. Основные различия построены на скорости реакции при внешнем воздействии на организм. Если организм по сравнению с нами маленький и реагирует быстро, то нам кажется, что реакции осознанны и сходны с поведением животных, имеющих нервную систему. Отсутствие оперативной индивидуальной памяти компенсируется генетически детерминированными реакциями или направленным морфогенезом. Если бы растения и простейшие располагали индивидуальной памятью, они были бы самыми опасными существами на планете. К нашему счастью, для этого нужна нервная система.

25

Зачем нужна нервная система?

Нервная система нужна не всем. Она не нужна тем, кто будет тысячелетиями неподвижен. Их «быстрый ответ» на внешние воздействия растягивается на десятки лет, им не надо ни быстрой реакции, ни мгновенной перестройки организма. Растения решили свои проблемы при помощи автотрофности, размера и времени жизни. Существует и другой вариант жизни без нервной системы. Можно поселиться в чудесном месте, где много пищи, организм защищен и согрет. Жизнь солитёра вполне соответствует этим требованиям. Солитёр и растения не обладают нервной системой. У растений нервной системы никогда не было, а у солитёра она полностью редуцирована. В обоих случаях её функции выполняют отдельные клетки, обладающие химической, электромагнитной и механической чувствительностью. Действительно, в оптимальных условиях питания и размножения нервная система вообще не нужна. Однако завидная для многих приматов судьба паразитических червей скорее исключение, чем правило в животном мире. Для большинства организмов окружающий мир слишком нестабилен и требует постоянного приспособления к нему. Адаптация к изменяющимся условиям должна быть генерализованной и охватывать все структуры организма. Таким органом быстрого и интегрированного реагирования стала нервная система.

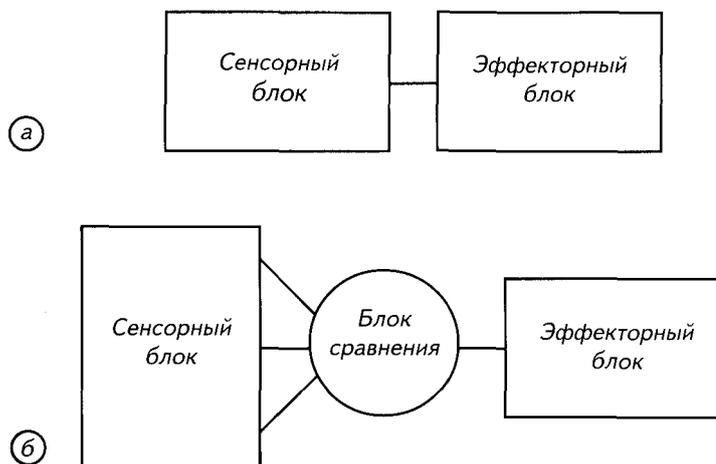
Нервная система нужна тем, кто быстро двигается, активно вступает в контакт с разнообразными условиями внешнего мира и вынужден постоянно приспосабливаться. Быстротечный конформизм — причина формирования нервной системы. Действительно, нервная система малоподвижных организмов окажется невероятно упрощённой по сравнению с нервной системой активных животных. Актинии, ас-цидии, малоподвижные моллюски с крупными раковинами, коралловые полипы и многие другие животные имеют несложную нервную систему (рис. 1-4, а). У животных, прикрепленных к конкретному месту и занимающихся фильтрацией или захватом проплывающей пищи, очень простые задачи. Первая — рецепция пищевого объекта, вторая — его захват и переваривание. Для этого достаточно простых контактных рецепторов и органов удержания пищи, что, собственно, мы и видим у свободноживущих гидр и полипов. Их диффузная нервная система имеет небольшое окологлоточное нервное кольцо, которое и интегрирует несложные рефлексy.

Тем не менее эти простые реакции протекают на несколько порядков быстрее, чем морфогенетические перестройки тела у растений

равного размера. Иначе говоря, нервная система необходима тогда, когда большому организму надо быстро адаптироваться к изменяющейся ситуации. Неважно, какая это ситуация: передвижение, захват пищи или избегание опасности, главное — скорость ответа на полученное раздражение (информацию).

Для осуществления быстрой интеграции работы крупного много-клеточного организма нужна не просто неспецифическая чувствительность живой клетки. Остро необходим и механизм передачи сигнала на большие расстояния. Нервные клетки обладают такими свойствами.

Рис. 1-4. Два минимальных варианта организации нервной системы из функциональных блоков для однотипных, но дифференцированных ответов на различные типы внешних воздействий.



а — идеализированная схема — подразумевает разделение только сенсорных и двигательных функций, которые могут осуществляться даже одной сенсомоторной клеткой. Одни её отростки могут рецептировать раздражение, другие — передавать сигнал к эффекторным органам. Не исключено, что такие клетки обладали способностью к самостоятельному сокращению и рецепции.

б — более сложный набор неврологических блоков. В него входят сенсорный блок, блок сравнения сенсорных сигналов и эффекторный блок. Эти функции могут быть разделены между морфологическими структурами нервной системы или выполняться общей слабо дифференцированной нервной сетью.

27

Они могут не только реагировать на различные воздействия, но и генерировать электрические сигналы. Импульсы формируются в аксонных холмиках и передаются по аксонам нейронов на значительные расстояния (см. рис. 1-4, б). Скорость проведения такого импульса может составлять от 0,13 м/с у актиний до 120 м/с в А-волоках у человека. Генерация электрических сигналов и их распространение по поверхности мембраны нейронов — фундаментальное свойство нервной ткани животных. Однако при незначительном размере нейронов необходимо передавать этот сигнал от одной клетки к другой. Это было обеспечено увеличением размеров нервных клеток и их отростков. Нервные клетки имеют размер от нескольких микрон до нескольких метров. Самые большие клетки обнаружены в моторных отделах спинного мозга китообразных. Нейроны — самые крупные клетки животных, передающие информацию со скоростью около 400 000 км/ч.

§ 3. Функциональная организация нервной системы

Нервная система необходима для быстрой интеграции активности различных органов многоклеточного животного. Иначе говоря, объединение нейронов представляет собой систему для эффективного использования сиюминутного индивидуального опыта. Однако персональную опытность нужно как-то получить, причём довольно быстро. Скорость получения информации определяет её ценность. Чем «свежее» и точнее информация, тем адекватнее можно на неё среагировать. Для быстрого получения дифференцированных сведений о внешнем мире нужны специальные чувствительные органы или сенсорные системы. Эти сенсорные органы не могут существовать сами по себе. Следовательно, нервная система необходима для дифференциации и сравнения внешних сигналов от разных источников. Эти источники возникли из неспецифической чувствительности любой живой клетки, но постепенно специализировались.

В основе работы самых разных органов чувств лежат те же три рецепторных принципа, известных для растений и простейших: химическая, физическая и электромагнитная чувствительность мембран. Из этих трёх источников внешних сигналов организм животных создал огромное разнообразие органов чувств. Механо-чувствительность реализуется в виде слуха, органов боковой линии, грави- или терморепреатора. Химическая чувствительность может быть представлена дистантным обонянием или контактным органом вкуса, осморепреатором или рецептором парциального давления кислорода. Чувствительность к электромагнитным волнам обусловлена рецепторами внешних или собственных полей, светочувствительностью либо способностью воспринимать магнитные поля планеты и Солнца.

Разнообразие сигналов среды крайне велико, но большинство их быстротечны. Они имеют ценность только непродолжительное время. Следовательно, такие сложные сигналы надо сначала воспринять, а затем быстро использовать полученную информацию. Сложная и быстро работающая рецепторная система нужна только организму с высоким уровнем активности, т. е. метаболизма. Для использования информации её надо сравнивать и реагировать на приоритетные (опасные, половые, пищевые) воздействия. Это можно осуществить в таком устройстве, в котором были бы представлены все используемые органы чувств. Таким образом, нужен некий центр сравнения получаемой информации. Если даже никакой индивидуальной памяти и опыта не накапливать, то всё равно надо хотя бы сравнивать сигналы различной природы. Затем было бы хорошо выбрать главный раздражитель и отвечать в первую очередь на него. Для этого нужно небольшое скопление тел нервных клеток, которые получают информацию от разных источников.

Различные органы чувств и центр сравнения их информации бесполезны без системы реализации полученных сигналов, поэтому нервная система неотделима от эффекторных структур организма. Организм может ответить на внешний сигнал при помощи сокращения или расслабления мышц различных типов, активизации или подавления выброса биохимических сигналов (ферментов, гормонов). При сравнении сигналов из внешней среды должен присутствовать центр управления эффекторными органами. Вполне допустимо объединение этих функций в одном центре. В предельно упрощённом виде нервная система будет представлять собой три относительно разделённых блока (см. рис. 1-4, б). Рецепторный блок должен быть приближен к источникам информационных сигналов. Внешние сенсорные системы должны располагаться на границе тела и внешней среды — в покровах. Блок сравнения, как правило, равноудалён от рецепторов и эффекторов. Поскольку этот блок становится важнейшим интегративным центром, он должен быть механически защищён.

Эта идеализированная схема не имеет ничего общего с реальной нервной системой свободноживущих кишечнополостных. Их диффузная нервная сеть распределена почти равномерно по всему телу. Исключение представляют небольшое скопление клеток у подошвы и окологлоточное нервное кольцо.

Такая функционально минимизированная нервная система позволяет быстро, но довольно неспецифически реагировать на внешнее воздействие. Примером могут быть кишечнополостные. Обычная пресноводная гидра мгновенно сжимается, если качнуть лист, на котором

29

она сидит, прикоснуться к ней щетинкой или вызвать движение воды. Сжавшись в серый комочек, гидра становится менее уязвимой.

В таком виде нервная система эффективна, но крайне неспецифична. Она по функциям отличается от растений только тем, что распределена по всему организму. Это обеспечивает быструю согласованную реакцию всего организма, но ответ не дифференцирован. Он столь же неспецифичен, как и реакция простейших на внешние воздействия. Это сходство долго было основой для идентификации поведения многоклеточных животных и простейших.

Самое первое и простое преимущество, которое даёт нервная система, — это способность многоклеточного организма реагировать на внешние воздействия со скоростью простейших. При этом ответ, как правило, весьма однотипен. Отсутствие специфичности и контроля результатов реакции только подчёркивает наиболее древнее свойство нервной системы — способность распространять информацию о контакте с внешним миром на весь многоклеточный организм.

Таким образом, нервная система нужна тогда, когда многоклеточному организму необходимо реагировать на внешние воздействия как целому. Реакция может быть как угодно неспецифична, но должна быть генерализована, т. е. охватывать весь организм. Эта способность даёт большое преимущество в биологической эволюции. Примеряя данное эволюционное приобретение на себя, легко понять величие события. Если во время урагана ты будешь гордо стоять во весь рост, то тебя скоро заменит памятник. Если сгруппироваться, как гидра, есть шанс не планировать ритуальные расходы. В связи с этим неспецифическая, но генерализованная реакция организма стала эпохальным началом быстрых адаптаций нейрогенной природы (см. рис. 1-4, а).

Уязвимым звеном однотипных реакций организма на все типы воздействий является их неспецифичность. Она очень хороша, когда ничего нет, но при системе интеграции многоклеточного организма её специализации на различные чувствительные компоненты уже недостаточно. Необходимость эволюционной дифференцировки нейронов на несколько чувствительных типов диктуется самой способностью клеток воспринимать механические, химические и электромагнитные сигналы.

Большинство организмов с нервной системой имеет как минимум три типа органов чувств. Выделение трёх типов чувствительности клеток в специализированные органы приводит к неизбежному повышению направленной чувствительности. В ущерб одним типам клеточной чувствительности усиливается сенсорная модальность. Например, фоторецепторы низших беспозвоночных прекрасно различают свет

различной интенсивности, но «проигрывают» в чувствительности органам хеморецепции. Рецепторы высокой чувствительности дают возможность воспринимать различные воздействия на расстоянии. Дистантная чувствительность создаёт новое качество многоклеточного организма — упреждающую адаптацию. Животное успевает подготовиться к изменению окружающей среды заранее, ещё до непосредственного контакта с ней. Такое упреждение событий (даже в сочетании с неспецифической реакцией организма) стало существенным шагом в быстрых адаптациях многоклеточного организма. Это ещё один мотив для возникновения нервной системы. Она нужна для быстрого ответа многоклеточного организма на внешние воздействия с дифференциацией источника воздействия и упреждением грядущих событий. Организмы, не имеющие нервной системы, о такой адаптивности не могут и мечтать. Однако сразу возникает двойная проблема. Во-первых, сигналы от различных органов чувств должны прийти в одно и то же место, где их можно было бы сравнить, но не просто сравнить, а выбрать самый главный на данный момент. Именно доминирующее возбуждение и будет основным сигналом к действию. Во-вторых, их надо как-то сделать сравнимыми. Одни из них идут от фоторецепторов, другие — от хеморецепторов, а третьи — от рецепторов электромагнитного излучения. Сопоставимость столь разнородных сигналов достигается однотипностью их кодировки. Электрохимический сигнал нейронов, изменяющийся по частоте, амплитуде, модуляции, интенсивности, повторяемости и некоторым другим параметрам, оказался вполне достаточным для сравнимости сигналов из разных органов чувств.

Следующие приобретения для эффективной скоротечной адаптивности вновь связаны с чувствительностью, но уже совершенно другого рода. С одной стороны, это внутренние рецепторы. Активный организм должен знать, чего ему хочется или в чём он остро нуждается. Любому организму обычно хочется поесть и размножиться, а в сложном случае ещё и заранее занять оптимальную (экологическую, социальную и т. п.) нишу для эффективного осуществления двух первых процессов. С другой стороны, необходима информация и о состоянии органов, реализующих ответы на внешние воздействия. Эффекторные органы должны иметь собственную систему рецепторов, которые будут информировать нервный центр о своём состоянии на текущий момент. Нервная система нужна не только для получения дифференциальной информации из внешнего мира, но и для адекватного ответа на неё. Утратив неспецифичность реакций, организм приобретает феноменальную способность приспосабливаться к изменяющейся среде. Чем детальнее информация

31

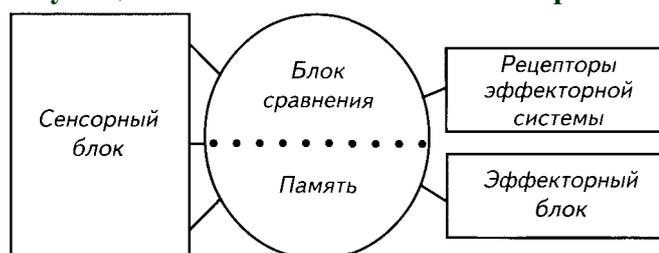
от органов чувств и точнее адаптирующий ответ, тем приспособленнее оказывается организм.

С такой нервной системой животное недорогой ценой приобретает высокие адаптивные возможности. До тех пор пока нет внешнего стимула, нервная система «молчит» и не требует особых расходов на своё содержание. Как только ситуация меняется, она её воспринимает и отвечает направленной активностью эффекторных органов. По этим принципам живут многие нематоды, свободноживущие плоские и круглые черви, кишечнорастворимые, иглокожие и многие другие организмы. Такая организация в стабильной среде вполне достаточна, и к ней, конечно, функционально, стремятся многие обладатели развитой нервной системы.

Однако наша планета — не идеальное место для тех, кто постоянно вынужден кого-то съесть и как-то переносить свой бесценный геном в следующее поколение. Окружающая среда постоянно меняется, и простых адаптивных реакций бывает недостаточно. К счастью, изменения среды подчиняются неким физическим и планетарным законам. Имея возможность сравнивать информацию из внешнего мира во времени, организм получает важное преимущество — опыт предыдущей жизни. Сравнение событий во времени, а не мимолетных сигналов от различных органов чувств — совершенно новая способность, которая реализуется в нервной системе. Для такого сравнения необходима память (рис. 1-5).

Память невозможна без физического носителя, который занимает некоторое пространство в организме. В нервной системе память определяется числом клеток, вовлекаемых в процесс запоминания. Чтобы запомнить что-то, надо иметь примерно 100 компактно расположенных нейронов. Это достигается уже в нервной системе актиний. Их память краткосрочна, неустойчива, но эффективна. Актиния может использовать память и противостоять элементарному обману. Если собрать актиний в природе и поместить в аквариум, то они расположатся в соответствии со своим исходным, «природным», положением. Следовательно, каждая особь запоминает, в каком направлении было ориентировано её ротовое отверстие. Ещё более сложное поведение наблюдали в экспериментах по обучению актиний. К одним и тем же щупальцам этих животных в течение 5 дней прикладывали кусочки бумаги. Актинии отправляли их в рот, проглатывали, а затем выбрасывали. Через 5 дней они перестали это делать. Однако опыт продолжили, прикладывая бумажки к другим щупальцам. На этот раз животные научились выбрасывать бумажки значительно быстрее, чем в первом случае. Этот навык сохранялся в течение 6-10 дней.

Рис. 1-5. Функциональные блоки сложной нервной системы.



В архитектуре схемы учтены разнообразные органы чувств, системы сравнения одномоментной информации и её сопоставления с предыдущим опытом, который хранится в памяти. Появление памяти и рецепторов эффекторной системы является новым этапом эволюции нервной системы. Эффекторный блок включает в себя железы, изменение концентрации нейрогормонов и мышечные ответы. Контроль за состоянием эффекторных органов достигается рецепторами эффекторной системы.

Такие эксперименты демонстрируют принципиальные отличия животных, обладающих памятью, от существ, не имеющих никаких способов сохранять информацию о внешнем мире и о себе. Память обременительна. Её надо энергетически поддерживать, «бесполезно» тратя энергию организма. Память о явлении может пригодиться, а может никогда не понадобиться. Следовательно, роскошная возможность что-либо запомнить — удел весьма «состоятельных» животных. Только сравнение разнородных сигналов с прошлым опытом позволяет сделать адекватный поведенческий выбор. Этими свойствами и обладает нервная система. Она нужна животным с высоким метаболизмом, активно адаптирующимся к внешней среде, использующим различные органы чувств, хранящим и сравнивающим свой индивидуальный опыт. Нервная система позволила увеличить скорость реагирования на внешние раздражители и повысить эффективность адаптивных реакций. Животные с нервной системой смогли обходиться обратимыми физиологическими процессами для адаптации, которые не требовали морфологической перестройки организма. Однако, получив эти преимущества, обладатели нервной системы столкнулись с новыми и неожиданными проблемами.

33

Энергетическая цена и размеры мозга

Одной из важнейших проблем, с которой сталкивается обладатель нервной системы, — биологическая стоимость этого замечательного органа. Насколько интегративные функции нервной системы окупают затраты на её содержание? Этот вопрос является ключевым в понимании направления и основных путей эволюции нервной системы животных. Абсолютные размеры мозга коррелируют с затратами на его содержание, а относительные — с долей энергетических затрат всего организма. В связи с этим логично рассматривать энергетические затраты организма на нервную систему и её размеры параллельно. По устоявшейся, но необъяснимой традиции под размерами нервной системы понимают массу головного мозга (рис. 1-6). Относительную массу вычисляют как отношение массы мозга к массе тела. Исходя из этих соотношений, определяют уровень обмена и соответствующую долю энергетических затрат на содержание нервной системы. В этих пропорциях, как правило, остаётся неучтённой масса спинного мозга, периферических ганглиев и нервов. Они так же, как и мозг, потребляют кислород и питательные вещества; общая масса спинного мозга и периферической нервной системы может существенно превышать массу головного мозга. Достаточно посмотреть на центральную нервную систему лягушки или змеи (рис. 1-7, а, г). Если добавить к спинному и головному мозгу массу периферической нервной системы, то общее количество нервной ткани будет в несколько раз больше, чем мы привыкли считать.

§ 4. Отношение массы мозга и тела

Мозг первичноводных позвоночных животных (круглоротые, хрящевые и костистые рыбы), амфибий и рептилий составляет примерно 1/10-1/40 массы всей нервной системы. Эта пропорция существенно зависит от размеров тела животного. Если животное крупное, то масса периферической нервной системы, куда входят нервы и ганглии, может более чем в 10 раз превышать размеры головного и спинного мозга вместе взятого. По-видимому, у вымерших крупных динозавров размер головного мозга был крайне мал по сравнению с таковым периферической нервной системы и мог составлять её 30-ю или даже 50-ю часть. У птиц и млекопитающих ситуация несколько иная. У птиц головной и спинной мозг обычно составляет 1/2-1/5 массы всей нервной системы. Существуют и исключения. У мелких птиц пропорция нарушается, поскольку мозг имеет огромную относительную массу, а тело весит всего несколько граммов.

Рис. 1-6. Отношение *масса мозга/масса тела* у различных животных.



Мозг/ тело

Колибри	1/12
Мышь	1/26
Крыса	1/28
Крот	1/34
Белка	1/36
Летучая мышь	1/40
Ленивец	1/100
Горилла	1/100
Голубь	1/100
Пчела	1/130
Афалина	1/140
Олень	1/150
Орёл (могильник)	1/160
Шакал	1/200
Собака	1/250
Кролик	1/300
Одиночная оса	1/300
Овца	1/350
Лошадь	1/400
Тапир	1/500
Слон	1/500
Лягушка	1/750
Страус	1/800
Морж	1/850
Лев	1/1000
Тигр	1/1200
Бегемот	1/1500
Жираф	1/1700
Кашалот	1/3500
Жук-плавунец	1/4000
Фи н вал	1/10000
Синий кит	1/20000

Рис. I-7. Сравнительные размеры спинного и головного мозга у животных различных групп.

Головной и спинной мозг почти равны по массе у лягушки (а); у зелёной мартышки и игрунки масса головного мозга намного превышает массу спинного (б, в). Спинной мозг змеи по размерам и массе во много раз превышает головной мозг (г).



Приматы (мелкие)	1/40
Полёвка (мышь)	1/47
Человек	1/50
Бурозубка	1/50
Домашняя кошка	1/80

36

Одним из рекорсменов в этой области является колибри. Масса мозга колибри составляет 1/12 массы тела. Для птиц и млекопитающих это рекордное отношение, поскольку оно больше только у ново-рождённого ребёнка (1/7), но новорождённый не может самостоятельно выжить. Колибри считается животным с максимальной относительной массой мозга (см. рис. I-6). Однако в этих схемах не учитываются масса периферической нервной системы и её роль в метаболизме. Если добавить к мозгу колибри ещё и массу её периферической нервной системы, то общее отношение *нервная система/тело* станет 1/6.

Интересно отметить, что у многих беспозвоночных животных отношение массы мозга к массе тела ненамного отличается от этого показателя у теплокровных позвоночных. Если за головной мозг членистоногих принять головные ганглии с нейрогемальным органом, то его массе могут «позавидовать» многие позвоночные. Так, у рабочей пчелы отношение *масса головных ганглиев/масса тела* будет 1/130, у муравья — 1/140, у одиночной осы — 1/300, у майского жука и жука-плавунца — 1/4000. Иначе говоря, головные ганглии пчелы и муравья сопоставимы с относительными размерами головного мозга оленя, а одиночной осы — с мозгом льва. Вместе с тем масса туловищных ганглиев беспозвоночных почти всегда превышает массу головного мозга. Если учесть их размеры, то пропорция масса нервной системы/масса тела примет очень неожиданный вид — она достигнет уровня высших млекопитающих. Для пчёл, муравьев, одиночной осы, майского жука и плавунца она составит 1/40, 1/45, 1/100 и 1/1200 соответственно. Сопоставив эти отношения с аналогичными у приматов, мы получим неприятную «закономерность»: жуки-плавунцы и высшие приматы объединятся в общем «церебральном индексе», что подчеркнёт сомнительную ценность этого параметра для оценки интеллекта. Массовые отношения тела и мозга только косвенно отражают основные тенденции эволюции мозга.

У млекопитающих отношение массы мозга к массе периферической нервной системы имеет ряд особенностей. Головной и спинной мозг в этой группе может превышать массу всей остальной нервной системы. В этом случае отношение *мозг/периферическая нервная система* может изменяться в пределах от 3/1 до 1/5. Причины таких колебаний скрываются в размерах тела и мозга млекопитающих. Землеройки имеют небольшую массу тела и незначительные размеры периферической нервной системы, отношение *мозг/периферическая нервная система* будет у них около 3/2. Однако мозг землероек относительно массы тела очень велик, что принципиально меняет вид пропорции. Общее отношение *нервная система/тело* с учётом периферической нервной системы станет примерно 1/7.

37

Совершенно иная ситуация у крупных млекопитающих. Хоботные и китообразные имеют огромный мозг (см. рис. 1-6) и огромную массу тела. Для обслуживания столь крупного тела необходима крайне развитая периферическая иннервация. Приблизительное отношение *мозг/периферическая нервная система* приближается к 1/2. Это значит, что у кита-финвала общая масса нервной системы может превышать 20 кг. Для оценки реальных размеров всей нервной системы необходимо учитывать несколько параметров одновременно. Первым параметром является абсолютная масса мозга, вторым — масса периферической нервной системы, третьим — масса тела животного. Только учёт всех перечисленных параметров даст реальную долю энергетических затрат на содержание мозга. Масса головного мозга различных животных представлена в табл. 1.

Из табл. 1 видно, что мозг млекопитающих может различаться по массе в 10 000 раз. Это разнообразие соответствует разнообразию размеров животных. Однако каждый вид весьма неоднороден. Он состоит из подвидов и пород, которые имеют существенные различия

Таблица 1. Абсолютная масса головного мозга у животных разных видов

Вид	Масса, г
Жаба-повитуха (<i>A. obstetricans</i>)	0,04
Жаба обыкновенная (в. <i>vulgaris</i>)	0,07
Гадюка обыкновенная (<i>V. berus</i>)	0,10
Пипа (<i>P. pipiens</i>)	0,12
Зелёная ящерица (<i>L. viridis</i>)	0,12
Лягушка зелёная (<i>R. viriscens</i>)	0,15
Мышь полевая (<i>M. agrarius</i>)	0,20
Лягушка-бык (<i>R. catesbeiana</i>)	0,25
Черепаша водяная (<i>E. orbicularis</i>)	0,25
Бурая лягушка (<i>R. chensinensis</i>)	0,27
Геккон обыкновенный (<i>G. gekko</i>)	0,27
Игуана (<i>I. iguana</i>)	1,44
Крыса серая (<i>R. rattus</i>)	1,60
Крыса пасюк (<i>R. norvegicus</i>)	2,30
Морская свинка (<i>C. cobaya</i>)	4,70
Колонок (<i>M. arctica</i>)	5,00
Аллигатор (<i>A. mississippiensis</i>)	8,00

Продолжение таблицы 1

Вид	Масса, г
Кролик (<i>O. cuniculus</i>)	9,30
Медленный лори (<i>N. tardigradus</i>)	12,00
Зяц-русак (<i>L. europaeus</i>)	15,30
Крокодил (<i>C. americanus</i>)	15,60
Кошка домашняя (<i>F. domesticus</i>)	25,00
Лемур (<i>L. brunus</i>)	26,00
Шакал (<i>T. mesomelas</i>)	45,00
Собака обыкновенная (<i>C. familiaris</i>)	65,00
Рысь рыжая (<i>L. rufus</i>)	65,00
Макака-резус (<i>M. rhesus</i>)	80,00
Мангобей (<i>C. fuliginosis</i>)	100,00
Волк (<i>C. lupus</i>)	120,00
Павиан-сфинкс (<i>P. sphinx</i>)	135,00
Баран (<i>O. aries</i>)	140,00
Тапир (<i>T. americanus</i>)	170,00
Гамадрил (<i>P. hamadryas</i>)	200,00
Медведь-гризли (<i>U. horribilis</i>)	230,00
Лев (<i>P. leo</i>)	240,00
Тигр (<i>P. tigris</i>)	270,00
Шимпанзе (приматы) (<i>P. troglodytes</i>)	355,00
Орангутан (<i>P. pygmaeus</i>)	370,00
Осёл (<i>E. asinus</i>)	385,00
Бык (<i>B. taurus</i>)	490,00
Лошадь (<i>E. caballus</i>)	530,00
Гиппопотам (<i>H. amphibius</i>)	580,00
Жираф (<i>G. camelopardalis</i>)	680,00
Верблюд (<i>C. dromedarius</i>)	760,00
Горилла (<i>G. gorilla</i>)	940,00
Морж (<i>O. rosmarus</i>)	1120,00
Человек (<i>H. sapiens</i>)	1350,00
Морская свинья (<i>P. phocaena</i>)	1550,00
Белуха (<i>D. leucas</i>)	2350,00
Слон индийский (<i>E. indicus</i>)	4700,00
Синий кит (<i>B. musculus</i>)	6800,00
Финвал (<i>B. physalus</i>)	7200,00
Кашалот (<i>P. catodon</i>)	9200,00

39

как по размерам тела, так и по объёму мозга. Примером таких различий могут служить собаки. Их мозг может различаться по массе в несколько раз. Самая маленькая масса мозга собаки, которая была описана в литературе, составляла 41,5 г, а самая большая — 212 г (Петропавловский, 1904). Табл. 2 поясняет внутривидовую изменчивость мозга собак.

Таблица 2. Средние величины массы головного мозга породистых и беспородных собак

Объект сравнения	Масса, г
Масса мозга	
минимальная	41,5
максимальная	212,0
средняя	
беспородных собак	73,2
породистых собак	92,8
сук	76,9
кобелей	85,0

Показательно процентное соотношение массы мозга и массы тела. Минимальное соотношение 0,2 выявлено у крупных собак, масса тела которых составляет 28-44 кг. Для особей с массой меньше 2,5 кг оно увеличивается до 2,9. Следовательно, масса мозга по отношению к единице массы тела уменьшается в соответствии с увеличением размеров животного. Однако у щенков и взрослых собак одной и той же породы отношение массы мозга к массе тела практически одинаково. Это отличает индивидуальное развитие собак от развития мозга обезьян и человека. У обезьян и человека плод рождается с большим мозгом и маленькой массой тела, а затем масса тела возрастает намного быстрее, чем мозг. Головной мозг подвержен половому диморфизму. У самок мозг обычно на 10-12 г меньше, чем у самцов. Суки обычно мельче, чем кобели, а их относительная масса мозга больше.

Весьма любопытны различия в этом плане породистых и беспородных собак. Средняя масса мозга в выборках беспородных собак колеблется от 42 до 118 г, а породистых — от 41,5 до 212 г. Породистые животные имеют большую амплитуду изменчивости головного мозга, чем беспородные. По-видимому, у одичавшей в Австралии собаки Динго мозг ещё более однороден по массе, чем у беспородных городских собак. Возврат к природным формам уменьшает искусственно

40

созданное разнообразие. Надо отметить, что у породистых собак относительная масса мозга почти в 2 раза меньше, чем у беспородных.

Существует индивидуальная изменчивость размеров мозга у различных видов в природе. В специальных исследованиях на 25 зайцах-русаках (*Lepus europaeus*), проведённых в Польше, показана существенная изменчивость мозга. При средней массе мозга 15,3 г были найдены особи с мозгом массой 12 и 17 г. Известны вариации в массе мозга у приматов, хищных, копытных и сумчатых; они обычно не превышают 20-24%. Сходная изменчивость обнаружена и в массе мозга птиц, которые обитают в Европе и Америке (Lefebvre *et al.*, 1997).

§ 5. Энергетические расходы нервной системы

Сопоставив размеры мозга и размеры тела животных, легко установить закономерность, по которой увеличение размеров тела чётко коррелирует с увеличением размеров мозга (см. табл. 1; табл. 3). Однако мозг является только частью нервной системы и не может рассматриваться отдельно от спинного мозга и периферической нервной системы. Масса одного мозга очень условно отражает энергетические затраты организма. Баланс между затратами на работу и приобретёнными результатами составляет суть работы нервной системы и затрагивает краеугольные принципы организации мозга, которые определили эволюцию нервной системы и стратегий поведения.

Общий баланс энергетических затрат складывается из нескольких компонентов. Рассмотрим компоненты нервной системы, которые постоянно находятся в активном состоянии. К ним относятся все периферические отделы, поддерживающие тонус мускулатуры, контролирующие дыхание, пищеварение, кровообращение и т. д. Понятно, что отключение одной из таких систем приведёт к гибели организма. Нагрузка на эти системы постоянна, но не стабильна. Она меняется в зависимости от поведения. Если животное начинает питаться, то активность пищеварительной системы возрастает и расходы на содержание её нервного аппарата увеличиваются. Аналогично повышаются расходы на иннервацию и контроль за скелетной мускулатурой, если животное активно. Колебания этих энергозатрат относительно невелики, так как тонус мускулатуры или активность кишечника организм вынужден поддерживать и в состоянии покоя. Следовательно, работа периферических систем требует постоянных затрат, которые возрастают с повышением активности организма.

Совершенно иная ситуация складывается с энергетическими затратами головного мозга. Головной мозг всегда активен независимо от состояния организма. Это связано с фундаментальными свойствами

41

Таблица 3. Абсолютная (средняя) масса тела различных животных

Вид	Масса, кг
Крошечная бурозубка (<i>S. minutissimus</i>)	0,003
Малая бурозубка (<i>S. minutus</i>)	0,005
Колибри (<i>C. latirostris</i>)	0,0013
Мышь домовая (<i>M. musculus</i>)	0,021
Хомячок золотистый (<i>O. nuttali</i>)	0,023
Обыкновенный перепел (<i>C. coturnix</i>)	0,1
Ласка (<i>M. nivalis</i>)	0,13
Чибис (<i>V. vanellus</i>)	0,22
Неясыть обыкновенная (<i>S. aluco</i>)	0,5
Ёж (<i>E. europaeus</i>)	1,2
Ондатра (<i>O. zibethicus</i>)	1,5
Карп (<i>C. carpio</i>)	2
Кролик (<i>O. cuniculus</i>)	2,5
Аист (<i>C. ciconia</i>)	4,5
Трёхпалый ленивец (<i>B. tridactylus</i>)	5
Девятиполосный броненосец (<i>D. novemcinctus</i>)	6
Сурок (<i>M. bobac</i>)	7
Коала (<i>P. cinereus</i>)	16
Человек (<i>H. sapiens</i>)	75
Леопард (<i>P. pardus</i>)	80
Страус (<i>S. camelus</i>)	80
Орангутан (<i>P. pygmaeus</i>)	100
Лев (<i>P. leo</i>)	250
Морская свинья (<i>P. phocaena</i>)	340
Тигр (<i>P. tigris</i>)	350
Шимпанзе (<i>P. troglodytes</i>)	450
Афалина (<i>G. truncatus</i>)	780
Морж (<i>O. rosmarus</i>)	950
Жираф (<i>G. camelopardalis</i>)	1200
Носорог черный (<i>D. bicornis</i>)	2 000
Морской слон (<i>M. leonia</i>)	3 500
Слон индийский (<i>E. maximus</i>)	5 000
Слон африканский (<i>L. africana</i>)	6 000
Косатка (<i>O. orca</i>)	6 500
Финвал (<i>B. physalus</i>)	76 000
Синий кит (<i>B. musculus</i>)	135 000

42

нервной системы. Нейроны только тогда могут хранить информацию, когда могут её передавать. Поддержание как наследуемой (видоспецифической), так и приобретённой памяти всегда крайне энергозатратно. Многие органы чувств работают по принципу модуляции постоянно проходящего сигнала, что тоже требует постоянных расходов.

Иначе говоря, существуют постоянные базовые затраты на поддержание активности головного мозга. Однако существует и значительная вариабельность потребления энергии мозгом в разных физиологических состояниях. Если животное находится в состоянии относительного покоя, то мозг потребляет минимальное количество энергии, которое расходуется на поддержание необходимых физиологических функций. Если животное активно добывает пищу, избегает опасности или размножается, то затраты организма на содержание мозга существенно увеличиваются.

Следовательно, энергетические затраты в нервной системе следует разделять на постоянные и временные. К постоянным следует отнести работу головного мозга в состоянии покоя, поддержание памяти, внутренних и внешних рецепторов и эффекторов периферической нервной системы. К переменным затратам следует относить то повышение потребления энергии мозгом, которое происходит при активном решении животным задач питания, размножения и выживания. Это не значит, что животное то спит, то борется за жизнь. Процессы не столь контрастны. Они «переплетены», но сытая и сонная львица затрачивает на содержание

своего мозга намного меньше, чем голодная и во время охоты. Тем более это не значит, что энергетические затраты на содержание мозга имеют одинаковый характер у животных разных систематических групп. Метаболизм теплокровных и холоднокровных позвоночных глубоко различается по уровню обменных процессов и затратам на поддержание работы нервной системы. Для первичноводных позвоночных характерны относительно небольшой головной мозг, но высокоразвитый спинной мозг и периферическая нервная система. У ланцетника головной мозг не имеет четкой анатомической границы со спинным и идентифицируется только по топологическому положению и цитологическим особенностям строения. У других первичноводных — круглоротых, хрящевых, лопастепёрых, лучепёрых и костистых рыб — головной мозг небольшой по отношению к размерам тела (см. рис. 1-7). В этих группах доминирует периферическая нервная система. Она, как правило, в несколько десятков, а то и в сотни раз больше головного и спинного мозга вместе взятого. Более того, если принять массу головного мозга за единицу, то масса спинного мозга будет в среднем составлять от 1 до 30 таких единиц. Иначе говоря, масса спинного

43

мозга обычно больше, чем головного, или равна ей. Следовательно, большую часть энергетических расходов в нервной системе первичноводных животных следует считать постоянными. Небольшой мозг даже в состоянии высокой активности не может существенно повлиять на изменение энергетических затрат.

Примером могут служить акулы-няньки. При массе тела около 20 кг их головной мозг весит только 7-9 г, спинной мозг — 15-20 г, а вся периферическая нервная система по приблизительным оценкам весит около 250-300 г. Понятно, что головной мозг составляет только 3% массы всей нервной системы. Допустим, что потребление энергии мозгом активного животного увеличилось в 3 раза. Это изменение всё равно будет ничтожно малым на фоне постоянной активности периферической нервной системы. Данный пример показывает, что большая доля энергетических затрат первичноводных животных приходится на периферическую нервную систему.

Таким образом, маленькие первичноводные животные с относительно большой нервной системой легко осуществляют мобилизацию организма при смене форм поведения. Избегание опасности, поиск добычи, преследование конкурирующей особи происходят в любой последовательности, прекращаются и начинаются почти мгновенно. Все, кто содержал аквариумных рыбок, много раз наблюдал подобную активность. Небольшому организму достаточно влияния нервной системы для быстрого изменения поведения. У крупных первичноводных животных головной мозг относительно мал и не может быстро мобилизовать животное прямым действием нервной системы, тем более что поведение в основном детерминировано. Нервная система практически не может ничего добавить к врождённым формам поведения, поэтому её участие в изменении формы поведения сигнальное. Нервная система только сообщает организму о необходимости изменить форму поведения.

Следовательно, нужен простой и недорогой механизм запуска специфического поведения. С одной стороны, он должен быть зависимым от нервной системы и при этом влиять сразу на весь организм. С другой стороны, он должен продолжать действовать продолжительное время и оказывать вторичное влияние на саму нервную систему. Такой механизм запуска врождённых форм поведения сложился у животных ещё на заре появления хордовых. Это нейроэндокринная система с центральной регуляцией через головной мозг.

Действительно, большая часть эндокринных желёз позвоночных контролируется гипофизом и гипоталамусом. Их активность регулирует гормональный статус животных и часто предопределяет выбор конкретной формы поведения. Для первичноводных энергетические

44

затраты на содержание небольшого мозга невелики. Роль мозга сводится к управлению телом и генерализованному запуску врождённых форм поведения, поэтому ожидать сложной и индивидуализированной активности от сельди, акулы, ската или многопёра не приходится. «Недорогая» нервная система с инертной гормональной регуляцией врождённого набора форм поведения кажется небольшим достижением эволюции. Тем не менее именно эта простая схема регуляции поведения и дала позвоночным те необычайные преимущества, которые мы можем наблюдать у видов, переживших все катаклизмы истории Земли.

Сам факт существования ланцетника, круглоротых, пластиножаберных и химерообразных свидетельствует об «успехе» нервной системы первичноводных позвоночных. Описанные принципы работы их нервной системы оказались достаточно эффективными для выживания в самых разнообразных условиях. Невысокие расходы на содержание нервной системы предопределены врождённой детерминацией поведения. Его конкретная реализация осуществляется при помощи эндокринных механизмов, которые позволяют решать довольно однотипный круг задач адаптации и выживания. В этой схеме есть и уязвимые места. При такой организации энергетическая цена мозга невысока, но и результат его использования столь же скромный. Конкретное животное с его ограниченным персональным опытом имеет небольшую ценность в масштабах всего вида. Это связано с тем, что отсутствие способов накопления опыта, продолжительной памяти и механизмов информационных контактов между особями нивелирует слабые следы индивидуальной адаптации.

У наземных позвоночных значение нервной системы существенно больше. Выход на сушу поставил бывших первичноводных в крайне сложную ситуацию. Органы чувств и мозг были прекрасно приспособлены к работе в водной среде, но она мало походила на наземные условия обитания. Новые требования к нервной системе были продиктованы низким сопротивлением среды, увеличением массы собственного тела, хорошим распространением запахов, звуков и электромагнитных волн. Эти новые условия стали стимулом для развития соответствующих отделов нервной системы. На границе сред сформировались весьма специфические органы движения — конечности. Их функционирование невозможно без управления со стороны нервной системы. Изменились требования к вестибулярному аппарату. Если в воде упсть невозможно, то на поверхности Земли такие неприятности неизбежны. Гравитационное поле предъявило крайне жёсткие требования к системе соматических рецепторов и к вестибулярному аппарату. Резкое

повышение требований к координации

45

работы мускулатуры тела и конечностей привело к интенсивному развитию соматических отделов спинного, заднего и продолговатого мозга. Дыхание атмосферным воздухом, изменение водно-солевого баланса и механизмов пищеварения обусловили развитие специфических систем контроля этих функций со стороны мозга и периферической нервной системы.

Особенно глубоким изменениям подверглись органы чувств. Дистантные рецепторы стали намного более эффективными и «дально-действующими» в воздушной среде, но их усложнение неизбежно вело к развитию аналитического аппарата — мозгового представительства. Следствием стало увеличение размеров среднего и переднего мозга. Нейрогормональная регуляция у современных земноводных имеет большое значение, но относительные размеры промежуточного мозга с выходом на сушу их предков заметно уменьшились. Уже не только гормоны могут оказывать решающее и пролонгированное влияние на поведение, средне- и переднемозговые центры, связанные с обонянием, зрением и слухом, могут так же эффективно воздействовать на смену форм поведения, как и гормональная регуляция.

Следовательно, роль мозга после выхода на сушу существенно возросла. Эти изменения сказались на массе центральной и периферической нервной системы. У наземных животных её масса всегда больше, чем у первичноводных обитателей идентичных размеров. Увеличение массы нервной системы относительно массы всего тела привело к нескольким последствиям.

Во-первых, возросла общая масса периферической нервной системы. Это увеличение было весьма заметным. Основной прирост пришёлся на иннервацию конечностей, кожную чувствительность, органы дыхания и черепно-мозговые нервы. Такое масштабное увеличение сенсорных входов, по-видимому, привело к многократному росту относительных размеров периферической иннервации. Вполне естественно, что в определённый момент истории произошло смещение метаболического баланса нервной системы в сторону периферических отделов.

Во-вторых, произошло увеличение размеров спинного мозга. Поскольку он выполняет функции интегративного центра периферической нервной системы, его преобладание над головным мозгом было неизбежным следствием выхода животного на сушу. На морфологии спинного мозга особенно сказались развитие конечностей. Сформировались специальные спинномозговые утолщения и даже специализированные центры управления в заднем и продолговатом мозге. У крупных динозавров эти отделы превысили размеры головного мозга, хотя и выполняли примитивные функции управления работой мышц. Даже

46

если сравнить современных амфибий и рептилий, то станет понятной общая тенденция изменения размеров спинного и головного мозга при освоении сложной системы наземных движений. У геккона-токо головной мозг по массе равен мозгу бурой лягушки и составляет 0,27 г при сходных размерах тела. Однако спинной мозг бурой лягушки имеет массу 0,15 г, а геккона — уже 0,37 г.

Вполне понятно, что относительно простые движения лягушки принципиально отличаются от весьма совершенной локомоции геккона. Двукратная разница в размерах спинного мозга только подтверждает глубину различий в системе управления движениями. Если сравнить «индекс цефализации» у этих видов, то он окажется одинаковым, что уже крайне сомнительно. При сравнении аналогичных индексов спинного мозга и применении излюбленного отношения *головной мозг/ спинной мозг* «бедный» геккон-токо окажется церебральным изгоем даже среди амфибий. Из этого примера вытекает очевидный вывод о неприемлемости использования количественных «индексов цефализации», которые являются непременным атрибутом любых нейробиологических теорий эволюции. Тем не менее в процессе эволюции происходило относительное увеличение размеров головного мозга, что видно из соотношения *головной мозг/спинной мозг*, которое представлено в табл. 4 и на рис. 1-7. Вполне понятно, что табл. 4 показывает только общую грубую тенденцию и не является безусловной закономерностью или поводом для создания теорий.

В-третьих, увеличился и сам головной мозг. Его рост был вызван увеличением мозгового представительства анализаторов различных типов. В первую очередь это были моторные, соматомоторные, зрительные, слуховые и обонятельные центры. Дальнейшее развитие получила система связей между различными отделами мозга. Они стали основой для быстрого сравнения активностей специализированных анализаторов. Параллельно развились внутренний рецепторный комплекс и сложный эффекторный аппарат. Синхронизированное управление дистантными рецепторами, сложной мускулатурой и внутренними органами невозможно без ассоциативных центров. Они возникали в процессе эволюции неоднократно и на базе различных отделов головного мозга.

С появлением теплокровности требования к нервной системе стали возрастать. Любое повышение метаболизма приводит к увеличению потребления пищи и соответственно к её активному поиску. Совершенствование приёмов добывания пищи и постоянная экономия энергии — актуальные условия выживания животного с высоким метаболизмом. Для этого необходим мозг с развитой памятью и

47

Таблица 4. Отношение массы головного мозга к массе спинного мозга

Вид	Головной мозг/ спинной мозг
Пятнистая саламандра (хвостатые амфибии)	0,9
Травяная лягушка (бесхвостые амфибии)	1
Бык (млекопитающие)	1,5
Карп (костные рыбы)	2
Петух (птицы)	2
Кролик (млекопитающие)	2
Броненосец (млекопитающие)	2,8
Ёж (млекопитающие)	4
Кошка (млекопитающие)	4
Летучая мышь (млекопитающие)	6
Макака (млекопитающие)	8
Дельфин (млекопитающие)	18-23
Человек (млекопитающие)	26

механизмами принятия быстрых и адекватных решений. Активное регулируется более активным. Мозг должен работать с заметным опережением складывающейся ситуации, от этого зависят выживание и успех конкретного вида. Однако повышение метаболизма мозга приводит к неизбежному возрастанию затрат на его содержание. Возникает замкнутый круг: теплокровность требует усиления обмена, которое может быть достигнуто ещё большим повышением метаболизма нервной системы. Иначе говоря, успех теплокровных напрямую зависит от эффективности работы нервной системы. В реальной ситуации эта связь не столь прямолинейна, но общая тенденция сохраняется практически всегда.

Для теплокровных животных размер тела становится критичным. Небольшие животные вынуждены постоянно решать основную, но не единственную задачу — искать пищу. Мелкие насекомоядные съедают ежедневно огромное количество пищи. Бурозубка ежедневно потребляет пищи в несколько раз больше массы собственного тела. В похожей ситуации находятся мелкие летучие мыши и птицы. У многих небольших животных возникли механизмы защиты организма от перерасхода энергии — торпидность. В этом состоянии колибри снижают метаболизм, частоту дыхания и температуру тела. На несколько часов животное впадает в своеобразную спячку, которая нужна для экономии энергии. Иначе говоря, мелкие теплокровные могут находиться в

48

двух основных состояниях: гиперактивности либо спячки. Промежуточное состояние малоэффективно, поскольку энергетические расходы не компенсируются поступающей пищей. Даже в случае её избытка промежуточное состояние достигает только долей процента основных форм поведения.

Крупные теплокровные справляются с этой проблемой различными способами. Всем известна длительная зимняя псевдоспячка медведей, которая позволяет не расходовать энергию большую часть неблагоприятного периода. В отношении экономии энергии ещё более демонстративно поведение кошачьих. Львы, гепарды, тигры и пантеры основное время проводят в полудрёме, как и домашние кошки. Подсчитано, что кошачьи около 80% времени неактивны, а 20% тратят на поиск добычи, размножение и выяснение внутривидовых отношений. В физиологии крупных млекопитающих торпидность вообще невозможна, а спячка не означает почти полной остановки жизненных процессов, как у небольших млекопитающих, амфибий и рептилий. Пассивность крупных животных несколько иная. Бездеятельность, связанная с экономным расходом энергии, имеет жёсткий функциональный характер, но она воспринимается сторонними наблюдателями как «отдых», «развлечение» или даже «лень». У млекопитающих меняется соотношение массы нервной системы и тела. Несмотря на сложную кинематику движения, спинной мозг составляет скромную долю всей нервной системы (см. табл. 4). Зато размеры головного мозга и периферической нервной системы существенно возрастают.

Мозг таких небольших насекомоядных, как американский крот-скалёпус (*Scalopus aquaticus*) или короткохвостая бурозубка (*Blarina brevicauda*), имеет массу 1/34 и 1/50 массы всего тела. В этих же пределах колеблется отношение *масса мозга/масса тела* у луговой полёвки (*Arvicola argestis*) — 1/47, гудзонской белки (*Sciurus hudsonicus*) — 1/36, обычной домашней мыши (*Mus musculus*) — 1/50 и у мыши Вагнера (*Mus wagneri*) — 1/45. Спинной мозг у этих животных обычно составляет 1/4-1/6 массы мозга. Периферическая нервная система мелких млекопитающих, как уже отмечалось, может составить примерно 2/3 массы головного и спинного мозга. Это позволяет довольно приблизительно определить реальные общие размеры нервной системы у грызунов и насекомоядных. По-видимому, их нервная система составляет 1/17-1/25 массы всего тела. Это означает, что она потребляет очень большую часть всей энергии организма.

У более крупных млекопитающих отношение *масса нервной системы/масса тела* увеличивается в пользу тела. Для рукокрылых вампиров (*Desmodus rotundus*) оно составляет 1/40, ленивцев (*Choloepus hofmanni*) — 1/100, оленя (*Cervus elaphus*) — 1/150, белого медведя

49

(*Thalarctos marinus*) — 1/250, льва (*Panthera leo*) — 1/300, тапира (*Tapirus americanus*) — 1/500 и гиппопотама

(*Hippopotamus amphibius*) — 1/1500. При увеличении массы тела доля нервной системы как отдельного органа существенно падает. Вместе с уменьшением относительных размеров нервной системы снижается и доля потребляемой ею энергии. В связи с этим крупное животное с большим мозгом находится в более благоприятном положении, чем небольшое. Для маленьких «головастики» неизбежны переход на высококалорийную пищу и повышенный уровень метаболизма. Энергетические затраты на содержание мозга складываются из потребления кислорода, питательных веществ и поддержания водно-солевого баланса.

§ 6. Потребление мозгом кислорода

Совершенно неверно связывать интенсивность метаболизма мозга с общим потреблением кислорода организмом (Шмидт-Ниельсен, 1982). Действительно, у землеройки потребление кислорода на 1 кг массы тела составляет 7,4 л/ч, а у слона — 0,07 л/ч. Однако это общее потребление кислорода, которое различается на порядки в разных частях тела как слона, так и буроzubки. Более того, у животных с разной биологией величина потребления кислорода одинаковыми органами тела также значительно различается. Представления о пропорциональном изменении потребления кислорода мозгом остаются странным заблуждением. Если у любого млекопитающего потребление кислорода мозгом становится меньше 12,6 л/(кг·ч), наступает смерть. При таком уровне кислорода мозг может сохранять активность только 10-15 с. Через 30-120 с угасает рефлекторная активность, а спустя 5-6 мин начинается гибель нейронов. Иначе говоря, собственных ресурсов у нервной ткани практически нет. Ни у землеройки, ни тем более у слона не было бы никаких шансов выжить, если бы потребление кислорода мозгом не обеспечивалось специальными механизмами. Мозг получает кислород, воду с растворами электролитов и питательные вещества по законам, не имеющим никакого отношения к интенсивности метаболизма других органов. Величины потребления всех «расходных» компонентов относительно стабильны и не могут быть ниже определённого уровня, который обеспечивает функциональную активность мозга.

Надо отметить, что мозг часто оказывает решающее влияние на метаболизм всего животного. Энергопотребление мозга не может быть ниже определённой величины. Обеспечение этого уровня достигается в разных систематических группах изменением скорости кровообращения в сосудах нервной системы. Причиной этих различий являются изменения числа капилляров в 1 мм³ ткани мозга. Конечно, в разных

50

отделах мозга протяжённость капилляров может существенно различаться. В зависимости от физиологической нагрузки просвет капилляров также может динамически изменяться. Тем не менее этот весьма усреднённый показатель освещает причины увеличения частоты сердечных сокращений у мелких млекопитающих. Чем меньше капиллярная сеть мозга, тем больше должна быть скорость кровотока, чтобы обеспечить необходимый приток кислорода и питательных веществ. Увеличить обмен можно за счёт частоты сердечных сокращений, дыхания и скорости потребления пищи. Это и происходит у мелких млекопитающих.

Сведения о плотности расположения капилляров в головном мозге животных весьма отрывочны. Однако существует общая тенденция, показывающая эволюционное развитие капиллярной сети мозга. У прудовой лягушки длина капилляров в 1 мм³ ткани мозга составляет около 160 мм, у цельноголовой хрящевой рыбы — 500, у акулы — 100, у амбистомы — 90, у черепахи — 350, у гаттерии — 100 мм, у землеройки — 400, у мыши — 700, у крысы — 900, у кролика — 600, у кошки — 900, у собаки — 900, а у приматов и человека — 1200-1400 мм. Надо учесть, что при сокращении длины капилляров площадь их контактной поверхности с нервной тканью уменьшается в геометрической прогрессии. Это свидетельствует о том, что для сохранения минимального уровня снабжения мозга кислородом у землеройки сердце должно сокращаться в несколько раз чаще, чем у приматов и человека. Действительно, для человека эта величина составляет 60-90 в минуту, а для землеройки — 130-450. Масса сердца землеройки должна быть пропорционально больше. Она составляет у человека около 4%, у капуцина — 8%, а у землеройки — 14% массы всего тела. Следовательно, одним из ключевых органов, определяющих метаболизм животных, является мозг.

Попробуем оценить реальную долю энергии, потребляемой организмом животных с различной массой мозга и тела. Большая относительная масса нервной системы мелких млекопитающих предъявляет высокие требования к уровню метаболизма самого мозга. Расходы на его содержание сопоставимы с расходами на содержание мозга человека, которые хорошо исследованы. Базовое потребление мозгом человека питательных веществ и кислорода составляет примерно 8-10% всего организма. Когда организм неактивен, эта величина более или менее постоянна, хотя может существенно колебаться у крупных и мелких представителей данного вида. Однако даже эта величина непропорционально велика. Мозг человека составляет 1/50 массы тела, а потребляет 1/10 всей энергии — в 5 раз больше, чем

51

любой другой орган. Это несколько заниженные цифры, поскольку только потребление кислорода составляет 18%. Прибавим и расходы на содержание спинного мозга и периферической системы и получим примерно 1/7. Следовательно, в неактивном состоянии нервная система человека потребляет около 15% энергии всего организма. Теперь рассмотрим ситуацию с активно работающими мозгом и периферической нервной системой. По самым скромным оценкам, энергетические затраты одного головного мозга возрастают более чем в 2 раза. Учитывая генерализованное повышение активности всей нервной системы, можно уверенно предположить, что около 25-30% всех расходов организма приходится на её содержание (рис. 1-8).

Нервная система млекопитающих оказывается крайне «дорогим» органом, поэтому чем меньше времени мозг работает в интенсивном режиме, тем дешевле обходится его содержание. Проблема решается по-разному. Один из способов связан с минимизацией времени интенсивного режима работы нервной системы. Это достигается большим набором врождённых, инстинктивных программ поведения, которые хранятся в мозге как набор инструкций. Инструкции для различных форм поведения нуждаются только в небольших коррекциях для конкретных условий. Мозг почти не используется для принятия индивидуальных решений,

основанных на личном опыте животного. Выживание становится статистическим процессом применения готовых форм поведения к конкретным условиям среды. Энергетические затраты на содержание мозга становятся ограничителем интеллектуальной активности для мелких животных.

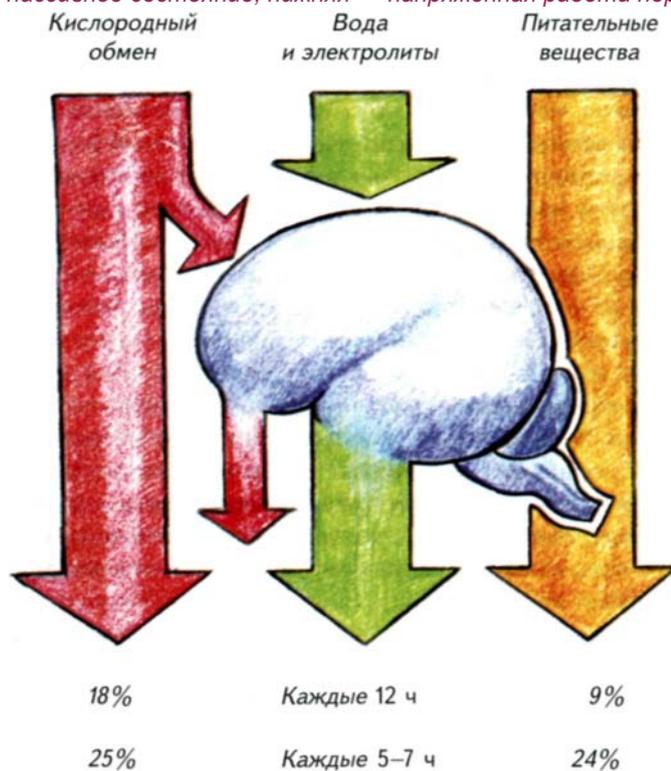
Например, допустим, что американский крот-скалэгус решил попользоваться своим мозгом, как приматы или человек. Рассмотрим исходные условия. Крот массой 40 г обладает головным мозгом массой 1,2 г и спинным мозгом вместе с периферической нервной системой массой примерно 0,9 г. Имея нервную систему, составляющую более 5% массы тела, крот затрачивает на её содержание около 30% всех энергетических ресурсов организма. Если он задумается над решением шахматной задачи, то расходы его организма на содержание мозга удвоятся, а сам крот моментально погибнет от голода. Даже если крот затолкнёт в кишечник бесконечного дождевого червя из чёрной икры, то он всё равно погибнет. Мозгу будет нужно столько энергии, что возникнут неразрешимые проблемы со скоростью получения кислорода и доставки исходных метаболических компонентов из желудочно-кишечного тракта. Появятся аналогичные трудности с выведением продуктов метаболизма нервной системы и её элементарным охлаждением. Таким образом, мелкие насекомоядные и грызуны обречены не стать шахматистами. Их мозг

52

инстинктивен, а энергетические проблемы его содержания ставят непреодолимые барьеры для развития индивидуального поведения. На индивидуальном уровне может возникнуть только вариативность применения врождённых программ поведения.

Рис. I-8. Обменные процессы в головном мозге приматов.

В метаболизме нервной системы можно выделить три основных динамических процесса: обмен кислорода и углекислого газа, потребление органических веществ и выделение продуктов катаболизма, обмен воды и растворов электролитов. Доля потребления этих веществ мозгом человека указана в нижней части. Обмен воды и растворов электролитов вычисляется как время прохождения всей воды организма через мозг. Верхняя строка — пассивное состояние, нижняя — напряжённая работа нервной системы.



53

Однако достаточно немного увеличить размеры тела, и возникает качественно иная ситуация. Серая крыса (*Rattus rattus*) обладает нервной системой массой примерно 1/60 массы тела. Этого уже достаточно, чтобы достигнуть заметного снижения относительного метаболизма мозга. Результаты интеллектуальных экспериментов и наблюдений за крысами не имеет смысла пересказывать, а степень индивидуализации поведения не сопоставима с таковой кротов и землероек. Очевидным преимуществом увеличения массы тела является уменьшение расходов на содержание мозга. Постоянно работающие периферические отделы не столь затратны, как мозг, поэтому увеличение массы тела приводит к относительному «удешевлению» мозга.

Следовательно, для создания индивидуализированного мозга нужно животное с достаточно большой массой тела. Иначе говоря, существует своеобразный барьер, который через размеры тела и массу мозга ограничивает способность животных к обучению и индивидуализированному поведению. Мелкое животное с большим мозгом и высокими затратами на его содержание не сможет обеспечить энергетических затрат на повышение его активности. Таким образом, решения сложных задач или глубокой индивидуализации адаптивного поведения ждать не приходится. Если животное большое, а размеры мозга относительно невелики, то допустимы существенные колебания энергетических затрат на его содержание. В этой ситуации

возможны и индивидуализация поведения, и сложные процессы научения. Однако даже у крупного животного с хорошо развитым мозгом существуют энергетические проблемы. Нервная система слишком дорога для её интенсивной эксплуатации. Небольшая и интенсивно работающая нервная система потребляет колоссальную долю ресурсов организма. Эта ситуация невыгодна. Энергетически оправданным решением может быть только кратковременное использование мозга для решения конкретных задач. Это и наблюдается у крупных млекопитающих. Краткая активность быстро сменяется длительным покоем.

Таким образом, у маленькой и большой нервной системы есть свои преимущества. Для реализации инстинктивного поведения можно иметь небольшой мозг, но его адаптивность сводится к модификациям инстинкта. Большой мозг обходится своему владельцу довольно дорого, но высокие энергетические расходы вполне оправданы. Большой мозг позволяет справляться со сложными задачами, которые не имеют готовых инстинктивных решений. Затратность реализации таких механизмов адаптивного поведения очень высока, поэтому как животные, так и человек стараются использовать мозг как можно реже.

54

Привилегированность нервной системы

Нервная система многих животных (и особенно у млекопитающих) обладает одним свойством, которое ставит её в исключительное положение. Это свойство связано с её изолированностью от остального организма. Будучи основным механизмом интеграции работы внутренних органов и основой поведения, она является «инородным телом» для собственного организма. Иммунная система рассматривает нервную систему примерно как занозу. Если иммунная система «добирается» до мозга, то начинаются тяжёлые аутоиммунные процессы, малосовместимые с жизнью.

Возникает парадоксальная ситуация. Нервная система потребляет огромную часть кислорода и питательных веществ всего организма, которую получает через кровь. Одновременно она должна быть тщательно изолирована от кровеносной системы, поскольку рассматривается клетками иммунной системы как инородный объект.

С точки зрения биологической целесообразности видно явное противоречие. Основной интегрирующий орган не должен быть чужеродным для иммунной системы. Тем не менее это факт, которому довольно легко найти внятное объяснение. В головном мозге слишком много специализированных органических компонентов, которые больше нигде в организме не используются. Создавать в иммунной системе механизм их распознавания как «своих» клеток крайне сложно и неоправданно. Намного «дешевле» просто отделить нервную систему от всего остального организма. Этот принцип изоляции реализован в семенниках, яичниках и нервной системе. В самом общем виде изоляция нервной системы поддерживается при помощи гематоэнцефалического барьера, состоящего из нескольких типов специализированных клеток. Чтобы разобраться с изолированностью нервной системы от остального организма, надо рассмотреть элементарные принципы её строения.

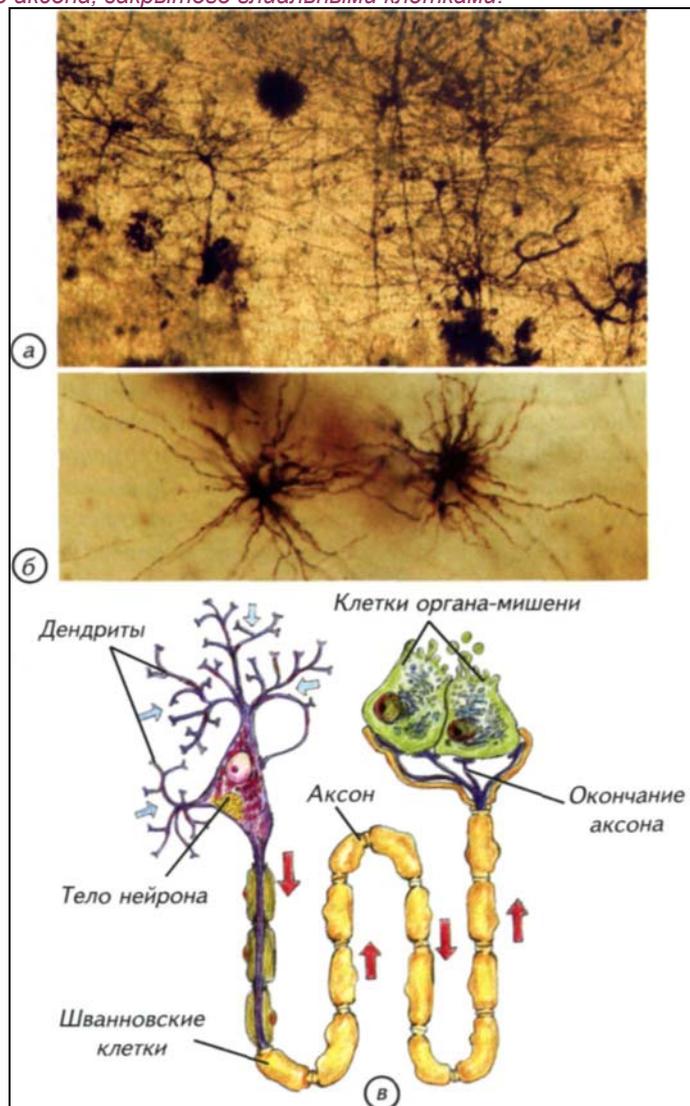
§ 7. Гематоэнцефалический барьер

Нервная ткань — это объединение специализированных клеток, которые воспринимают, обрабатывают, хранят и используют информацию о внешней среде и внутреннем состоянии организма. Этим функциям подчинено строение нервных клеток — нейронов. Нервные клетки имеют особенности, которые отличают их от других клеток организма (рис. 1-9). Нейроны неодинаковы. Они различаются по размеру, форме ветвления дендритов и аксонов, выделению различных химических веществ и физиологической активности. Нейроны —

55

Рис. I-9. Строение нейронов и глиальных клеток.

а — импрегнированные нейроны коры головного мозга человека. При такой окраске виден примерно 1 нейрон из 1000, что позволяет рассмотреть его отростки; б — глиальные клетки из мозга человека; в — строение нейрона и его аксона, закрытого глиальными клетками.



56

характерные структурные элементы нервной системы объединены в сети и в специализированные структуры — ганглии или мозг, а их отростки образуют периферические нервы.

В нервных клетках — нейронах — обычно можно выделить клеточное тело, дендриты и аксон (см. рис. I-9). Тело содержит ядро и биохимический аппарат синтеза молекул, необходимых для жизнедеятельности клетки. Обычно тело нейрона имеет округлую, веретеновидную или пирамидальную форму. Дендриты представляют собой тонкие отростки, которые многократно ветвятся в непосредственной близости от тела клетки. Вокруг него образуется ветвистое дерево. Дендриты формируют ту основную физическую поверхность, на которую поступают идущие к данному нейрону сигналы. Аксоны распространяются далеко от тела клетки. Их длина варьирует от 1 мм до 1,5 м, что позволяет аксонам выполнять функции линий связи между телом клетки и далеко расположенным органом-мишенью или отделом мозга. По аксону проходят сигналы, генерируемые в теле данной клетки. Аксон отличается от дендритов как по строению, так и по свойствам наружной мембраны. Большинство аксонов длиннее и тоньше дендритов и имеют отличный от них характер ветвления. Отростки дендритов в основном группируются вокруг клеточного тела, тогда как отростки аксонов располагаются на конце волокна, в том месте, где аксон взаимодействует с другими нейронами или органами-мишенями.

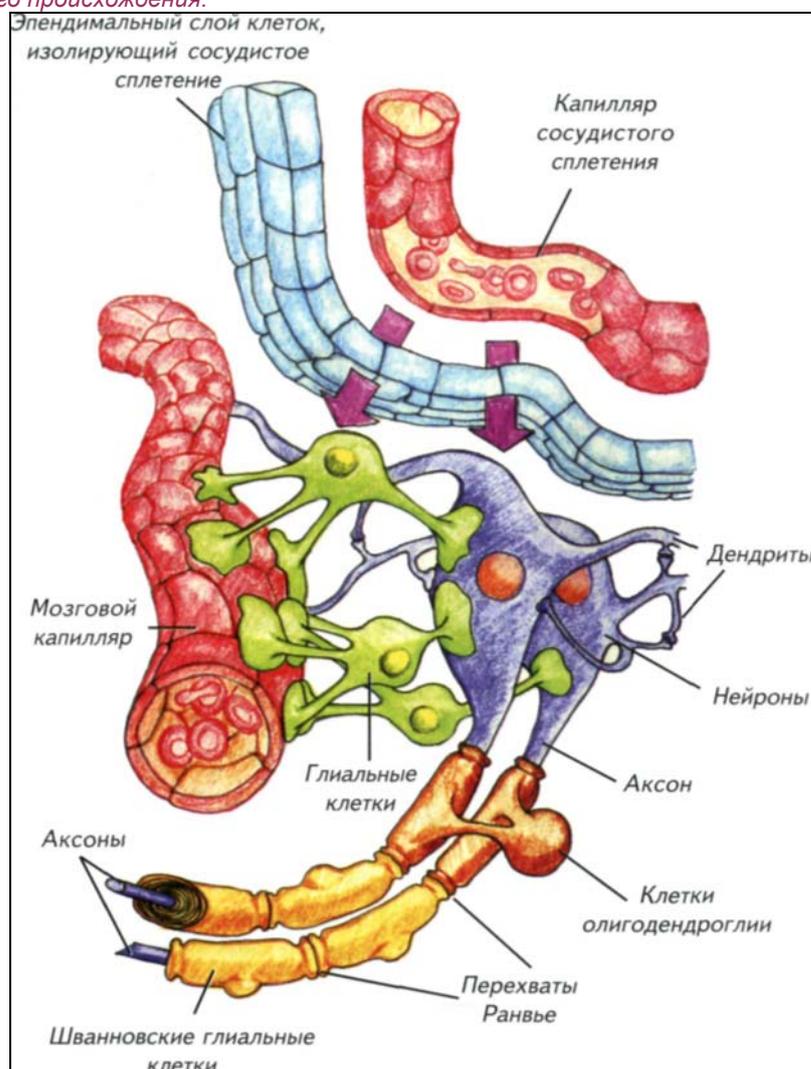
Кроме нейронов, в нервной системе есть и другие специализированные клетки, которые не выполняют перечисленных нервных функций. Это клетки глии. Глиальные клетки не могут генерировать или обрабатывать информационные сигналы. В их задачу входят снабжение нейронов соединениями, необходимыми для нормального метаболизма, отведение продуктов катаболизма и обеспечение барьерных функций между мозгом и кровеносной системой. Кроме этого, глиальные клетки выполняют функции макрофагов, лимфоцитов и других клеток кровеносной и лимфоидной систем. Нейроглия выполняет механическую функцию и изолирует электрохимически активные волокна отдельных нервных волокон внутри мозга. Оболочки вокруг отростков нейронов состоят из клеток нейроглии, что позволяет стабилизировать ионную среду и увеличивать скорость проведения нервного сигнала (рис. I-10; I-11).

В головном мозге изолирующие функции выполняет олигодендроглия. Она происходит из нейроэктодермы, но отличается от нейронов тем, что не генерирует никаких сигналов, а специализируется на изолирующих функциях. Каждая клетка олигодендроглии охватывает сразу несколько отростков нейронов (см. рис. I-9). Олигодендроглия окружает отростки нейронов, тогда как другие глиальные клетки

57

Рис. I-10. Основные компоненты гематоэнцефалического барьера головного мозга и периферической нервной системы.

Головной мозг изолирован от кровеносной системы трофическими глиальными клетками (зелёные), олигодендроглией и шванновскими клетками. Спинномозговая жидкость фильтруется через эпендимные клетки нейрального происхождения.



58

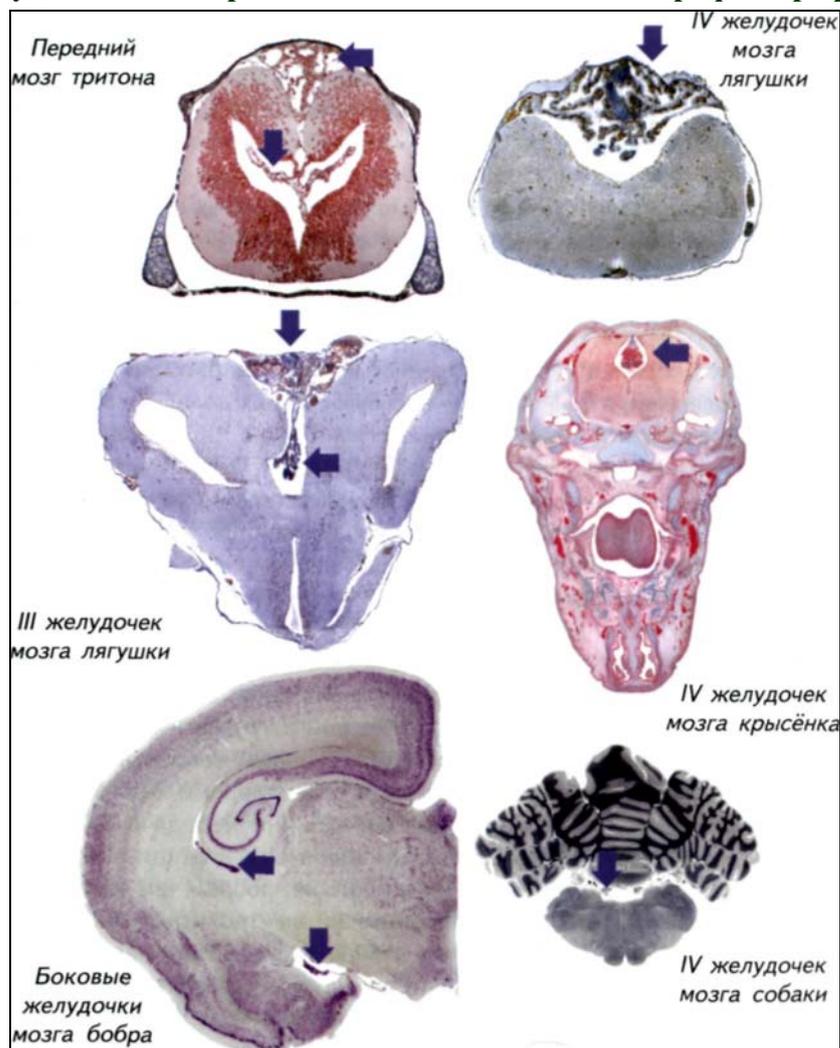
изолируют тела нейронов. Глиальные клетки выполняют несколько функций. Одна из барьерных функций — это изоляция нейронов и их отростков от соприкосновения с кровеносным руслом. Между кровеносными капиллярами и нейронами находятся изолирующие клетки глии. В их функции входят как поддержание целостности гематоэнцефалического барьера, так и питание нейронов. Через эти клетки проходит основной поток веществ и кислорода, необходимого для сохранения активности мозга. Этот глиальный барьер непроницаем для большинства органических соединений. Их перенос к нейронам осуществляется под контролем рецепторных белков мембран глиальных клеток и нейронов. Такой активный фильтр препятствует случайному движению любых соединений как в мозг, так и из него. Через глиальные клетки осуществляется перенос веществ, подвергшихся катаболизму внутри нейронов, поэтому поток соединений через глиальную часть гематоэнцефалического барьера двунаправленный. В мозг поступают кислород и питательные вещества, а из него отводятся продукты катаболизма. Этот поток крайне интенсивен, поскольку у млекопитающих может достигать 25% общего метаболизма организма. Столь высокий уровень обмена предусматривает высокую проницаемость барьера при невероятно эффективной избирательности. Эти функции структурно обеспечены соотношением количества глиальных клеток и нейронов. Как правило, каждый нейрон обслуживает примерно 15-50 глиальных клеток, которые и обеспечивают необходимый и избирательный поток компонентов, необходимых для поддержания жизни нервной клетки.

Надо отметить, что изолированность нервной системы двунаправленная. Глиальные клетки препятствуют попаданию продуктов, появляющихся при гибели нейронов, и в мозг, и в кровеносную систему. После гибели

нейрона такие продукты формируют вокруг него своеобразный саркофаг из своих тел. Это препятствует попаданию продуктов аутолиза в межклеточное пространство. После окончательного распада нейрона остаётся только контур из тел глиальных клеток, формировавших саркофаг, а затем исчезает и он. Появляются своеобразные «тени» — пустые межклеточные участки, напоминающие форму погибших клеток. Гематоэнцефалический барьер мозга построен не только из глиальных клеток. Его функции выполняют и эпендимные клетки, выстилающие поверхность желудочков и сосудистое сплетение (см. рис. I-10; I-11). Эти клетки в зоне сосудистого сплетения образуют плотный слой, который препятствует проникновению через межклеточное пространство любых веществ и соединений. Через слой этих клеток в сосудистом

59

Рис. I-11. Срезы мозга и сосудистого сплетения (стрелки), расположенного в желудочках мозга различных позвоночных. Микрофотографии.



Спинномозговая жидкость фильтруется через эпендимные клетки нейтрального происхождения. При низком кровотоке проницаемость стенок сосудистого сплетения невысока, но его площадь очень большая. У млекопитающих при высоком давлении крови сосудистое сплетение имеет крайне небольшие размеры.

60

сплетении головного мозга происходит ультрафильтрация воды и ионов кальция, натрия, хлора, марганца, калия и магния. Вода и растворы электролитов извлекаются из плазмы крови. В результате кровь лишается части воды и повышает свою вязкость. Накапливающийся в желудочках фильтрат обычно называют спинномозговой жидкостью. Она проходит через желудочки, стенки мозга и спускается по дорсальной поверхности вдоль спинного мозга, затем поднимается вверх и собирается под мозговыми оболочками в зонах особых расширений. Из них спинномозговая жидкость поступает в специальные зоны мозговых оболочек, которые называются пахионовыми грануляциями. Через грануляции спинномозговая жидкость возвращается в венозное русло. Надо отметить, что спинномозговая жидкость поступает в головной мозг активно, поскольку артериальное давление в приносящих мозговых сосудах довольно велико, а возвращается в венозное русло уже пассивно — по градиенту концентрации. Осмотические силы, действующие в момент извлечения спинномозговой жидкости из-под оболочек мозга, не всегда могут уравновесить непрерывный приток этой жидкости через сосудистые сплетения желудочков. Это приводит к динамическим нарушениям и повышению давления жидкости в желудочках мозга.

Спинномозговая жидкость меняется в головном мозге с высокой скоростью. У человека, исследованного

лучше других животных, при пассивном образе жизни вся вода организма проходит через сосудистое сплетение за 10-12 ч, а при физической нагрузке — за 7 ч. Этот достаточно большой поток жидкости обеспечивает нейроны одним из важнейших факторов жизнедеятельности — растворами электролитов. Они необходимы при кодировке, генерации и передаче электрохимических сигналов между отдельными нервными клетками. Нарушения электролитного баланса мозга ставят больше проблем, чем недостаток питания нервных клеток. Для контроля за электролитным балансом мозга в эволюции сложилась специальная система, начинающаяся с осморорецепторов, расположенных в прижелудочковых стенках промежуточного мозга. Эти клетки реагируют на изменение осмотического баланса в спинномозговой жидкости. Они вызывают фантомные ощущения сухости во рту, стимулируют выработку антидиуретического гормона, стимулирующего адсорбцию воды в почках, и запускают питьевое поведение. Возникновение этого сложного механизма автономной регуляции осмотического баланса только подчёркивает его функциональную важность для мозга. В этой системе снабжения мозга растворами электролитов нет никаких прямых контактов между нейронами и клетками иммунной системы. Граница непроницаема для органических соединений всего организма.

61

Следует отметить, что у позвоночных сосудистое сплетение различается по размерам (см. рис. I-11). У рыб и амфибий оно выглядит непропорционально большим, а у млекопитающих — чрезвычайно маленьким. В контексте рассуждений о скорости обмена спинномозговой жидкости такие различия кажутся необъяснимыми (Савельев, 2001). На самом деле причины таких морфологических различий вполне понятны. Скорость кровотока в сосудистом сплетении у птиц и млекопитающих намного выше, чем у рептилий, амфибий, хрящевых и костистых рыб, поэтому достаточный уровень обмена спинномозговой жидкости у холоднокровных обеспечивается большей площадью поверхности сосудистого сплетения. Отношение *площадь поверхности сосудистого сплетения/объём мозга* у низших позвоночных в несколько раз больше, чем у птиц или млекопитающих. Известны и «гипертрофированные» исключения из этого правила, например у бурого протоптера (*Protopterus annectens*) сосудистое сплетение закрывает собой почти всю дорсальную поверхность мозга.

Таким образом, изолированность и высокий уровень метаболизма нейронов головного мозга обеспечены двумя относительно независимыми системами. Одна из них представляет собой глиальные клетки, обеспечивающие метаболизм питательных веществ и кислорода, другая — эндимные клетки сосудистого сплетения, фильтрующие через своё тело поток воды и электролитов из плазмы крови. Процессы разделены, поскольку даже при значительном недостатке пищи электрохимическая активность мозга поддерживается независимо. Это происходит благодаря эффективному и относительно независимому обмену спинномозговой жидкости и электролитов нервной системы (см. рис I-8; I-10; I-11).

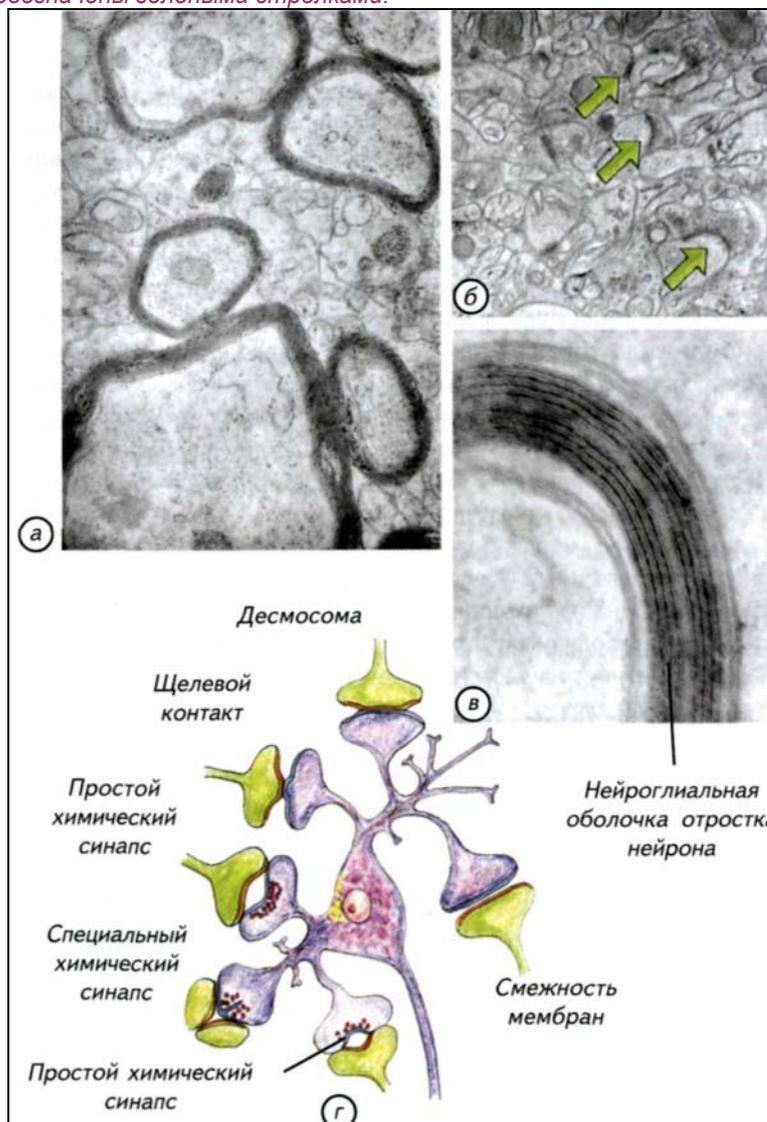
Дополнительное внимание следует уделить изоляции периферической части нервной системы. Она является таким же забарьерным органом, как головной и спинной мозг. Все периферические нервы, ганглии, рецепторные и эффекторные окончания изолированы от иммунной системы организма. Нервы и ганглии окружает оболочка из особых клеток, которые называются шванновскими (см. рис. I-9; I-10). У позвоночных они происходят из клеток нервного гребня, как и большая часть периферической нервной системы. Обычный размер этих клеток, окружающих аксоны и дендриты нейронов, составляет около 1 мм. Шванновские клетки формируют изоляционный слой вокруг отростка нейрона при помощи своей мембраны, которая может образовывать множество витков. В сечении эта структура напоминает плотный рулет (рис. I-12). В случае особо скоростного проведения сигналов миелинизация может стать «матрешечной»: внутри общей миелиновой оболочки может лежать высокоскоростной нерв,

62

Рис. I-12. Оболочки отростков нервных клеток (а, в) и синапсов (б).

Электронные фотографии. Схема основных типов синаптических контактов нервных клеток (г). Синапсы и контакты увеличены.

Оболочки отростков нервных клеток изолируют зоны проведения сигналов и увеличивают скорость их передачи. Синапсы обозначены зелёными стрелками.



63

окружённый собственной многослойной миелиновой оболочкой. Обычно скорость проведения сигналов по таким нервам более 130 м/с. Зоны контактов отдельных шванновских клеток называются перехватами Ранвье.

В этих зонах часто располагаются складки мембраны аксонов, которые выходят наружу и формируют эффективно работающие соединения, синапсы. Места контакта нейронов с органами-мишенями также изолированы специализированными гомологами шванновских клеток. Отдельно необходимо пояснить ситуацию с миелинизированными и немиелинизированными (безмиелиновыми) волокнами. Под этим названием обычно понимают волокна, «лишённые» оболочек. Это название укрепилось в учебниках с конца XIX в., но не отражает реальной ситуации. Безмиелиновыми нервными волокнами микроскописты, использовавшие световой микроскоп, считали волокна без явных следов оболочек или миелина. Однако с помощью электронного микроскопа показано, что даже обонятельные нервы обладают небольшой оболочкой, состоящей из шванновских клеток.

Обычно одна шванновская клетка делает 1-2 оборота вокруг группы обонятельных волокон. Тем не менее нервные волокна изолированы на всём протяжении. Вполне понятно, что обновляющиеся обонятельные клетки не могут иметь развитой изолирующей оболочки, хотя в упрощённом виде она всегда присутствует. В периферической нервной системе нет изолированных участков ганглиев, нейронов или их отростков и концевых разветвлений. Различия сводятся к степени миелинизации, а не к разным принципам строения. Следовательно, в головном и спинном мозге барьерные функции выполняют глиальные клетки, система сосудистых сплетений и олигодендроциты, в периферической нервной системе — шванновские клетки. Нервная система изолирована от остального организма, а нарушение этого барьера приводит к тяжелым аутоиммунным заболеваниям и гибели животного.

Взаимодействия между клетками

Нервные клетки взаимодействуют между собой и с остальными тканями организма. Обычно это прямой контакт. Нервное окончание получает информацию или передаёт её клеткам органа, но это не обязательно. Нервные клетки могут синтезировать гормоны, нейропептиды или другие соединения. Они выделяются в кровеносное русло и распространяются по гуморальным законам. Гормоны используются как генерализованные носители информации для управления всем организмом. Иногда они специфичны только для определённого органа-мишени, но в целом гормональная регуляция очень неспецифична и определяет только общую тенденцию в поведении. Выброс половых гормонов происходит под влиянием нервной системы, но их присутствие в организме в конечном счёте подчиняется себе и работу мозга. Мозг «вызывает их к жизни» и сам подчиняется им. Так, в период гона у копытных стратегически меняется поведенческая активность. Половые гормоны оказывают столь заметное влияние на мозг, что все другие формы поведения отходят на второй план или становятся подчинёнными. Достаточно попробовать плоды блестящей дрессировки любимого домашнего пса в присутствии течной суки.

В человеческом (приматном) сообществе действуют похожие законы. Весенняя гормональная активность преждевременно снимает шапки у мальчиков и оголяет колени у девочек. Как правило, никакие «негормональные» доводы не действуют. Гормональная подчинённость нервной системы — это интеллектуальное горе человечества и гарантия его воспроизведения как биологического вида.

Размножаться, драться и добывать пищу лучше с использованием гормональной поддержки организма. Древние викинги грызли край щита, доводя до нужного уровня адреналина перед боем. Словесная перепалка на кухне вызывает выброс мобилизирующих гормонов, а через 10 мин становится ясно, как много веских слов и аргументов ещё не высказано. Следовательно, гормональные межклеточные взаимодействия, запускаемые нервной системой, хороши, но инертны, неадаптивны и не поддаются динамическому контролю. Трудно представить, что, собираясь отчаянно спорить, человек будет колоть себя шилом для гормональной мобилизации. Ещё менее вероятен волк, грызущий свой хвост для охотничьего возбуждения.

Для многих других видов гормональный контроль поведения позволяет просто статистически решать проблемы выживания. Для животных с выраженными генетическими программами поведения

65

гормональная регуляция является одним из средств реализации врождённых форм поведения. Это свойственно беспозвоночным, первичноводным позвоночным, амфибиям, значительной части рептилий, птиц и специализированных млекопитающих. Такая распространённость генетико-гормональных форм поведения показывает их эффективность, но основана на вероятностном принципе. У таких видов обычно достаточно много потомков, чтобы хотя бы один из них смог выжить, просто перебирая стандартный набор поведенческих программ.

§ 8. Заряды мембраны нервных клеток

Однако основные свойства нервной системы обусловлены способностью быстро реагировать на изменение ситуации внутри или вне организма. Скоростные процессы не могут осуществляться по медленным гуморальным законам, они происходят по законам электрохимическим. Нервные клетки способны получать, хранить, перерабатывать и передавать информацию при помощи специальной электрической активности. Они обладают зарядом мембраны — потенциалом покоя и могут его изменять в потенциал действия, который с высокой скоростью распространяется по телу клетки.

В основе потенциала покоя нервных клеток лежит баланс электрохимических и осмотических сил, которые действуют на клеточной границе — мембране. Мембрана клетки полупроницаема. Это означает, что через неё могут проникать далеко не все вещества. Мембрана всегда проницаема для воды, избирательно проницаема для определённых ионов и непроницаема для большинства органических соединений. Молекулы ДНК, РНК, белков и аминокислот находятся внутри клетки и не могут свободно диффундировать через мембрану. В соответствии с законами осмоса вода должна проникать в клетку. Поскольку мембрана клетки непроницаема для органических молекул, осмотическое равновесие достигнуто быть не может. Клетка должна была бы лопнуть. Этого не происходит, поскольку осмотическим силам оказывается постоянное противодействие со стороны сил совершенно другой природы.

Эти силы не осмотические, а электрохимические. Работа осмотических сил уравнивается работой электрохимических. С одной стороны, это не позволяет клетке лопнуть, а с другой — является источником постоянного заряда мембраны нервной клетки. Внутри клетки находятся молекулы ДНК, РНК, белков, аминокислот и углеводов, которые имеют постоянный заряд. Как правило, этот заряд отрицателен и органические молекулы представляют собой набор внутриклеточных анионов (A^-). Их заряд уравнивается внутри клетки положительно заряженными ионами калия (K^+). Снаружи клетки

66

основным анионом является хлор (Cl^-), а катионом — натрий (Na^+). В абстрактной идеальной ситуации концентрации ионов должны были бы выровняться в результате диффузии через мембрану. Однако внутриклеточные анионы неподвижны, а специальные каналы для всех подвижных ионов обычно закрыты. Более того, специализированные ионные каналы постоянно откачивают избыток натрия и хлора из клетки и закачивают внутрь внеклеточный калий. Это процесс осуществляется с затратой энергии. Она тратится на то, чтобы создать такую величину заряда мембраны, чтобы её хватило для противодействия осмотическим силам, стремящимся разрушить клетку.

В реальной клетке основные проблемы с осмотическими (гидростатическими) силами обусловлены различиями в концентрации ионов калия и натрия по обе стороны мембраны. Некоторую роль в этом

процессе играют ионы натрия и подвижность воды, свободно движущейся через мембрану клетки. Тем не менее основное значение имеет калий, поскольку его концентрационные различия максимальны. Внутри клетки калия примерно в 40 раз больше, а натрия в 9 раз меньше, чем в межклеточном пространстве, поэтому калий стремится уравновесить ситуацию, двигаясь по концентрационному градиенту из клетки, а натрий — в клетку. Поскольку концентрации этих ионов внутри и снаружи клетки известны, можно выразить эти процессы в реальных физических величинах. Работа, которую надо выполнить для предотвращения движения ионов калия из клетки по концентрационному градиенту (A_0), будет равна:

$$A_0 = 2,3RT \lg \frac{[K^+]_{out}}{[K^+]_{in}},$$

где R — газовая постоянная; T — абсолютная температура; $[K^+]$ — молярная концентрация калия внутри (in) и снаружи клетки (out).

Противодействовать осмотическим силам, стремящимся вывести калий из клетки, могут только электрические силы. Равновесие может быть достигнуто только при равенстве работы осмотических и электрических сил (A_3):

$$A_0 = A_3.$$

Для каждого иона может быть вычислена работа, необходимая для преодоления равновесия электрических сил, возникающих вследствие разделения зарядов по обе стороны мембраны:

$$A_3 = FE,$$

где F — количество электрических зарядов в моле вещества (постоянная Фарадея); E — выраженная в вольтах разность электрических потенциалов, возникающая в результате разделения зарядов по обе стороны мембраны клетки.

67

Объединив формулы, легко получить известное уравнение Нернста, или равновесный (диффузионный) потенциал:

$$E = 2,3 \frac{RT}{F} \lg \frac{[K^+]_{out}}{[K^+]_{in}}.$$

Подставив в формулу равновесия сил реальные значения при комнатной температуре, мы получим реальный заряд мембраны, который называют мембранным потенциалом. Обычно он колеблется в различных клетках от -60 до -90 мВ. При прямых измерениях зарядов мембран нервных клеток получены идентичные результаты. Обычная нервная клетка позвоночного обладает постоянным потенциалом мембраны около -75 мВ. Надо отметить, что подвижны ионы калия, натрия и хлора, поэтому при точных вычислениях мембранных потенциалов надо учитывать другие ионы.

Заряд мембраны и её способность изменять проницаемость для ионов под влиянием различных причин — уникальное эволюционное достижение. Этим свойством обладают многие клетки. Однако нервные клетки используют его для восприятия, передачи и хранения информации. Если при местном воздействии на нервную клетку возникает локальный участок с изменённым зарядом, то сигнал распространяется по мембране нервной клетки. Его обычно называют пассивным, а сам потенциал — градуальным. Это означает, что возникшее локальное возбуждение распространяется по мембране электротонически, что приводит к его постепенному затуханию. Обычно такие сигналы распространяются на небольшие расстояния, хотя у членистоногих известны нейроны, передающие такие сигналы на десятки миллиметров. Градуальные потенциалы образуют светочувствительные клетки сетчатки насекомых и позвоночных, многих периферических рецепторов и даже мотонейронов мышц стенки тела круглых червей.

Потенциал покоя есть у всех клеток на этой планете. Однако в нервной системе он является только отправной точкой для получения, хранения, обработки и передачи сигналов. Информация передаётся в нервных клетках при помощи динамического изменения заряда мембраны клетки. Это изменение может быть быстрым или медленным. Если оно происходит быстро и изменение заряда мембраны клетки превышает определённый порог, то возникает потенциал действия. Нейроны, формирующие потенциал действия, называют спайковыми. Потенциал действия отличается от градуального потенциала тем, что не затухает по мере движения от места возникновения. Причиной этого является способность мембраны активно распространять местную перезарядку мембраны, если изменение её потенциала достигнет

68

определённого уровня. В обычной ситуации мембрана нервной клетки с потенциалом покоя -75 мВ должна изменить свой заряд до +40 мВ. Такое изменение приводит к формированию незатухающего потенциала действия, который распространяется по мембране клетки. Величину заряда мембраны, с которой начинается распространение сигнала, называют пороговой. Поскольку отростки нервных клеток достаточно хорошо изолированы глиальными клетками, а потенциал распространяется по мембране, его распространение скачкообразное (сальтаторное). В местах, где глиальные клетки плотно прилегают к нейронным мембранам, проведение происходит скачком: от одного перехвата Ранвье до другого. В перехватах мембрана отростков открыта, что позволяет осуществлять распространение сигнала путём открывания и закрывания калиевых и натриевых ионных каналов.

Принцип передачи сигнала по мембране нервной клетки довольно прост. В его основе лежит высокая плотность ионных каналов в мембране нервных клеток. Количество натриевых каналов может достигать в перехватах Ранвье 12 000 на 1 $\mu\text{м}^2$. Большое количество ионных каналов в мембранах нервных клеток является основой для распространения потенциалов действия. Натриевые и калиевые каналы расположены довольно плотно, что позволяет формировать локальные встречные потоки ионов при движении сигнала. Потенциал действия образуется в нейроне у аксонного холмика и начинается с открытия натриевых ионных каналов и проникновения натрия внутрь клетки. Поскольку в покое мембрана нейрона имеет заряд внутренней поверхности около -70 мВ, начинается небольшой сдвиг потенциала. Заряд мембраны локально уменьшается и постепенно доходит до нуля, а затем и до +40 мВ.

Изменение знака заряда мембраны приводит к закрыванию натриевых каналов и открыванию калиевых. Поток ионов калия восстанавливает исходный отрицательный заряд. Этот процесс называют кратковременной реверсией потенциала, или потенциалом действия. Возникнув в аксонном холмике, он распространяется по мембране клетки. Волна изменения заряда мембраны движется с высокой скоростью, а весь процесс реверсии и восстановления занимает миллисекунды. Однако скорости движения потенциалов действия существенно различаются. На это влияют степень миелинизации, диаметр нервных волокон и многие другие факторы.

Скорости проведения потенциалов действия в нервной системе у разных видов животных различаются в десятки раз. Самые высокие скорости известны у аксонов человека и креветок (120-200 м/с), а самые низкие — у актиний и медуз (0,1-0,5 м/с). По сути дела

69

процессы передачи сигналов происходят в нервной системе со скоростью, которая отражает динамику и продолжительность жизни организма. Скорость нервных процессов определяет активность животного и внутреннее восприятие времени.

Надо отметить, что передаваемая информация кодируется частотой, последовательностью и продолжительностью активности импульсов, что обеспечивает высокую точность переносимой информации. Эти информационные сигналы различаются не только по принципам кодировки, но и по источникам — типам нервных клеток. Существует морфологическая и физиологическая классификация нейронов. По ведущим функциям нейроны физиологически подразделяются на сенсорные (афферентные), моторные, или двигательные (эфферентные), вставочные (ассоциативные, соединяющие афферентные и эфферентные) и нейросекреторные (гормональные клетки нервной системы). Эти типы не абсолютно жёсткие, а каждая клетка отчасти обладает всеми перечисленными функциями.

§ 9. Синаптические контакты нервных клеток

Каждый нейрон способен воспринимать и передавать информацию. Он осуществляет это в специальных участках мембраны (см. рис. 1-12). От тела нейрона обычно отходят одиночные аксоны, по которым нейрон передаёт потенциалы действия или градуальные сигналы. Кроме них, нейрон образует древовидные дендриты, которые являются основной зоной получения входящих сигналов. Однако и по дендритам нейрон может передавать сигналы другим клеткам. Как входящие, так и передаваемые нейроном сигналы проходят по специализированному участку клеточной мембраны — синапсам. Количество синапсов существенно варьирует как у отдельных нейронов, так и у разных видов. Обычно синапсов бывает не менее 5000, а максимальное количество контактов может превышать 100 000. Синапсы различают по строению, типу передачи сигналов, используемому медиатору и физиологическому действию. В самом общем виде выделяют электрические и химические синапсы.

Электрические синапсы считаются наиболее простыми и несущими линейную информацию. Они позволяют клеткам непосредственно влиять друг на друга без участия посредников или специальных механизмов. Передача сигнала происходит просто через щелевой контакт — специальное место в мембране (см. рис. 1-12). В этой зоне белковые молекулы образуют специальные цилиндры, пересекающие межклеточное пространство и позволяющие сигналу переходить от клетки к клетке. Передача сигнала осуществляется очень быстро, но иногда только в одном направлении. Эти сигналы эффективны для согласования однозначных

70

действий эффекторных органов и высокоскоростной работы нервной сети, которая начинает функционировать, как одна гигантская клетка.

Химические синапсы имеют намного более сложную природу. Они проигрывают электрическим синапсам в скорости, но выигрывают в информационном содержании. При прохождении через химический синапс сигнал, как правило, изменяется. Это свойство заложено в самом устройстве синапса. Часть синапса, принадлежащая передающей клетке, выглядит, как луковичное вздутие мембраны. Оно может находиться в любом месте клетки. Однако чаще всего химические синапсы образуются между окончаниями волокон. В синапс передающей клетки поступают секреторные гранулы, транспортирующиеся из тела клетки. Они содержат синтезированные нейромедиаторы или нейромодуляторы. Секреторные гранулы собираются в концевой части луковичного расширения и скапливаются у пресинаптической мембраны (см. рис. 1-12). Снаружи от синаптической мембраны расположена синаптическая щель, изолированная от внешней среды, а за ней — постсинаптическая мембрана воспринимающей сигнал клетки. При достижении электрической перезарядки мембраны уровня химического синапса происходит освобождение содержимого мембранных пузырьков передающей клетки в синаптическую щель. Пузырьки сливаются с пресинаптической мембраной, а их содержимое взаимодействует с белковыми рецепторными молекулами постсинаптической мембраны воспринимающей клетки. Начинается активизация молекулы-рецептора, которая несколько миллисекунд действует, как селективный ионный канал.

Далее события могут развиваться по-разному. Могут активизироваться вторичные посредники внутри воспринимающей клетки или просто открываться определённые ионные каналы. Самое главное, что сигнал изменяется. Он может усиливаться в десятки раз или, наоборот, затормаживаться. Ответ клетки, воспринимающей сигнал, состоит в деполяризации или гиперполяризации участка постсинаптической мембраны. Если используемые в синапсах медиаторы вызывают деполяризацию постсинаптической мембраны, то возникает возбуждающий постсинаптический потенциал, и клетка генерирует изменённый потенциал действия. При гиперполяризации (приводящей к удержанию мембранного потенциала на уровне покоя или немного увеличивающей разницу мембранных потенциалов) происходит подавление деполяризации постсинаптической мембраны. Отсутствие деполяризации мембраны по существу сходно с градуальным сигналом и тормозит передачу нервных импульсов. Такие потенциалы называют тормозными

постсинаптическими потенциалами, а синапсы — тормозными.

71

При синаптической передаче огромную роль играют состояние клетки и используемые медиаторы. В синаптических пузырьках может находиться не один медиатор, а несколько. Они могут одновременно оказывать альтернативное действие на постсинаптическую мембрану. Этим достигается тончайшая модуляция информации, передаваемой от клетки к клетке. Надо отметить, что в одной клетке может одновременно сосуществовать множество модификаций синаптических каналов химической природы. Учитывая общее количество медиаторов и модуляторов, используемых в контактах, можно сказать, что на уровне передачи сигнала мы сталкиваемся с почти неисчерпаемым разнообразием индивидуализации сигналов, проходящих через химический синапс нервной клетки.

Таким образом, взаимодействия между нервными клетками регулируются несколькими процессами одновременно. В самом общем виде это выглядит следующим образом. Огромное влияние оказывает общий метаболизм организма. Очень значимы состав и количество пищи, обмен кислорода и водно-солевой баланс. Изменение любого из этих компонентов приводит к радикальному изменению поведения. Одновременно на весь организм влияют инертные и плохо контролируемые нейрогормональные процессы. Повышение гормональной активности, вызванное самой нервной системой, подчиняет себе её работу. Это генерализованное и инертное воздействие на нервную систему приводит к изменению поведения. На таком фоне происходят многообразные электрохимические взаимодействия между нейронами и органами-мишенями. При этом каждая клетка обладает тысячами модифицированных контактов, переносящих постоянно изменяющуюся информацию о внешнем мире, индивидуальном опыте или врождённой программе поведения. Понятно, что такие процессы должны быть хоть как-то организованы во времени и пространстве, разделены по самым общим функциям и дифференцированы по источникам сигналов. Результатом такого пространственного разделения нейронов «по интересам» и стала структурная организация нервной системы.

72

Уровни организации нервной ткани

Существует традиционное представление, что нервная система сложная или очень сложная. Однако сложная нервная система не столь недоступна для изучения, поскольку в её основе лежат те же принципы, что и в основе простой. Элементарным звеном нервной системы является нейрон, о котором уже говорилось. Нейрон — это специализированная клетка, которая способна получать, перерабатывать, хранить и передавать информацию. Однако нейрон, «вырванный» из своего окружения, не способен управлять поведением. Для создания хоть какого-нибудь поведения, отличающегося от физиологических реакций клеток растений, необходимо некоторое количество нейронов. Исследования простых нервных систем у круглых червей показали, что минимальная нервная система состоит из 30-100 нейронов. От такой сети уже можно ожидать реакций, напоминающих поведение более сложно организованных животных. Важно отметить, что даже при равном числе клеток существенные отличия в поведении возникают при особенностях морфологической компоновки нервной системы. Нейронам безразлично, как они «организованы» и где «лежат» в организме. От этого зависит, как будет обрабатываться информация и насколько эффективно будет адаптироваться организм к изменяющимся условиям среды.

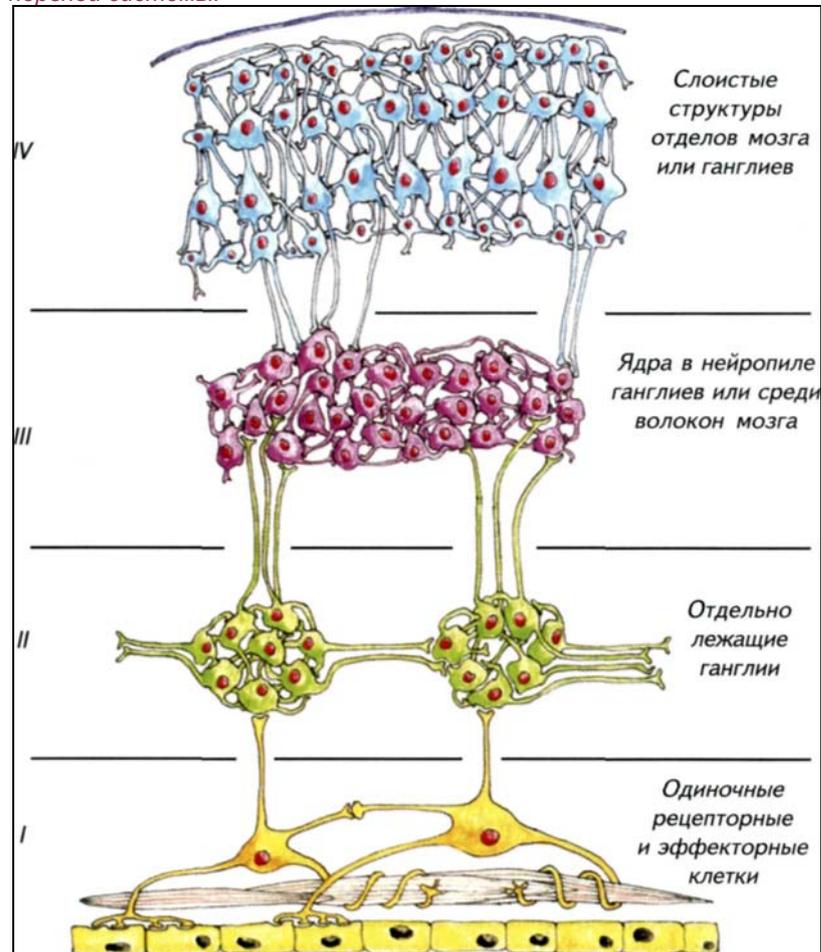
§ 10. Типы объединения нервных клеток

Нервные клетки объединены в нервные системы различным образом. В простейшем случае эти элементы распределены вполне равномерно по всему телу животного или по большей его части (Anderson, 1990). Равномерное распределение нервных клеток обычно называют диффузной нервной системой. Самым известным животным с такой нервной системой является пресноводная гидра, которая может неспецифически реагировать на любое раздражение — сжиматься (см. рис. I-2). Её диффузная нервная сеть крайне проста по структуре и архаична по происхождению. По-видимому, это филогенетически самый древний способ объединения отдельных нервных клеток: клетки расположены равномерно по телу или органу животного и снабжены немногочисленными отростками, объединяющими нейроны в общую сеть (рис. I-13). Выделенных и протяжённых волокон в такой сети нет, а отростки клеток связывают только соседние нейроны. В сеть входят отростки, идущие от воспринимающих клеток эпителия или от рецепторов, а из сети отходят двигательные волокна, оканчивающиеся на поверхности мышечных клеток (см. рис. I-13).

73

Рис. I-13. Основные структурные уровни организации головного мозга, ганглиев и периферической нервной системы.

Самый простой уровень — одиночная нервная клетка, которая может как рецептировать, так и генерировать сигналы. Такие клетки способны объединяться в системы с разделением функций (I). Более сложным вариантом являются ганглиозные скопления тел нервных клеток (II). Формирование ядер (III) или (слоистых) стратифицированных структур (IV) является наиболее сложным уровнем морфологической дифференцировки нервной системы.



74

Другой вариант организации представляет собой более компактную нервную систему. В этом случае чувствительные вставочные и двигательные нейроны собраны в небольших скоплениях, которые называют нервными ганглиями, или узлами (Parker, 1919). Скопления нервных клеток у беспозвоночных не содержат внутренней полости. Внутренняя зона ганглия состоит из нервных клеток, окружённых нейропилем, представляющим собой переплетение отростков этих клеток. В ганглиях располагаются чувствительные нейроны или оканчиваются их аксоны, что позволяет ганглиозным клеткам получать информацию с периферии тела беспозвоночного. Аксоны двигательных и вставочных нейронов, выходящие из ганглиев, образуют более или менее длинные проводящие пути, связывающие между собой разобщённые ганглии и интегрирующие работу периферических органов и нервной системы.

У хордовых организация нервной системы более сложная. Наряду с диффузными сетями и ганглиями у позвоночных формируется центральная трубчатая нервная система. Возникает головной и спинной мозг с полостью внутри, которая называется спинномозговым каналом или мозговыми желудочками (см. рис. I-11). Размеры центральной трубчатой нервной системы позвоночных позволяют разместить между чувствительным и двигательным нейронами большое количество вставочных нейронов, которые обрабатывают получаемую информацию (рис. I-14). От качества переработки этой информации зависит сложность поведения животного или интеллектуальная деятельность человека.

Эти принципы организации нервной системы общие как для беспозвоночных, так и для позвоночных животных. Однако существует ряд принципиальных различий, которые следует подчеркнуть.

Во-первых, нейроны нервной системы беспозвоночных и позвоночных существенно различаются как по размерам, так и по форме.

Во-вторых, у большинства беспозвоночных нет полости внутри мозга — мозговых желудочков. Исключением являются головоногие моллюски. В их головных ганглиях есть внутренние полости.

В-третьих, у беспозвоночных стратификация нейронов значительно менее распространена, чем у позвоночных.

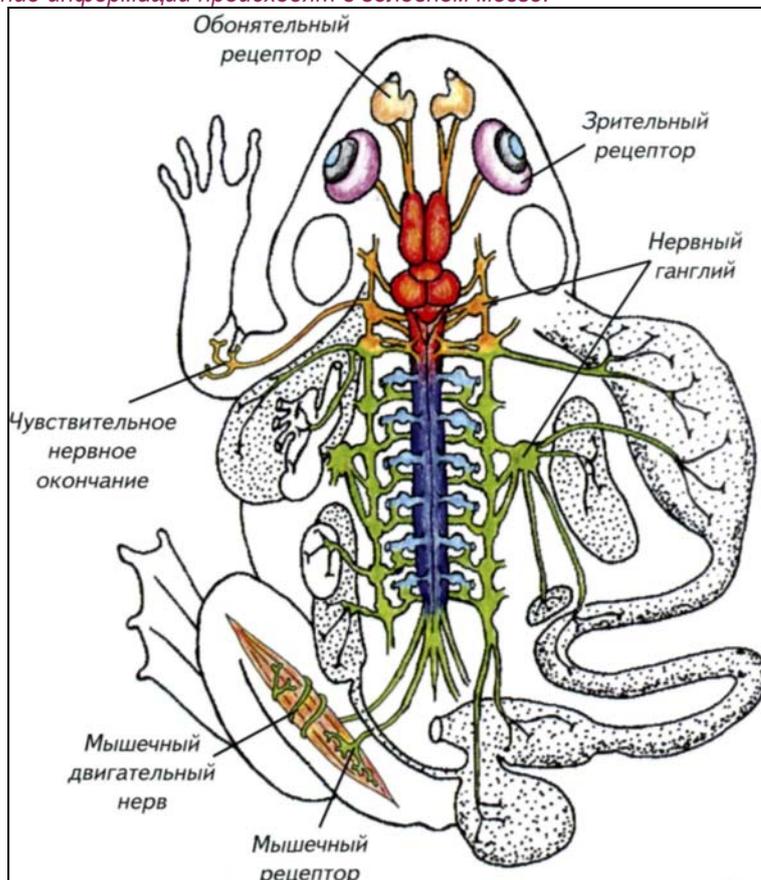
Эти морфологические различия свидетельствуют о том, что эволюция нервных систем позвоночных и

беспозвоночных животных происходила в рамках очень несхожих ограничений (Гессе, 1913; Pechenic, 1991). У беспозвоночных с их маленькой нервной системой было бы невозможным преобладание регуляционного эмбрионального развития нервной системы над генетически детерминированным. Это связано с тем, что при регуляционном развитии судьба эмбриональной клетки

75

Рис. I-14. Основные центры нервной системы позвоночных на примере лягушки.

Головной мозг окрашен в красный цвет, а спинной — в синий. Вместе они составляют центральную нервную систему. Периферические ганглии — зелёные, головные нервы — оранжевые, а спинальные чувствительные ганглии — голубые. Взаимодействие центров осуществляется в результате постоянного обмена информацией между внешними и внутренними рецепторными системами. Обобщение и сравнение информации происходят в головном мозге.



76

вероятно и зависит от межклеточных взаимодействий. В указанном случае требуются некоторый переизбыток эмбриональных нейробластов, их конкурентное поведение при дифференцировке и запрограммированная гибель клеток. Такой переизбыток эмбрионального материала практически невозможен у беспозвоночных. В результате нервная система развивается преимущественно по детерминационному типу. Это означает, что число нервных клеток, их связи и даже ветвление дендритов предопределены генетически. Интересно отметить, что генетическая детерминация развития дрозофилы столь велика, что спустя 700 поколений нейроны имеют идентичное с первым поколением ветвление дендритов.

Если попытаться количественно выразить соотношение детерминированных и регуляционных событий в развитии нервной системы беспозвоночных, то оно составит примерно 70 к 30. Понятно, что при таком соотношении практически не остаётся места для морфологической индивидуализации нервной системы. Более того, достаточно жёсткая детерминированность строения создаёт возможность эффективной передачи по наследству разнообразных форм поведения. В связи с этим у беспозвоночных мы встречаем преимущественно инстинктивное поведение, его незначительную индивидуализацию без «высоких» психологических свойств (Pechenic, 1991). Важным функциональным отличием беспозвоночных является нейрогормональная регуляция поведения. Нервная и эндокринная системы образуют интегрированные нейроэндокринные комплексы. У наиболее эволюционно продвинутых видов беспозвоночных в рефлекторные реакции и обработку сенсорной информации входит нейрогормональный этап. Участие нейрогормонального этапа в работе головных ганглиев может различаться, но его значение у беспозвоночных несопоставимо больше, чем у позвоночных животных.

У большинства высших беспозвоночных формируется специальный нейрогормональный орган, расположенный позади головных ганглиев. Эти образования названы нейрогемальным органом, а при слиянии с головными ганглиями или нервами — нейрогемальной зоной. Существование этого центра приводит к тому, что поведение животного при любой активации головных ганглиев начинает контролироваться выделяемыми гормонами нейрогемальной системы. Начавшись с активности нейронов,

поведение попадает под контроль гормональных центров и становится более генерализованным, программируемым и предсказуемым. Соотношение влияний на поведение нейрогормональных и нервных комплексов специально не изучали. Однако приблизительная оценка показывает, что у высших беспозвоночных поведение примерно на 85% контролируется нейрогормонами, а у приматов и человека доля этого влияния не достигает 50%.

77

§ 11. Нервная система беспозвоночных

У беспозвоночных диффузно-ганглиозная нервная система с выраженными головными и туловищными ганглиями. Туловищные ганглии обеспечивают местный контроль над вегетативными функциями и моторной активностью. Головные ганглии содержат скопления нейронов, отвечающих за осязание, зрение, обоняние, вкус, слух, электрорецепцию и эндогенную рецепцию (рис 1-15). Эти специализированные области интегрированы между собой и имеют своеобразную надстройку — комплекс вставочных ассоциативных нейронов. Нейроны могут располагаться как в виде дополнительных ядер в нейропиле головных ганглиев, так и в ассоциативных структурах — грибовидных телах. Грибовидные тела не имеют прямых связей с рецепторами конкретных органов чувств. Они являются своеобразной надстройкой над специализированными центрами, что отражено и в их строении. Грибовидным телам свойственна не нейропильная или ядерная, а стратифицированная структура. Клетки расположены слоями, как бы в несколько этажей. Этот тип организации нейронов позволяет оптимально обрабатывать поступающую информацию и является структурным признаком сложных анализаторных или ассоциативных функций. Если в ганглиях или грибовидных телах принято решение и запущена поведенческая программа, то она реализуется через систему эффекторных центров — двигательных или нейрогормональных клеток. В самой сложной нервной системе насекомых эффекторные центры и нейрогормональные клетки тоже выделены в отдельные структуры головных ганглиев (Pierce, Mangel, 1987). По принципам специализации мозга позвоночные и беспозвоночные очень похожи (см. рис. 1-15). Разница сводится к размерам мозга и способам решения поведенческих задач.

Оценивая результаты морфологической эволюции нервной системы, необходимо отметить, что наибольшего развития она достигла у беспозвоночных животных. Беспозвоночные подтвердили это преимущество тем, что стали самой разнообразной и многочисленной группой животных на планете. Только насекомых насчитывается более 1 млн видов, что делает их безусловными лидерами нейробиологической эволюции. Их нервная система очень небольшого размера, обладает развитыми сенсорными входами и имеет практически полный набор программ поведения, находящийся под контролем генетических и нейрогормональных процессов. Компактность, экономичность и детерминированность делают нервную систему беспозвоночных совершенным инструментом для решения стандартных задач. Учитывая однотипность и предопределённость реакций нервной системы, легко понять согласованность миграций, половую и суточную активность

78

высших беспозвоночных. Совершенство нервной системы позволило беспозвоночным освоить огромные пространства и быть самой распространённой группой животных на планете. Однако существует и обратная сторона медали. За компактность, экономичность и эффективность нервной системы беспозвоночным пришлось заплатить индивидуализацией поведения. Беспозвоночные практически не обладают внутривидовой изменчивостью в строении нервной системы и как следствие индивидуальными особенностями поведения. Они совершенны в предусмотренных природой случаях и беспомощны в нестандартной ситуации.

Из высших беспозвоночных получились бы идеальные солдаты, но из них не вышел бы ни один генерал. Там, где начинаются индивидуальность и творчество, царят морфологическая изменчивость, структурная избыточность и случайность.

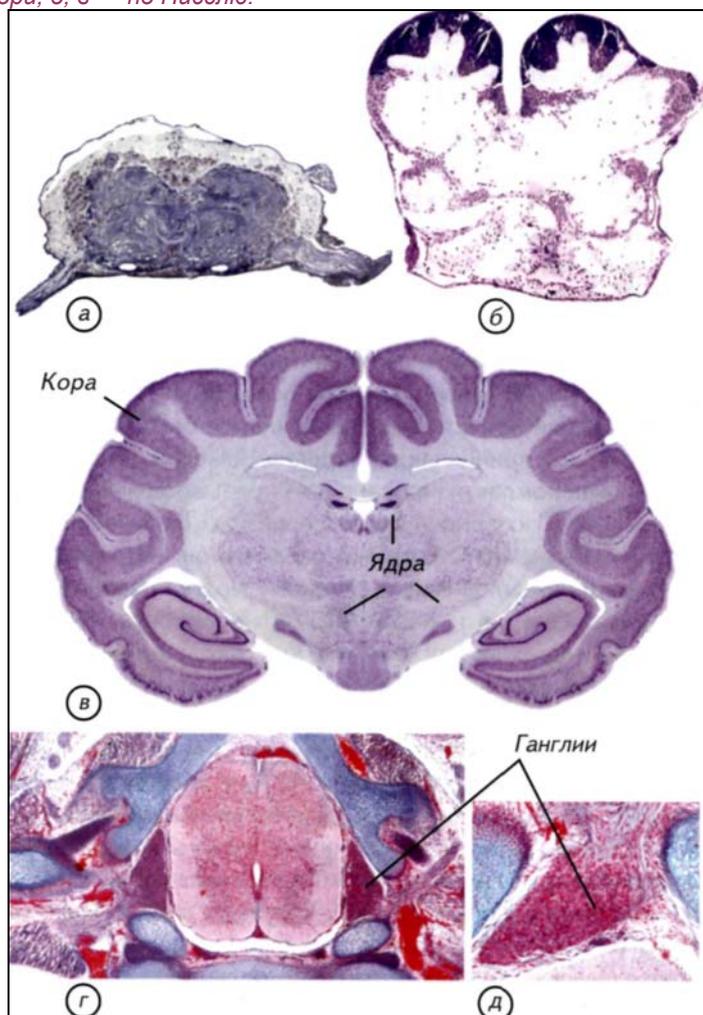
§ 12. Нервная система позвоночных

Нервная система позвоночных построена на принципах вероятностного развития, дублирования, избыточности и индивидуальной изменчивости. Это не означает, что в мозге позвоночных нет места генетической детерминации развития или нейрогормональной регуляции. Все эти слагаемые поведения присутствуют. Однако они играют несоизмеримо меньшую роль, чем у беспозвоночных. При развитии нервной системы позвоночных действуют законы формообразования, которые детерминируют первичную региональную экспрессию генов и морфогенез (Савельев, 2001). Одновременно есть и огромная переизбыточность эмбриональных нейробластов. Строгой детерминации развития каждого отдельного нейрона, как у беспозвоночных, нет. Судьба клетки вероятностна и зависит от тех коммуникативных взаимодействий, в которые она вступает во время индивидуального развития и дифференцировки. Достаточно высокая случайность судьбы каждого нейробласта отражается в огромных масштабах гибели клеток нервной системы. При развитии головного мозга млекопитающих нормальная гибель клеток обычно составляет 0,2-0,4%. К концу метаморфоза бесхвостых амфибий гибнут 85% всех нейробластов спинного мозга. Такие потери клеток были бы невозможны для беспозвоночных, а у позвоночных эти события составляют нормальный морфогенез. Вероятностное развитие нервных клеток позвоночных подтверждено в многочисленных экспериментах. Достаточно упомянуть способность нервной системы позвоночных к компенсации искусственно вызванной гибели клеток. Если у эмбриона амфибии на стадии нервной пластинки случайным образом (не в одном месте) разрушить 40% клеток, то зародыш разовьётся в нормальный организм немного меньшего размера.

79

Рис. I-15. Гистологическое строение нервной системы позвоночных и беспозвоночных.

Ганглии нервной системы имеют общий план строения как у позвоночных, так и у беспозвоночных животных. а — *подлоточный ганглий речного рака*; б — *головные ганглии таракана*; в — *срез через головной мозг хорька*; г — *спинной мозг домашней мыши*; д — *ганглии дорсальных рогов спинного мозга мышонка*. Срезы а, г, д окрашены по Маллори, б, в — по Нислю.



80

Следовательно, нервная система позвоночных уже в эмбриональный период закладывается с «переизбытком» клеток, поскольку их судьба не столь строго predetermined, как у беспозвоночных. Известные различия в развитии нервной системы позвоночных и беспозвоночных животных позволяют назвать онтогенетическое развитие позвоночных регуляционным, а беспозвоночных — детерминационным. Это не означает полного отсутствия детерминационных явлений у позвоночных и регуляционных процессов у беспозвоночных. Однако явное преобладание одного процесса над другим совершенно очевидно. Иначе и не может быть по логике поведения животных этих групп. Жёсткая детерминация развития и поведения свойственна беспозвоночным. Для позвоночных характерны вероятностное развитие и поливариантность индивидуального поведения. Различные стратегии развития нервной системы позвоночных и беспозвоночных отражаются в основных принципах её морфологической организации. Если нервная система компактизирована из-за размеров и массы тела беспозвоночных, то у позвоночных нет серьёзных физических препятствий для её увеличения. Отсутствие ограничения на размер нервной системы позволяет головному и спинному мозгу позвоночных достигать крупных размеров и массы 10 кг (Nieuwenhuys, 1998). Однако различия в размерах мозга не исключают сходства гистологической организации у позвоночных и беспозвоночных (см. рис. I-15; рис. I-16).

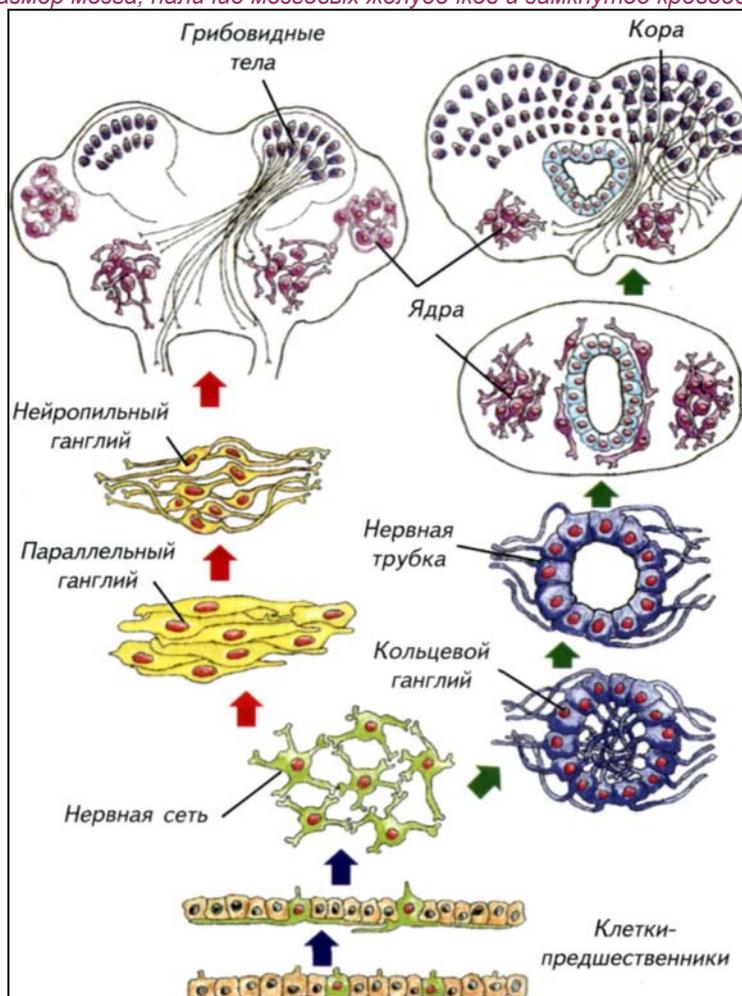
Нервные клетки в обеих группах животных не имеют принципиальных различий в цитологической организации, хотя некоторые особенности в строении отростков и тел клеток могут быть предметом исследования сравнительной цитологии. В самом простом случае нервные клетки образуют диффузную сеть у животных обеих групп (см. рис. I-16). В ганглиях беспозвоночных и нервной трубке позвоночных клетки и их отростки расположены закономерным образом. К первому типу организации нервных клеток беспозвоночных следует отнести их способность формировать «параллельные ганглии» с однонаправленным вытягиванием тел нейронов и формированием контактов между параллельно расположенными отростками. Такие ганглии мало распространены в нервной системе позвоночных. Второй тип организации нейронов свойствен беспозвоночным и носит название дифференцированного нейропиля, расположенного внутри кольцевого ганглия (см. рис. I-16). Он состоит из тел клеток, расположенных в корковом слое, и нейропиля, состоящего из

переплетённых отростков нейронов. Это наиболее распространённый принцип строения туловищных и головных ганглиев. Третьим типом концентрации нервных элементов в обеих группах является нейропиль с островками тел клеток (см. рис. I-14; I-16). Локальные концентрации тел

81

Рис I-16. Основные тенденции усложнения структурной организации нервной системы.

Синими стрелками обозначен условный этап появления нервных клеток, красными — основной путь церебрализации беспозвоночных, а зелёными — позвоночных животных. В обоих случаях наиболее сложная нервная система организована по ганглиозно-ядерно-корковому типу. Основными отличиями позвоночных являются больший размер мозга, наличие мозговых желудочков и замкнутое кровообращение.



82

клеток беспозвоночных сходны с ядрами головного и спинного мозга позвоночных. Компактное расположение тел нейронов внутри ганглия позволяет клеткам эффективнее обмениваться информацией.

У позвоночных чаще встречаются периферические ганглии, окружённые соединительнотканной оболочкой. Тела клеток в таких ганглиях расположены по всему объёму структуры и не имеют поверхностной локализации, как у беспозвоночных. Нейропиль, состоящий из переплетённых отростков клеток, не выражен. В корковых структурах позвоночных и беспозвоночных расположение тел клеток многослойное (см. рис. I-15; I-16). Они обычно разделены пучками волокон, которые позволяют выделять как горизонтальные слои коры, так и вертикальные колонки. Для позвоночных специфично участие разнообразных типов клеток в формировании коры, а у беспозвоночных это довольно редкое явление. Принципиальным морфологическим отличием позвоночных являются мозговые желудочки, которые окружены специализированными эпендимными клетками. Эти клетки сохраняют эмбриональные свойства и могут участвовать в регенерации мозга. У постоянно растущих животных, таких, как неотенические виды хвостатых амфибий, акулы и некоторые рептилии, эпендимные клетки спинного мозга могут пролиферировать и формировать отростки даже у половозрелых особей. У некоторых певчих птиц происходят сезонная пролиферация эпендимных клеток и их миграция в «певческие» центры мозга самцов. Таким образом происходит формирование морфологического субстрата для усложнения песенного репертуара. Сохранение эпендимными клетками способности к пролиферации служит подтверждением регуляционного принципа организации мозга позвоночных. Подобная «резервная избыточность» для беспозвоночных пока не известна.

У позвоночных существует столь же развитая специализация участков головного и спинного мозга, как и у беспозвоночных. Каждый отдел головного мозга представляет собой аналитический центр, обслуживающий один или несколько органов чувств. В зависимости от уровня морфофункционального развития того или иного

органа чувств изменяется и морфологическая организация мозгового представительства. Если один из органов чувств становится доминирующим в поведении животного, то его представительство в головном мозге обычно увеличивается. Как правило, это сопряжено с формированием специализированной ассоциативной «надстройки» в доминирующем отделе. В процессе эволюции это неоднократно приводило к возникновению ассоциативных центров в совершенно разных отделах головного мозга и на различном сенсорном субстрате. Примером может служить среднемозговой центр амфибий, возникший

83

в результате опережающего развития зрения и органов боковой линии. Он имеет стратифицированную структуру, как в грибовидных телах насекомых, и является центром принятия решений и хранения индивидуального опыта. Многие костистые рыбы, обладающие электрорецепцией, имеют очень развитый задний мозг. Именно в нём и его деривате — мозжечке происходит анализ электрорецепторных сигналов из окружающего мира. Это приводит к появлению стратифицированных структур ассоциативно-аналитического типа уже в заднем мозге. Таким образом, как у беспозвоночных, так и у позвоночных ассоциативные центры являются своеобразной надстройкой над анализаторами и могут располагаться в различных структурных отделах центральной нервной системы. У позвоночных нейрогормональные клетки выделены в специализированный отдел — промежуточный мозг. Он столь же консервативен, как нейрогемальный орган беспозвоночных, и не меняет положения в мозге (Edinger, 1911; Nieuwenhuys, 1998).

Эти данные говорят не только о глубоких различиях, но и о сходстве развития и строения нервной системы позвоночных и беспозвоночных. Реконструируя пути усложнения морфологической организации мозга, можно предположить такую последовательность событий. На первом этапе исторического развития нервной системы из клеток эктодермального зачатка появились чувствительные элементы (см. рис. I-16). Специализированные клетки эктодермы обладали одновременно сенсорными и эффекторными функциями. Они рецептировали сигнал, проводили его к эффекторным органам и запускали их реакцию. Эти клетки были связаны между собой и формировали непрерывную сеть, которая не имела выраженных центров (см. рис. I-12; I-14; I-16). Такой тип организации нервной системы мы встречаем у кишечнополостных. При появлении более сложных поведенческих задач элементы нервной системы стали объединяться в небольшие скопления. По-видимому, это происходило двумя путями. С одной стороны, формировались параллельные ганглии (см. рис. I-16) с синаптическими контактами между телами клеток. Этот примитивный тип концентрации нервных элементов отмечен у свободноплавающих кишечнополостных. С другой стороны, появились скопления нейронов с наружным расположением тел клеток и нейропилем из переплетённых отростков внутри ганглия (см. рис. I-16). Этот тип организации ганглиев оказался достаточно эффективным и сохранился до настоящего времени у большинства беспозвоночных. Такой ганглий обладает рядом преимуществ, которые имеют особое значение для животных с незамкнутой кровеносной системой. Тела его нейронов расположены

84

преимущественно на наружной поверхности, что позволяет поддерживать довольно высокий уровень метаболизма. Через открытую поверхность тел нейронов происходит снабжение питательными веществами, кислородом и отводятся токсичные продукты жизнедеятельности клеток. Нейропилем, находящийся внутри ганглия, даёт возможность формировать синаптокомплексы, обмениваться сигналами и формировать генерализованный ответ на разнообразные воздействия. По-видимому, из этой формы концентрации нервных элементов возникли головные и туловищные ганглии высших беспозвоночных, ганглии и нервная трубка позвоночных (см. рис. I-15; I-16).

В головных ганглиях беспозвоночных сложились два основных типа гистологических структур: островковые скопления тел клеток и стратифицированные грибовидные тела. Островковые скопления тел клеток беспозвоночных практически идентичны подкорковым и стволовым ядрам позвоночных. Организация грибовидных тел напоминает слоистое расположение клеток в коре млекопитающих. Однако грибовидные тела беспозвоночных не имеют упорядоченных вертикальных связей между нейронами. Тем не менее стратификация нейронов в грибовидных телах предполагает сходство механизмов обработки информации в ассоциативных центрах позвоночных и беспозвоночных животных.

Вероятно, нервная система позвоночных возникла из ганглиев беспозвоночных с нейропилем из переплетённых отростков (см. рис. I-16). Трубочатая нервная система сформировалась в результате выхода отростков нейронов из внутренней полости ганглия. Это событие привело к появлению нейропиля из отростков нервных клеток наружной стороны нервной трубки. Дальнейшее формирование новых нервных центров происходило преимущественно вокруг желудочков, в толще наружного переплетённых отростков. В результате возникли центральное серое вещество и окружающие его волокна (белое вещество). Часть клеток выселялась из прижелудочковой зоны и формировала структуры ядерного или стратифицированного типа во внешнем нейропиле (см. рис. I-16). У высших позвоночных центральное серое вещество практически отсутствует, а основные нервные центры мозга представлены сложными ядрами и корковыми структурами различных типов (см. рис. I-15, е). В дальнейшем цефализация позвоночных развивалась по принципу количественного наращивания анатомического представительства анализаторных систем и ассоциативных центров. В отличие от беспозвоночных, нервная система трубочатого типа при замкнутой кровеносной системе может бесконечно увеличиваться в размерах. Это позволило позвоночным достигнуть очень высокого развития умственных способностей.

85

Подводя итог краткому обзору основных принципов анатомической и гистологической интеграции нервных клеток у беспозвоночных и позвоночных животных, необходимо сделать несколько общих выводов. Во-первых, нейроны в обеих группах животных имеют сходное строение, но различаются по линейным размерам. Во-вторых, интегративные взаимодействия между нейронами осуществляются в сходных гистологических образованиях: ганглиях, ядрах и стратифицированных структурах. Эти образования встречаются как у беспозвоночных, так и у позвоночных животных.

Основным морфологическим отличием позвоночных являются размер нервной системы, наличие мозговых желудочков и организация кровеносной системы. Эффективная и замкнутая система кровоснабжения позволяет поддерживать высокий уровень метаболизма. Обширная система мозговых желудочков и сосудистое сплетение обеспечивают осмотический и водный баланс головного и спинного мозга. Эти морфологические особенности позвоночных обеспечивают лабильность, большие адаптационные возможности и размеры нервной системы. Нервная система у беспозвоночных более консервативна, имеет небольшие размеры и не обладает столь широкими адаптивными возможностями, как у позвоночных. Зато она имеет огромный набор генетически детерминированных программ поведения, чётко запрограммированное развитие и эффективную систему гормональной регуляции физиологической активности. Небольшие размеры беспозвоночных позволяют добиваться впечатляющих успехов в конкуренции с другими видами животных. Сравнение организации позвоночных и беспозвоночных отражает различные принципы развития нервной системы, что даёт представление о возможных вариантах её строения и путях эволюции.

86

Органы чувств и эффекторные системы

Нервная система возникла как способ быстрой адаптации организма к изменению внешней, а затем и внутренней среды, поэтому источники информации об этих изменениях эволюционировали вместе с мозгом. Первоначально, как указывалось ранее, клеточные предшественники нервной системы были однотипны. Они отличались от окружающих клеток только способностью быстрее проводить сигналы, что и выделило их в самостоятельную и быстродействующую нервную систему. Однако реакции на внешние раздражители становятся совершеннее при точном распознавании источника воздействия. Чем лучше идентифицирован раздражитель, тем адекватнее будет ответ организма. Можно сформулировать основные требования к распознаванию сигналов, которые лежат в основе возникновения и эволюции органов чувств.

1. *Различение типа и природы воздействия.* Органы чувств должны определять природу воздействия. Она может быть химической, механической и электромагнитной. Этими свойствами в определённой степени обладают любые живые клетки.

2. *Величина воздействия.* Рецепторный аппарат должен определять величину воздействия. Чем шире диапазон чувствительности, тем точнее будет реакция организма.

3. *Получение контактной и дистантной информации.* Если понадобится, органы чувств должны получать информацию на расстоянии от предмета. Чем больше дистанция эффективной работы сенсорной системы, тем больше шансов у животного подготовиться к реальному контакту с объектом или избежать его.

4. *Работа внешних органов чувств должна постоянно сопоставляться с работой внутренних систем организма.* Для такого сравнения необходимы специальные центры, где можно было бы сравнить информацию из внешней и внутренней среды. Иначе говоря, внутренние рецепторные системы оказывают не меньшее, а часто и большее влияние на выбор конкретной формы поведения.

На заре возникновения многоклеточных организмов одинаковые клетки первичной нервной системы не различались по возможностям. Они могли воспринимать одни и те же сигналы с одинаковой интенсивностью. При повышении требований к точности рецепции проблема может решаться двумя путями. В самом простом случае это увеличение количества и повышение чувствительности универсальных рецепторных клеток нервной системы. При этом никаких принципиальных изменений

87

с чувствительными клетками не происходит: их становится больше или их чувствительность повышается. Понятно, что такие неспециализированные клетки использовали общую способность всех клеток воспринимать основные типы внешних воздействий. Подобная универсальность очень полезна, но не может дать принципиальных преимуществ по различению сложных сигналов. Это особенно важно для развития дистантных рецепторов, которые могут анализировать внешние сигналы, не вступая в непосредственный контакт с объектом анализа (рис. I-17; I-18). Наиболее перспективным оказался второй путь, связанный со специализацией клеток и органов: клетки приобретают исключительную чувствительность к определённому воздействию, но в значительной степени утрачивают способность воспринимать раздражения других типов. Такая гиперспециализация чувствительных клеток неизбежно должна была привести к объединению клеток с особыми свойствами в отдельные органы или структуры. Это и произошло в процессе эволюции как беспозвоночных, так и позвоночных животных.

Развитие дистантных (внешних) органов чувств невозможно без аналогичной эволюции внутренних рецепторов организма. При формировании целостного ответа на внешние сигналы необходима элементарная самооценка внутренних возможностей животного для осуществления «желаемой» активности. Иллюзии возможностей рождают трагедии. Иначе говоря, животное или человек должен точно знать реальное состояние своего организма, что невозможно оценить без специализированных внутренних рецепторов, поэтому рецепторы внутренних органов и скелетной мускулатуры эволюционировали параллельно с эволюцией дистантных органов чувств.

§ 13. Рецепторы и органы чувств

Органы чувств по источникам воздействий можно разделить на эндогенные и экзогенные. Первые специализируются на рецепции внутренней среды и органов животного, а вторые информируют о внешней среде. Оба источника информации крайне важны для организма. Эволюция обоих направлений чувствительности шла параллельно. Иногда органы чувств классифицируют по способности рецептировать объекты на расстоянии, разделяя их на контактные и дистантные. Чем с большего расстояния животное может распознать объект, тем больше у животного шансов на выживание. Дистантные органы чувств сыграли

огромную роль в приспособлении и выживании позвоночных.

В основе строения органов чувств лежит фундаментальная способность любых клеток реагировать на механические, химические и электромагнитные воздействия (см. выше). Эти три типа чувствительности — основа строения всех органов чувств позвоночных.

88

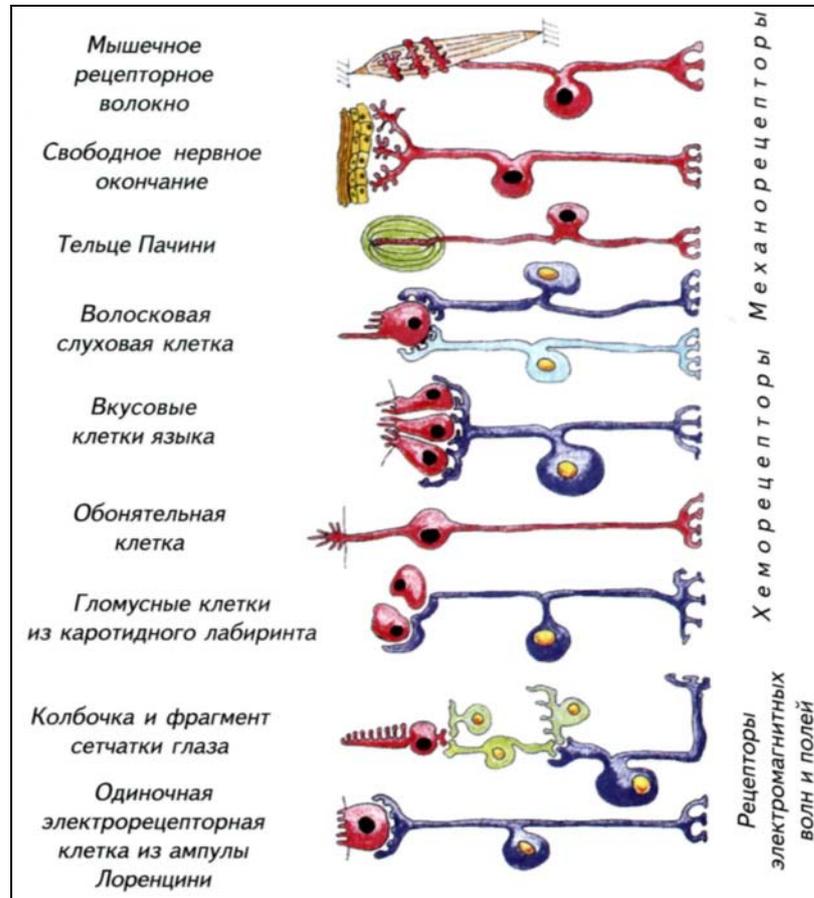
Механическая чувствительность построена на способности клеток или их специализированных образований реагировать на деформацию мембран. В основе этой чувствительности лежит изменение проницаемости механозависимых ионных каналов при изменении формы клеток или участков мембраны. В тривиальном случае мембрана чувствительных клеток содержит регулярно расположенные ионные каналы, которые с внутренней стороны мембраны соединены между собой микрофиламентами и микротрубочками. Если клетка в статичном состоянии, то ионные каналы закрыты. При механическом воздействии на клетку происходят деформация мембраны и локальное «растаскивание» структурных белков механозависимого ионного канала. Это вызывает изменение заряда мембраны и формирование градуального потенциала. Если механорецепторная клетка сама передаёт сигнал в мозг, то генерируется потенциал действия, а если нет, то градуальный сигнал считывается передающим нейроном. К механорецепторам относят свободные нервные окончания, большую часть соматосенсорных рецепторов, органы боковой линии, рецепторы линейного и углового ускорения, а также органы слуха. Различия между этими рецепторами сводятся к системе механических фильтров, которые служат для выделения необходимого диапазона воздействия. Это могут быть волоски, каналы с жидкостью, элементы скелета и т. д.

По «сравнительно-анатомической традиции» среди рецепторов принято выделять первичночувствующие и вторичночувствующие клетки. К первичночувствующим относят нейроны, происходящие из эктодермы, нервных плакод и нервного гребня. Эти клетки могут рецептировать сигналы и самостоятельно передавать их в нервную систему. К первичночувствующим относят эпителиально-чувствующие клетки обонятельной и вомероназальной системы, осморорецепторы гипоталамуса и нервно-чувствующие клетки. Их тела располагаются в ганглиях, а отростки распространяются в различные участки тела и специализированные органы. Среди механорецепторов к первичночувствующим относят клетки, образующие свободные нервные окончания и инкапсулированные органы. К вторичночувствующим клеткам относят рецепторы, которые могут воспринимать сигналы и формировать только градуальный потенциал. Потенциал действия для передачи сигнала в мозг генерируют только специализированные нервно-чувствующие клетки. Среди механорецепторов к вторичночувствующим относят слуховые клетки, рецепторы углового и линейного ускорения и органы боковой линии. Среди других систем к вторично-чувствующим причисляют вкусовые рецепторы, гломусные клетки каротидного тела и электрорецепторы.

89

Рис. I-17. Примеры строения некоторых дистантных и контактных рецепторов нервной системы позвоночных.

Непосредственно рецептировать и передавать сигналы в нервную систему могут только первичночувствующие клетки (обонятельные клетки и свободные нервные окончания). Как правило, эти функции разделены между разными типами нервных клеток. Красным цветом отмечены рецептирующие клетки, зелёным и синим — передающие нейроны. Высокая чувствительность часто связана с модуляцией сигнала, проходящего через рецепторную клетку. Волосковые клетки получают входной сигнал по эфферентному волокну (голубая клетка), а его считывание происходит при помощи афферентной клетки, которая в ганглии сравнивает разницу между посланным и возвратившимся сигналами.



90

В основе химической чувствительности лежит способность поверхности клеток распознавать различные вещества. На поверхности клетки находятся рецепторные молекулы, которые могут присоединять к себе молекулу стимулирующего вещества, находящегося снаружи клетки. Рецепторная молекула функционально соединена с ионным каналом, закрытым в обычном состоянии. В момент контакта со стимулирующим веществом канал открывается и изменяется локальный заряд мембраны. Далее всё происходит, как в случае механорецепторной чувствительности. Химической чувствительностью обладают первично-чувствующие клетки: обонятельные и вомероназальные рецепторы и осморорецепторы гипоталамуса; вторичночувствующие хеморецепторы: вкусовые рецепторы, гломусные клетки каротидного тела и кожные хеморецепторы костных рыб.

Химический состав наружной и внутренней среды организма нуждается в контроле. Стабильность внутренней среды обеспечивается системами контроля над обменными процессами и осмотическим балансом. Хеморецепторы, взаимодействующие с внешней средой, разделяют на дистантные и контактные. К дистантным относят орган обоняния и вомероназальную систему. У рептилий вомероназальный орган является контактным рецептором. У рыб (и некоторых амфибий) обнаружены своеобразные хеморецепторы — кожные вкусовые сосочки, которые находятся на поверхности тела и на плавниках. Основной дистантной хеморецепторной системой является орган обоняния. Обонятельные рецепторные клетки расположены не на поверхности тела, а в специальных полостях — обонятельных мешках, или камерах. Обонятельные камеры часто соединены как с внешней средой, так и с полостью глотки. В самом наглядном, но далеко не простом случае обонятельный мешок действительно выглядит, как простая камера с рецепторными клетками на дне (см. рис. I-18, а). Однако за видимой простотой скрывается сложнейшая аэрогидродинамическая система обонятельной рецепции амфибий.

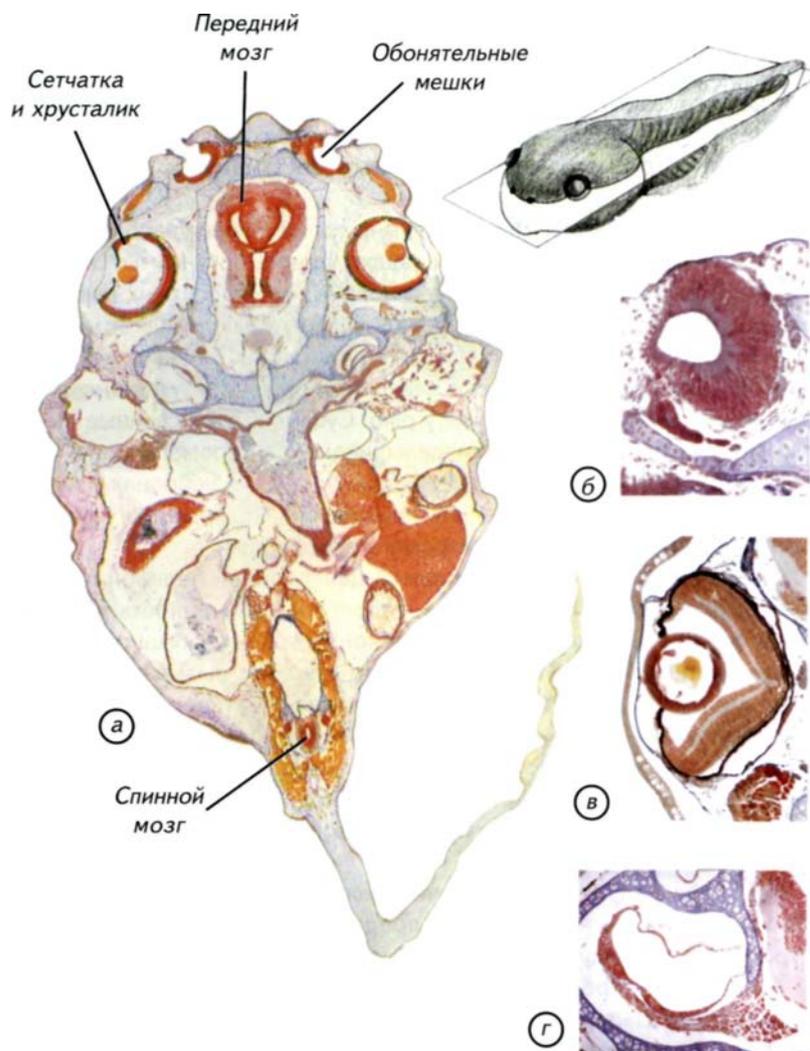
Электромагнитная чувствительность основана на способности волн определённой длины оказывать обратимое действие на органические молекулы, расположенные внутри специализированных клеток. В самом обычном случае свет попадает на родопсин (11-цис-ретиаль) палочки сетчатки глаза и поглощается,

вызывая выцветание пигмента; 11-цис-ретиаль трансформируется в 11-транс-ретиаль, что означает превращение энергии поглощённого кванта света в энергию химической связи родопсина. Эта энергия химической связи используется для формирования градуального потенциала, который в конечном счёте передаётся в мозг ганглиозной клеткой сетчатки (Levine, 1985).

91

Рис. I-18. Гистологические срезы через тело личинки (головастика) лягушки и различные органы чувств.

а — горизонтальный срез через тело головастика (показано в верхнем правом углу); б — срез через обонятельный мешок; в — срез через сетчатку и хрусталик глаза; г — поперечный срез через участок внутреннего уха.



92

Описанным способом работают фоторецепторные клетки глаза и пинеального комплекса гипоталамуса. Однако существует несколько специализированных электрорецепторов, которые воспринимают электромагнитные волны не в световом диапазоне. К ним относят этmoidные органы термочувствительности некоторых змей и ампулярные электрорецепторные органы рыб. Инфракрасный диапазон используется вторичночувствующими клетками змей для нахождения теплокровных жертв.

Ампулами Лоренцини рыбы рецептируют изменения напряжённости электромагнитного поля, которое создают другие организмы. Электро-рецепция известна не только у пластиножаберных и костных рыб. Среди амниот такой способностью наделены некоторые птицы и утконос. Интересно, что рецептируемая напряжённость поля одинакова у рыб и утконоса. Однако поведенческая реакция проявляется у утконоса при раздражении в 10 раз слабее, чем у рыб. Существуют косвенные свидетельства восприимчивости рецепции дельфинами электромагнитного поля Земли. Эту способность связывают с присутствием в нейронах и мозговых оболочках ряда органических соединений, которые могут менять ориентацию даже в слабых электромагнитных полях.

Следует подчеркнуть, что в самой центральной нервной системе нет никаких специализированных рецепторов, хотя клетки многих отделов мозга реагируют на изменение концентрации гормонов в крови. Прямое оперативное вмешательство на мозге не вызывает болевых ощущений. Несколько иная ситуация с парасимпатическими ганглиями, расположенными в непосредственной близости от внутренних органов. За последние годы накопилось немало свидетельств о существовании специализированных свободных нервных окончаний, иннервирующих нейроны, находящиеся в периферических парасимпатических ганглиях.

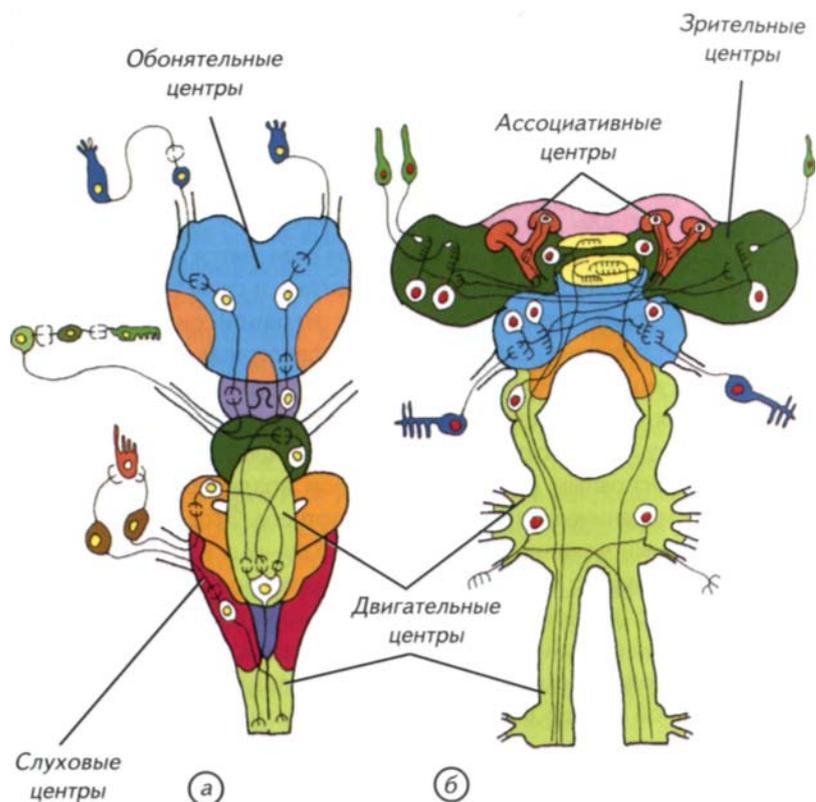
Несмотря на глубокие различия между позвоночными и беспозвоночными животными, мозговое представительство органов чувств построено по общему принципу (рис. I-19). Каждый специализированный орган чувств представлен в головном мозге скоплением клеток, которые обрабатывают поступающие сигналы и сравнивают их с активностью других органов чувств. Чем сложнее рецепторная система и чем большую роль в жизни животного она играет, тем морфологически выраженнее представительство данного органа чувств в головном мозге. Морфологическая структура мозга как позвоночных, так и беспозвоночных является своеобразным зеркалом их способности воспринимать мир.

Однако никакой поведенческой адаптации животных к внешней среде без развитой и быстро работающей эффекторной системы

93

Рис. I-19. Организация головного мозга позвоночного (акулы) и головных ганглиев беспозвоночного (насекомые).

Сходные анализаторные системы окрашены в идентичные цвета. а — *позвоночное*; б — *насекомое*. Несмотря на глубокие морфологические различия в эволюционных стратегиях становления головных отделов нервной системы, обе конструкции имеют множество общих черт. Обработка информации от анализаторов разделена в специализированных структурах головных ганглиев и головного мозга, а ассоциативные системы обособлены и часто стратифицированы.



94

представить невозможно. Если бы животные и человек могли воздействовать на окружающий мир «силой мысли», то в мясистой филейной части не было бы нужды. Даже самая великолепная мысль не может вырваться из мозга самостоятельно. Она доходит до человечества только через сокращение мускулатуры языка и конечностей. В связи с этим эффекторный аппарат управления организмом следует рассмотреть несколько подробнее.

§ 14. Эффекторные системы

В основе эффекторных систем лежит всё та же способность клеток воспринимать сигналы химической, механической и электромагнитной природы. Однако источником этих сигналов становится не внешняя среда, а сама нервная система. Внутренние органы и скелетная мускулатура получают управляющие сигналы от нервной системы или её посредников. Изменение состояния этих эффекторных систем приводит к физической модификации наблюдаемого поведения. Надо отметить, что у животных и человека нет переизбытка вариантов воздействия на внешнюю среду. Эффекторные системы включают в себя несколько компонентов. Основным реальным способом воздействия на внешний мир является механическая активность животного. Этот непосредственный эффекторный механизм построен на различных вариантах деформации тела. Тело можно перемещать в пространстве по гидродинамическим законам, как это делают кальмары, выбрасывая порции воды из-под мантии. Неплохой вариант аппарата движения представляют гидростатические амбулакральные ножки, которые используют морские звёзды. Однако основной способ двигательной активности у животных связан с сокращением мускулатуры.

Скелетная мускулатура состоит из нескольких типов поперечнополосатых мышц, которые различаются по величине, продолжительности усилий и типу метаболизма. Поперечная исчерченность этих мышц обусловлена упорядоченным расположением слоёв актиновых и миозиновых филаментов. Филаменты способны к движению относительно друг друга с затратой энергии, что и является основой механической активности мышц. Сходное строение имеет и сердечная мышца, но между её клетками расположены электрические соединения. Они позволяют распространяться электрическому току от клетки к клетке.

В скелетной мускулатуре обычно выделяют тонические, медленные и быстрые фазические волокна. Тонические мышечные волокна не могут совершать одиночных сокращений и сокращаются медленно. Их сокращение полностью контролируется нервными импульсами мотонейронов. Эти мышцы распространены у амфибий,

95

рептилий и птиц. У млекопитающих они встречаются только в наружных мышцах глазного яблока. Фазические мышечные волокна могут производить одиночные сокращения. Сигнал, пришедший к ним по нервному волокну, вызывает генерацию собственного мышечного электрического разряда — потенциала действия. Этот разряд распространяется по мышце и синхронизирует сокращение отдельных мышечных волокон. Медленные мышечные фазические волокна иннервируются одним нервным волокном и сокращаются относительно медленно. Они эффективно участвуют в поддержании позы животных, медленно «устают» и характеризуются окислительным типом обмена. Это означает, что в таких мышцах много белка миоглобина, связывающего кислород и придающего тёмно-красный цвет мясу рыб и птиц.

Похожий тип обмена выявлен и у быстрых фазических волокон. Это также окислительные волокна, но способные к быстрым одиночным сокращениям. Энергичные и повторяющиеся движения крыльев птиц служат хорошей иллюстрацией такой локомоции. Совершенно иной тип обмена свойствен быстрым фазическим волокнам. Они способны развивать огромные усилия, но крайне непродолжительно. Они быстро «устают» из-за того, что энергия, необходимая для сокращения, продуцируется в результате гликолиза. Возникает торможение обмена кислорода, которое требует времени для восстановления исходной ситуации. Такие мышцы используются животными для экстремальных в силовом отношении ситуации. Гликолитические волокна широко распространены у амфибий, рептилий и птиц. Преимущества такой мускулатуры для холоднокровных животных очевидны. Она позволяет развить большие усилия при низком уровне обмена. При взлёте птицы используют мощные грудные мышцы. Они белого цвета и являются самым наглядным примером гликолитической мускулатуры. Таким образом, эффекторная система скелетной мускулатуры весьма разнообразна и имеет несколько типов волокон. Однако смысл работы любых механических систем сводится к перемещениям тела животного или человека.

Для многих первичноводных позвоночных характерен ещё один эффекторный механизм, связанный с изменением окраски тела (рис. 1-20). Ещё в 1876 г. Пуше (G. Poushet) заметил, что при перерезке зрительного нерва меланофоры расширяются на поверхности тела карпозубых рыб и замирают в таком состоянии. Иначе говоря, он установил факт центральной нервной регуляции меланофоров костистых рыб и её зависимость от зрительной системы. Центр управления меланофорами расположен в вентральной части среднего мозга. От

96

него начинается эффекторный спинномозговой пучок волокон, который оканчивается на уровне XV-XVI позвонков. Через два или три вентральных корешка спинномозговые симпатические нервные волокна выходят в симпатический ствол и распространяются по всему телу животного. Отростки двигательных симпатических нейронов достигают конкретных меланоцитов, что позволяет вызывать быстрые реакции по изменению окраски животного. На поверхности головы меланофорами управляют симпатические волокна, которые выходят из головного мозга в составе тройничного (V) черепно-мозгового нерва, поэтому первичные реакции меланофоров костистых рыб на голове и теле существенно различаются как по скорости изменения, так и по цветовой гамме. Граница между двумя бассейнами иннервации проходит по жаберной крышке.

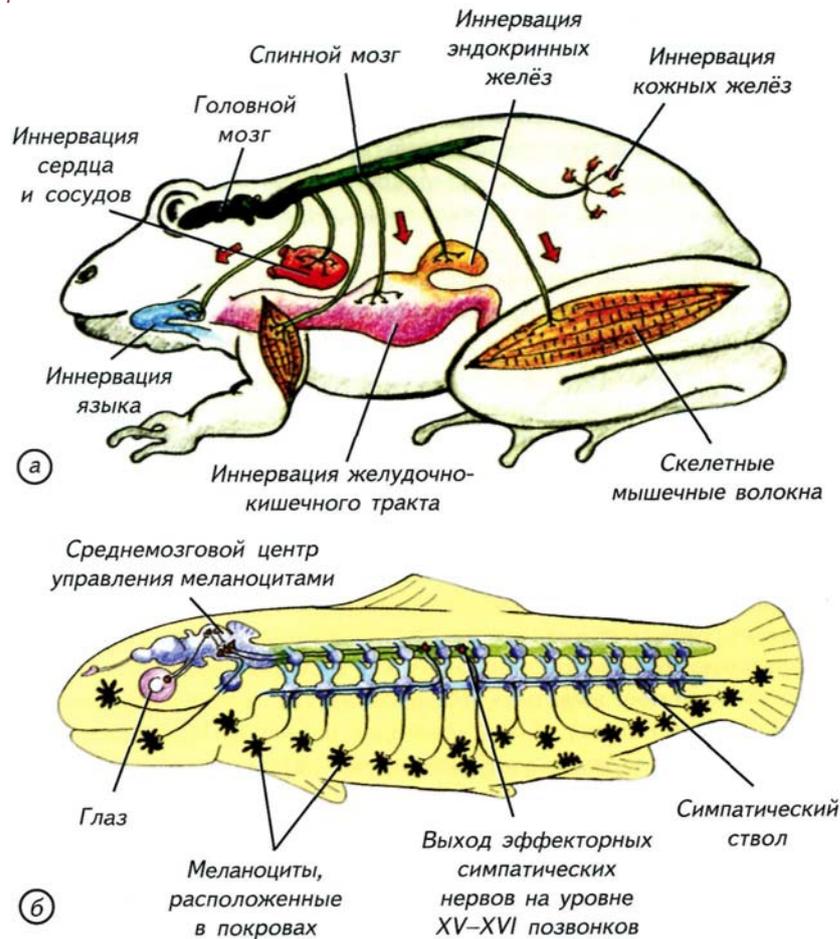
Кроме скелетных мышц, эффекторными системами животного являются гладкая мускулатура, эндокринные и экзокринные железы. Работа этих органов не так очевидна, как скелетной мускулатуры, но они оказывают огромное влияние на поведение животных. Гладко-мышечные клетки не имеют поперечной исчерченности, как сердечная мышца или скелетная мускулатура. Внутри цитоплазмы миофиламенты распределены относительно случайно. Гладкомышечные клетки расположены у позвоночных в стенках артерий, артериол, пищеварительной системы, мочеточников, мочевого пузыря и многих других систем. Этот эффекторный путь регулирует давление крови, прохождение пищи и активность половых органов. Механизм регуляции сокращения гладких мышц зависит от их близости к нервным окончаниям. Чем они ближе расположены, тем активнее реакция сокращения. Выход медиатора из нервных окончаний может модулировать активность гладко-мышечных клеток. Этот тип клеток чувствителен как к нервной, так и к гормональной регуляции. Длительные сокращения могут вызываться как нервной активацией, так и гормональными причинами.

Ещё более инерционным эффекторным механизмом управления поведением животного являются эндокринные железы (см. рис. 1-20), это мощная система регуляции физиологической активности животного. Нервная система может на них влиять непосредственно или через нейроэндокринные клетки специализированного отдела — промежуточного мозга. В нём находятся гипоталамус, эпифиз и гипофиз. Нейрогормоны этой части мозга контролируют практически все железы внутренней секреции. Исключение составляют парашитовидные железы и кальцитониноциты щитовидной железы, которые контролируют кальциевый обмен позвоночных. Их активность регулируется по принципу обратной связи в зависимости от концентрации кальция в плазме крови.

97

Рис. I-20. Эффекторные системы организма позвоночных.

а — эффекторные нервные волокна управляют работой клеток гладкой и поперечнополосатой мускулатуры, наружных секреторных систем и желёз внутренней секреции; б — в покровах многих первичноводных позвоночных расположены пигментные клетки, которые меняют окраску животного в зависимости от окружающей среды. Эти клетки имеют центральную нервную регуляцию, а управляющий центр связан со зрительной системой животного.



98

У животных эндокринные железы вырабатывают различные химические вещества, которые переносятся от одних органов к другим. Среди этих веществ есть соединения, влияющие практически на все системы организма и дополняющие действие нервной системы. Во многих случаях нервная система, стимулировав гормональную регуляцию поведения, сама оказывается под влиянием гормональной активности. По сути поведение животного контролируется двумя главными интегративными системами организма — нервной и эндокринной, которые тесно связаны между собой. Основной функциональной единицей эндокринной системы является гормон.

Гормонами называют особые химические вещества, вырабатываемые в одних и действующие в других частях организма. В большинстве случаев гормоны образуются в хорошо обособленных железах или отдельных органах. Воздействие гормона зависит от его химических свойств и природы реагирующих тканей. Такие ткани названы тканями-мишенями. Гормоны вырабатываются в щитовидной железе, мозговом веществе и коре надпочечников, яичниках, семенниках, аденогипофизе, нейрогипофизе, урогофизе и в нервной системе. Выделение гормонов нервными клетками называется нейросекрецией.

Физиологическое подразделение гормонов на кинетические, метаболические, морфогенетические и поведенческие построено на их эффектах. Кинетические гормоны запускают мышечное сокращение, секреторную активность эндокринных и экзокринных желёз и изменение пигментации животных. Метаболические гормоны регулируют водно-солевой баланс, обмен углеводов и белков. Морфогенетические гормоны действуют в эмбриональный период, во время роста и полового созревания животных. Они регулируют рост тела, линьку, метаморфоз, созревание гонад, освобождение гамет и половую дифференцировку. Поведенческие гормоны являются достаточно условной группой, поскольку все гормоны так или иначе влияют на активность животных. Тем не менее традиционно называют «поведенческими» гормоны, регулирующие сезонную половую активность, и гормоны, оказывающие трофическое действие на нервную систему.

Гормональная регуляция поведения играет очень большую роль в повседневной и сезонной активности животных. Давно обнаружена прямая зависимость между отдельными гормонами и конкретными формами поведения. Гормональное воздействие на особь продолжительное и охватывает как нервную систему, так и

организм в целом. Таким образом, гормоны влияют на поведение в большей степени, чем любая другая система организма, за исключением мозга. Наибольшему гормональному контролю подвержены половое созревание,

99

половой диморфизм, размножение, ухаживание, копуляция и инверсия пола. Тем не менее это только одна из эффекторных систем, регулирующих физиологическую активность и поведение животных.

Ещё одной эффекторной системой можно назвать экзокринные железы. Они участвуют в пищеварении, защите кожи, маркировании территории и половых контактах между особями. Вырабатываемые ими соединения выделяются во внешнюю среду, а не внутрь организма. При помощи кожных желёз многие рыбы и амфибии защищают поверхность тела от различных неблагоприятных воздействий, а экзокринная часть поджелудочной железы вырабатывает пищеварительные ферменты. Работа глазничных и анальных желез млекопитающих служит одним из важнейших способов внутривидовой и межвидовой коммуникации.

Следовательно, нервная система реализует свою активность через мышечные клетки и железы. Они обеспечивают механизм движения самого животного, перемещение пищи и крови внутри его организма. Прямо или косвенно эти эффекторные системы осуществляют управление и контроль за работой почти всех специализированных органов и функциональных систем организма. Результаты этой работы постоянно контролируются внутренними рецепторами и органами чувств. Эффекторные и рецепторные структуры объединяет нервная система. Она прямо или косвенно влияет на весь организм, определяет его способность к быстрым адаптациям и контролирует взаимодействия между различными органами.

Память и забывание

Природа памяти остаётся одной из самых излюбленных тем для «физиологических» фантазий. Тема столь популярная и доступная для натурфилософских и умозрительных рассуждений, что мимо неё не прошёл ни один популярный мыслитель. Надо отметить, что и подходы к решению проблемы памяти были столь же общественно популярны, сколь далеки от реальности. В соответствии с модой времени предлагались нематериальные формы памяти, которые прекрасно агрегировались с душой. При этом память легко заселялась в тело или «удирала» из него в зависимости от теологической оценки поведения человека. Начиная с XIX в. память пытались объяснять более или менее реальными химическими или физиологическими процессами.

До настоящего времени распространены биохимические модели запоминания. Они особенно расцвели после открытия структуры ДНК в эпоху начала молекулярно-биохимических исследований. Дело дошло

100

до того, что были предложены экспериментальные «доказательства» существования «белковых молекул памяти». На них, как на популярную в те времена аудиоленту, записывалась некая информация о событиях. Затем она прокручивалась, расшифровывалась и проявлялась в сигналах нейронов. Следовательно, достаточно ввести необученным животным «белки памяти» от обученных, как они начнут решать сложные задачи, что, собственно, и было сделано.

Прошедших обучение планарий («отличников») разрезали на кусочки и скармливали ничего не ведавшим собратьям. «Неучёных» каннибалов запустили в незнакомый лабиринт, где они проявили сноровку своего учёного обеда. Этот эксперимент стал широко известен, так как полностью соответствовал страстному увлечению биохимической природой памяти.

Понятно, что недостоверность результатов была быстро установлена. Попытка приёма внутрь «информационных» молекул, которые будут разрушены пищеварительными ферментами, выглядит, как анекдот. Тем не менее подобные странноватые эксперименты регулярно обсуждаются до настоящего времени. В неявной форме туманные рассуждения о РНК-глиальных взаимодействиях как хранилище памяти неких информационных нейропептидов, соматических носителях памяти и особых информационных колебаниях регулярно возникают в литературе.

Трудно не согласиться с тем, что пассивное (энергонезатратное) хранение любых записей на любом носителе дало бы мозгу огромные преимущества. Однако эти фантазии перечёркиваются печальным опытом клинической смерти человека. Примерно через 6 мин после начала клинической смерти из мозга начинают необратимо исчезать воспоминания, а через четверть часа о личных воспоминаниях говорить уже не приходится. Если бы память хранилась на каком-либо энергетически независимом носителе, то она бы могла восстановиться. Этого не происходит, что означает динамичность памяти и постоянные энергетические затраты на её поддержание. Проблемы механизмов памяти трактуют как некий круг широких и разнонаправленных процессов мозга, который понять, по-видимому, не дано. Столь приятный вывод стимулирует деятельность мозга и позволяет перечислить безусловный набор фактов, которые отражают существование или исчезновение памяти.

§ 15. Механизмы памяти

1. *Память — это функция нервных клеток.* При синдроме Корсакова, рассеянном склерозе, ишемической болезни мозга, когда дегенерируют нейроны, память исчезает.

101

2. *Для способности запоминать надо иметь некоторое количество нейронов,* по-видимому, немного более 100. Тогда их связей хватит, чтобы сохранить хоть что-то от произошедшего события. Следовательно, память зависит от связей, в которые вступают клетки.

3. *В памяти информация хранится разное время. Есть долговременная и кратковременная память.* Одни события быстро забываются, если не обновляются или не повторяются. Это говорит о том, что память динамична. Она как-то удерживается, но не надолго, а затем при неволебности исчезает. Всякие

самые ненужные события могут запоминаться навсегда, а нужные — всего на несколько часов. Таким образом, память избирательна, но эта избирательность на первый взгляд необъяснима.

4. *Память — энергозависимый процесс.* Нет потока энергии — нет памяти. Любой энергозависимый процесс невыгоден организму. Это значит, что без крайней биологической необходимости такой процесс поддерживаться не будет.

5. *Сохранение информации в динамической памяти приводит к её постоянному изменению.* Воспоминания о прошедших событиях фальсифицируются во времени вплоть до полной неадекватности.

6. *Память не имеет абсолютно чёткой локализации.* Она хранится в анализаторных центрах, ассоциативных полях и эмоционально-гормональных центрах, а связана со всем, что есть в нервной системе.

7. *Хронометраж памяти осуществляется по скорости забывания и событиям.* Реального счётчика памяти нет, но его заменяет скорость забывания. *Память о любом событии уменьшается обратно пропорционально времени.* Через 1 ч забывается 1/2 от всего попавшего в память, через 1 сут — 2/3, а через 1 мес — 4/5. Жизнь животного и человека в воспоминаниях делится не на условные отрезки (годы, месяцы, дни), а на события, которые являются маркерами времени.

§ 16. Морфологические принципы памяти

Перечисленный набор свойств памяти хорошо известен. Попробуем понять принципы её устройства, исходя из биологической целесообразности результатов её работы.

О памяти и мышлении не приходится говорить на примере губок, хотя они и проявляют генерализованные реакции на раздражение. Губки не обладают нервной системой, хотя электрическая стимуляция может вызывать быстрое закрытие всех оскулумов. Столь же сомнителен анализ мышления на примере кишечнополостных, хотя элементарные способности к научению известны и у актиний. Животные с более или менее продолжительной памятью обычно имеют нервную систему с выраженными скоплениями нервных клеток,

102

поэтому принципиальным этапом в эволюции нервной системы было достижение высокой концентрации нервных элементов в одном месте — ганглии. Сконцентрированные нейроны смогли сохранять остаточное возбуждение и передавать друг другу информационные сигналы уже в отсутствие первичного сенсорного возбуждения. Этот след от воздействия, вызванного механическим, химическим или электромагнитным раздражением, стал сохраняться некоторое время, передаваясь от клетки к клетке (рис. 1-21). Многочисленные вставочные нейроны образовывали функциональные замкнутые или распределённые сети, которые могли поддерживать однажды полученный сигнал. Воздействие прекращалось, но из-за инерционности системы сигнал ещё передавался между клетками. Такое остаточное возбуждение и является первым признаком памяти.

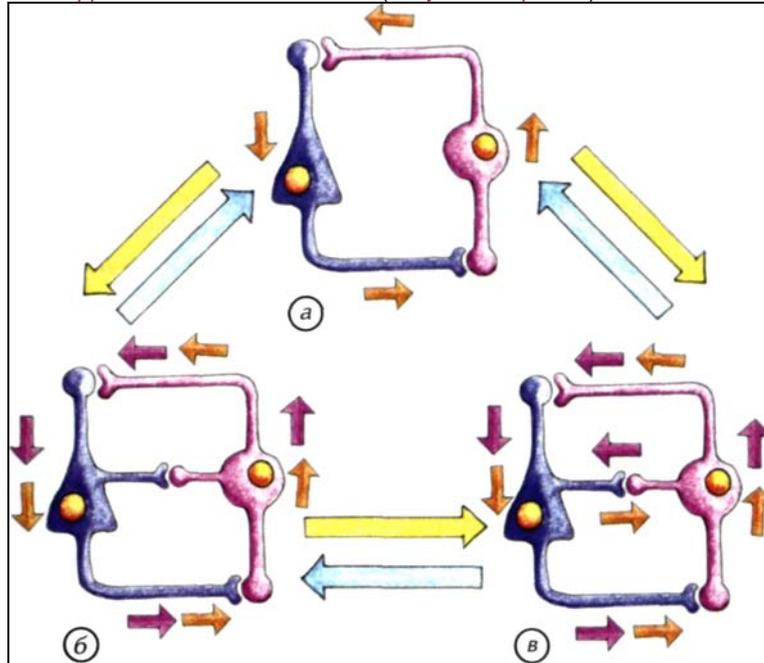
Похожую ситуацию мы видим у одноклеточных. Инертные химические процессы в цитоплазме долго поддерживают реакцию на раздражитель, что ошибочно принимается за научение. У одноклеточных это просто длительная химическая реакция, а в нервной системе это энергозависимый процесс передачи сигналов между нейронами. Как только такое остаточное циклическое возбуждение стало сохраняться достаточно долго, чтобы дожидаться нового похожего внешнего сигнала, возникла память. Для нового сигнала уже не надо проходить весь аналитический путь и формировать поведенческие программы для ответа на раздражение. Рецепторный путь и реакция на него уже готовы и хранятся в возбуждении, оставшемся от предыдущего события. Следовательно, для появления простейшей памяти необходимы довольно часто повторяющиеся одинаковые раздражения, что, собственно, и происходит при элементарной зубрёжке.

Физические компоненты памяти состоят из нервных путей, объединяющих одну или нескольких клеток (см. рис. 1-21, а). В них входят зоны градуального и активного проведения сигналов, различные системы синапсов и тел нейронов. Представим себе модельное событие. Животное, обладающее развитым мозгом, впервые столкнулось с новой, но достаточно важной ситуацией. Через несколько сенсорных входов животное получило разнородную информацию. Её анализ завершился принятием решения, реализованного при помощи скелетной мускулатуры. При этом результат полностью удовлетворил организм. В нервной системе сохранилось остаточное возбуждение — движение сигналов по цепям, которые использовались при решении проблемы (см. рис. 1-21, б). Это «старые цепи», которые существовали до ситуации с необходимостью запоминать новую информацию. Поддержание циркуляции разных

103

Рис. I-21. Запоминание и забывание информации.

Кратковременная память образуется на основании уже имеющихся связей. Её появление обозначено оранжевыми стрелками на фрагменте б. По одним и тем же путям циркулируют сигналы, содержащие как старую (фиолетовые стрелки), так и новую (оранжевые стрелки) информацию. Это приводит к крайне затратному и кратковременному хранению новой информации на базе старых связей. Если она не важна, то энергетические затраты на её поддержание снижаются и происходит забывание. При хранении «кратковременной», но ставшей нужной информации образуются новые физические связи между клетками по фрагментам а-б-в. Это приводит к долговременному запоминанию на основании использования вновь возникших связей (жёлтые стрелки). Если информация долго остаётся невостребованной, то она вытесняется другой информацией. При этом связи могут прерываться и происходит забывание по фрагментам в-б-а или в-а (голубые стрелки).



104

информационных сигналов в рамках одной структурной цепи крайне энергозатратно, поэтому сохранение в памяти новой информации обычно затруднительно. Во время многочисленных повторов ситуации могут образоваться новые синаптические связи между клетками блока памяти, и тогда полученная информация запомнится надолго (см. рис. I-21, б, в). Она будет отведена от «старых цепей» и начнёт циркулировать на «собственном физическом носителе». Это не значит, что путь её движения затем не используется для других процессов запоминания (см. рис. I-21, в).

Иначе говоря, если аналогичная ситуация быстро сложится вторично, то циклы остаточного возбуждения получат дополнительный импульс для сохранения. При повторе циклическая сеть распадётся на сенсорные, ассоциативные и моторные зоны отсроченного возбуждения. Они уже не связаны между собой, но целостная цепь может быть легко восстановлена при повторе ситуации. При этом восстановление существовавшего цикла возбуждений может произойти при стимуляции двигательного, сенсорного или ассоциативного центра. Поскольку каждый из этих центров достаточно автономен, может сложиться ситуация, когда в одних участках мозга остаточное возбуждение полностью исчезнет, а в других сохранится. Извлечение из памяти почти забытого события также возможно, но оно потребует, например, специфического движения, которое восстановит весь цикл. Таким образом, запоминание — это сохранение остаточной активности участка мозга. Память тем лучше, чем больше клеток вовлечено в этот процесс. Чем разнообразнее структура информации, тем больше центров и клеток участвует в её хранении. Как правило, в процесс запоминания включены сенсорные, аналитические и эффекторные системы, поэтому яркие воспоминания вызывают характерные движения глаз и различную произвольную моторную активность.

Память мозга — это компенсаторная реакция нервной системы. Она вызвана стремлением нейронов «экономить» на повторном формировании уже однажды возникших рецепторных, аналитических и эффекторных связей, которые нужны при ответе на раздражение. Если воздействие однотипно, а предыдущий путь обработки сигнала ещё поддерживается нейронами, то происходит узнавание воздействия. Узнавание воздействия или раздражения закрепляет в нервной системе способ его обработки, а не сам образ предмета или воздействия. Экономия энергии является основой для запоминания. В большом и развитом мозге млекопитающих происходит закрепление любых вариантов ответов на воздействия, но они исчезают без регулярного повторения. Нейронные сети по обработке сигналов всегда как бы

105

стоят перед двойственным выбором: сохранить приобретённый опыт и сэкономить на решении идентичной проблемы или уничтожить его. С одной стороны, если этот опыт не пригодится, то длительная поддержка ненужной информации «съест» много ресурсов. С другой стороны, если сразу «забыть» приобретённый опыт, то может потребоваться слишком много энергии для повторного проведения анализа и принятия адекватного

решения. Эта дилемма решается просто. Нет повторения — есть забывание. Иначе говоря, энергетическая «скудость» мозга служит фундаментальной основой для появления кратковременной и долговременной памяти.

Следует уточнить: память является ретроспективной уже прошедших событий. Тот скромный информационный остаток о прошедшем событии, который удаётся сохранить в мозге, нуждается в своеобразном хронометраже. Прошедшее событие надо как-то пометить датой. Если это не произойдёт, то событие не будет считаться прошедшим. Лиса должна вспомнить запах только что убитого зайца, иначе она будет долго ходить по следам своего обеда. Механизм временной маркировки события, как уже отмечалось, довольно прост и построен на том, что память о любом событии уменьшается обратно пропорционально времени. Сцепленность запоминания и забывания — ключ к субъективной оценке времени. Вчерашнее событие, уже забытое на 2/3, мы вспоминаем с лёгкостью, а событие месячной давности, забытое только на 4/5, — крайне трудно. Если мы проверим информацию в памяти через полгода, то обнаружим, что она забылась уже на 9/10.

Вполне логично поискать причины существования кратковременной и долговременной памяти. Это условные названия одного процесса, который разделён только по механизмам нейронного хранения. Кратковременная память предполагает быстрое запоминание и такое же быстрое забывание полученной информации. В основе кратковременной памяти лежит физиологический принцип использования имеющихся связей между нейронами. Через синаптические контакты и отростки нейронов осуществляется аналитический и ассоциативный анализ полученных сигналов.

Если информация достаточно нова, то она переходит во временное хранение. Такое хранение представляет собой циклическую передачу сигналов по кольцевым цепям из отростков и синаптических контактов нейронов. По-видимому, в этот момент реализуется способность нейронов передавать сигналы при помощи различных медиаторов, но через одни и те же синапсы (см. рис. I-21, а). По сути дела происходит двойное использование одной нейронной сети. Совпавшие с предыдущими циклами памяти участки сети воспринимаются мозгом

106

как найденные закономерности, а абсолютно новые участки — как модификации уже найденных принципов (см. рис. I-21, б). Однако этот способ хранения информации хорош для кратковременного использования. Очень трудно разводить потоки параллельных сигналов, различающихся по времени, амплитуде, частоте и медиаторам, но проходящие по одним и тем же проводникам. Поддержка стабильности такой живой системы энергетически крайне затратна и нестабильна по организации. Это хранилище памяти открыто для внешнего мира, что делает его особенно уязвимым. К тем же клеткам приходят новые возбуждающие сигналы, накапливаются ошибки передачи и происходит перерасход энергетических ресурсов. Нейроны хорошо поддерживают такую память при полной мобилизации организма. Студент выучит за 3 дня толстую книгу, но утратит её содержание, не сумев найти энергетических ресурсов для его перевода в долговременную память. Большая ёмкость кратковременной памяти обычно свидетельствует о предыдущей незадействованности мозга или патологии обменных процессов. Цена мобилизации — опережающее старение нейронов, но редкое использование мозга ведёт к быстрому утомлению.

Однако ситуация не так плоха, как выглядит. Нервная система обладает долговременной памятью. Конечно, она зачастую так трансформирует реальность, что делает исходные объекты просто неузнаваемыми. Степень модификации хранимого в памяти объекта зависит от времени хранения. Уродцы и балбесы из прошлого со временем становятся атлантами и титанами мысли, гнилые избушки — дворцами, а городская помойка — райским запахом детства. Память сохраняет воспоминания, но модифицирует их так, как хочется её обладателю. Животные ведут себя аналогично (Дьюсбери, 1981). Лисы, волки, бородавочники, шакалы и многие другие животные, возвращающиеся к своим норам и старым гнездовьям, всегда выглядят крайне смущёнными, когда вновь осматривают знакомое место. По-видимому, прошлогодний образ чудесной норы или гнезда несколько не соответствует увиденным реалиям, поэтому животные всегда пытаются улучшить то, что ещё год назад было вполне достаточным.

Плохая память рождает идеальные образы прошлого, к которым животные и человек пытаются привести несоответствующую реальность. Поведенческая активность по компенсации расхождений образов памяти и реальных объектов является прекрасным движущим мотивом у многих млекопитающих, птиц и даже рептилий.

Некоторые события, предметы и образы запоминаются очень надолго или даже навсегда. Казалось бы, такие объекты памяти имеют крайнюю ценность для животного или человека. Дорогостоящее

107

хранение должно быть как-то биологически оправдано. Однако возникновение долговременной памяти является случайным процессом. Совершенно не нужная информация запоминается надолго, а крайне важная — на пару часов. Чудесная непредсказуемость запоминания компенсируется только временем. Увеличение времени заучивания, многократное повторение действий и повторный опыт — единственный способ заставить мозг запомнить что-либо надолго.

В основе долговременной памяти, как ни странно, лежат простые и случайные процессы. Дело в том, что нейроны всю жизнь формируют и разрушают свои связи. Синапсы постоянно образуются и исчезают. Довольно приблизительные данные говорят о том, что этот процесс спонтанного образования одного нейронного синапса может происходить примерно 3-4 раза в 2-5 дней у млекопитающих и птиц и за 5-7 дней у рептилий и амфибий. Кроме этого, формируются и ветвления коллатералей, содержащих много различных синапсов. Обычно новая полисинаптическая коллатераль формируется за 40-45 дней.

Поскольку эти процессы происходят в каждом нейроне, вполне понятна ежедневная ёмкость долговременной памяти для любого из животных. Можно ожидать, что в коре мозга человека ежедневно будет образовываться около 800 млн новых связей между клетками и примерно столько же будет разрушено. Долговременным запоминанием является включение в новообразованную сеть участков с совершенно не

использованными, новообразованными контактами между клетками. Чем больше новых синаптических контактов участвует в сети первичной (кратковременной) памяти, тем больше у этой сети шансов сохраниться надолго.

Методическое и долговременное обучение, собственно, и сводится к накоплению первичных и незадействованных синапсов в новообразованных циклических сетях запоминания. Время запоминания тем меньше, чем больше клеток в этом процессе участвует. Чтобы усилить запоминание, надо привлекать больше клеток из самых разных систем: зрения, слуха, вкуса, обоняния, мышечной рецепции и т. д. Игровое обучение людей и животных, реабилитационные программы для неврологических пациентов и быстрое усвоение огромных массивов разнообразной информации построены именно на этом простом, но крайне эффективном принципе.

Однако в системе есть и изъяны. Предсказать, где и сколько клеток образует новые связи, весьма затруднительно. Это вероятностный процесс. Мы не можем узнать, какой нейрон окажется достаточно «сыт» и морфогенетически активен для формирования новой коллатерали или синапса. В момент возникновения массы связей (на

108

пике долговременного запоминания) можно заниматься отнюдь не жизненно важными проблемами. Долговременное запоминание произойдёт всё равно, нравится это или не нравится, нужна это информация или совершенно пустой фрагмент существования. Независимо от биологического содержания произошедшее явление будет долго навязчиво воспроизводиться в памяти животного или человека. Следовательно, единственным способом борьбы с неуправляемой долговременной памятью является увеличение времени на запоминание. Если хочется что-либо запомнить надолго, надо долго об этом думать или просто повторять. В конце концов вы попадёте на момент массового формирования долговременной памяти и запомните любезный сердцу сюжет.

Тем не менее существуют механизмы усиления памяти. В их основе лежит способность мозга увеличивать локальное кровообращение в том участке мозга, который более нагружен. Следствием увеличения кровообращения является повышение метаболизма и стимуляция синаптогенеза — базового процесса долговременной памяти.

Таким образом, для запоминания какого-либо факта надо постоянно им заниматься — «держать в голове». Надо привлекать самые разнообразные органы чувств и ассоциации, увеличивая число клеток-запоминателей, а значит, и шансы на долговременное запоминание. Желательно не просто стремиться запомнить, но и совершать некоторые осмысленные действия, которые могли бы быть использованы для моторного запоминания. У некоторых животных такая память служит одним из основных способов избегать хищников и опасности. Примером может служить шпорцевая лягушка. Если поместить её в вертикальный водный лабиринт, то она долго и упорно пытается подняться к границе воды с воздухом. Однако когда ей это удаётся, она мгновенно возвращается через лабиринт на исходный уровень. Моторная память позволяет ей избежать длительного поиска пути в спасительную глубину.

Забывание информации, сохранённой как в краткосрочной, так и долгосрочной памяти, происходит по обратным законам. Если животное не подкрепляет свой опыт новыми упражнениями, не обращается к однажды полученной информации, то информация забывается. Связи между нейронами пластичны. Невостребованные циклы памяти постепенно упрощаются или вытесняются новыми либо значимыми событиями (см. рис. I-21). Таким образом, самый лучший способ забывания — невостребованность хранимой информации. Она сама исчезнет, если её не восстанавливать дополнительным вниманием. В этом случае мозг получает огромное «удовольствие», которое выражается

109

во вполне материальном виде. Забывание — биологически очень выгодный процесс. При исчезновении любого самого короткого информационного цикла происходит экономия на синтезе АТФ, медиаторов, мембран и на аксонном транспорте. Всё, что приводит к уменьшению энергетических расходов мозга, воспринимается как биологический успех. Мозг не «догадывается» об информационной ценности памяти. Он стремится экономить на её хранении. Ему безразлично, на что затрачивается энергия, главное — её количество, а не качество. Мозг стремится заставить весь организм экономить и делать стратегические запасы. Для мозга человека биологическое прошлое важнее любых социальных законов. Сколько ни стойте перед холодильником с разносолами, мозг никогда не «поверит», что завтра будет столько же еды. Он заставит организм набить желудок с большим запасом. С тем же обезьяньим упорством мозг человека стремится не расходовать энергию на затратное поддержание любой информации. Он с одинаковым удовольствием забудет и номер банковского счёта, и рекламный листок из почтового ящика. В связи с этим забывание любой информации происходит намного легче и приятнее, чем её запоминание.

Мышление

Исторически сложилось так, что мышление представляет собой почти философский вопрос. Если о механизмах памяти существуют хотя бы странноватые гипотезы, то о мышлении нет даже таких. О занятных умозрительных психолого-лингвистических фантазиях Юма, Милля и Спенсера уже достаточно сказано, чтобы не заниматься историей науки. Основная проблема столь незатейливого процесса, как мышление, связана с самими мыслителями, а не с существом дела. Стандартный подход исследователей мышления сводится к объяснению привычными понятиями свежевывдуманных и менее привычных терминов. Туманные натурфилософские объяснения биологического смысла психологических понятий ещё более усиливают сомнения в компетенции упомянутых сочинителей. Суть надуманной философской проблемы мышления оформлена в виде неразрешимого «гносеологического вопроса». Неразрешимость достигнута противопоставлением двух теорий происхождения и организации мышления. По «рационалистической» теории, законы мышления абсолютно априорны. Они предшествуют опыту и являются базой для его

осуществления. Мышление наследуется, его принципы неизменны. С другой, «эмпирической», точки зрения, законы мышления апостериорны. Все они вытекают из опыта и являются благоприобретёнными свойствами мозга. На самом

110

деле никакого противопоставления этих двух явлений нет, как нет и сути «гносеологического вопроса». Попробуем рассмотреть более-менее реальные факты, говорящие о механизмах мышления.

Под мышлением следует понимать такую активность животного, которая приводит к появлению в поведении нестандартных решений стандартных ситуаций. Например, попугай любит почёсывать голову когтистой лапкой. Это инстинктивный стандарт поведения. Однако макушку чесать не очень удобно. Попугай берёт шишку и почёсывает голову её краем. Попугай не обладал врождённым поведением, которое бы включило программу такого действия, но он берёт в лапу самые разные предметы, а это движение врождённое. Иначе говоря, попугай «сообразил», «домыслил», «придумал» или неожиданно «озарился», как использовать шишку и врождённую способность для новых целей. Пример с сообразительным попугаем аккумулирует множество условий, которым должно отвечать действие животного, если мы называем это результатом мышления.

§ 17. Признаки мышления

1. *Любые генетически детерминированные формы поведения не могут считаться мышлением.* Такая детерминация может иметь как прямой генетический характер, так и косвенные формы. Генетически детерминированные формы поведения могут реализовываться через гормональную активность эндокринных систем или регулироваться внешними факторами.

2. *Мышление всегда индивидуально.* Действие животного и человека, являющееся плодом мышления, не может быть абсолютно идентичным у двух особей. В основе расхождений лежат индивидуальность и изменчивость морфологической организации головного мозга. На разном структурном субстрате не возникает идентичных решений.

3. *Биологической целью мышления является достижение поведенческой исключительности конкретной особи.* Этим благоприобретённым способом расширяется количество вариантов поиска пищи, размножения и доминирования. Результаты поиска нестандартных решений могут равновероятно приводить как к положительному, так и к отрицательному (понижающему достижение перечисленных целей) итогу, поэтому эффективность мышления заведомо ниже, чем реализация врождённых форм поведения.

4. *Поведение, ставшее плодом мышления, передаётся следующему поколению с помощью непосредственного научения.* Распространение вновь «выдуманной» формы поведения происходит от особи к особи или от родителей к детям, что создаёт основы для социального наследования информации.

111

5. *Мышление — только потенциальная способность мозга.* Способность построена на индивидуальных особенностях архитектуры нервной системы. При исключительно благоприятных условиях способность к мышлению может никогда не реализоваться за время жизни конкретной особи. Для реализации мышления необходимо полностью исчерпать все врождённые формы поведения. В целом мышление — самое невыгодное занятие для мозга. Трудно придумать более порочный способ тратить драгоценную энергию нейронов. Вся история эволюции нервной системы построена на стремлении к экономии расходуемой энергии, а не на её трате. Мышление не является исключением из правила. На «разумной деятельности» всегда принято экономить. Любая интеллектуальная нагрузка крайне затратна для организма, поэтому в эволюции мозга сложились изощрённые способы сохранения энергии.

Для большинства беспозвоночных и позвоночных животных выход был найден через генетическую детерминацию различных форм поведения. Это прекрасный способ избежать излишних затрат на интеллектуальную деятельность. Совершенно ясно, что врождённые формы контроля поведения предшествовали мало-мальски осмысленному поведению (Шимкевич, 1907). Тем не менее даже детерминированное поведение нуждается в адаптации к внешней среде. Нельзя допустить, чтобы спаривающийся кот безрассудно увлёкся пробегающей мышкой. Эти события надо как-то развести во времени. Стали развиваться системы получения адаптирующей информации — внешние и внутренние органы чувств. Развитие зрения, обоняния, вкуса, слуха, барорецепторов, соматической чувствительности, терморецепторов, осморцепторов и многих других систем привело к увеличению размеров их аналитической части — мозга.

Увеличение массы мозга неизбежно вызвало к жизни генерализованный, но достаточно адаптивный способ управления организмом. Этим механизмом стала гормональная регуляция основных форм поведенческой активности. Развитость органов чувств позволяла точно выбирать нужную врождённую программу, а гормональная регуляция становилась и пусковым стимулом, и системой контроля за достижением адекватного результата. В качестве простейшего случая можно рассмотреть пример с половым поведением. В период гона самец лося проявляет невероятную активность в конкуренции за самку и стремлении спариться, но после успешных спариваний полностью меняет стратегию поведения и переключается на поиск пищи. Изменение концентрации половых гормонов вполне заменяет мышление. Сочетание наследуемых программ поведения, развитых органов чувств и гормонального контроля реализации форм поведения приводит к эффективному адаптивному поведению. Оно

112

часто вполне достаточно даже для животных с крупным мозгом. По сути дела, если такая форма регуляции поведения оказывается успешной, то никакого «затратного мышления» ожидать от животного или человека не приходится.

Тем не менее сравнивать информацию от различных органов чувств в головном мозге, в какой-то его области, необходимо. В связи с этим ещё на заре эволюции центральной нервной системы возникли специальные центры. В них сравнивалась информация от внутренних и внешних рецепторов, эффекторных

органов и принимались «решения», крайне далёкие от того, что мы понимаем под мышлением. Однако даже простой выбор инстинктивного поведения требует некоего специализированного участка мозга, где бы могло осуществляться относительно «беспристрастное» сравнение всех сигналов из внешней среды и организма. Чем объективнее такое сравнение, тем выше вероятность совершить адекватный поступок, увеличивающий адаптивность организма. Правильный выбор будет правом на жизнь.

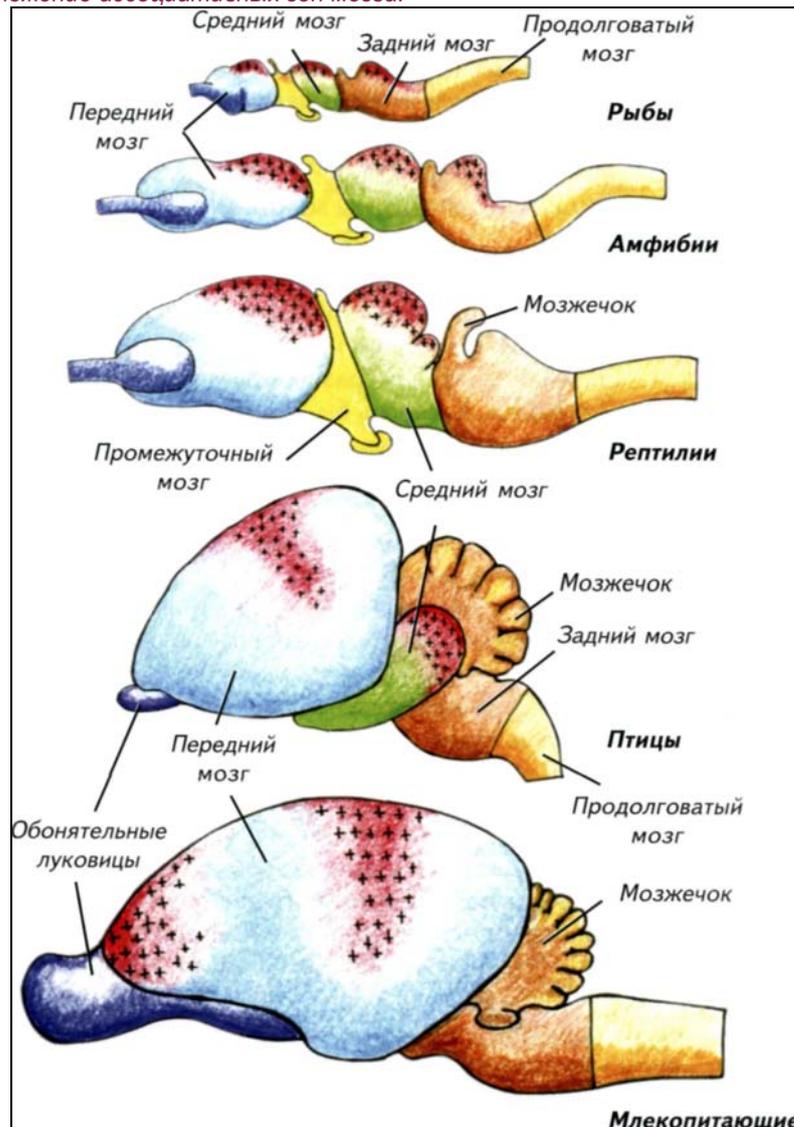
Эти жёсткие требования и привели к формированию своеобразной надстройки над рецепторными и эффекторными системами — ассоциативных зон мозга (рис. I-22). Ассоциативные центры далеко не одинаковы в различных систематических группах позвоночных. Как отмечалось выше, они неоднократно возникали в процессе эволюции на основе самых разнообразных отделов головного мозга. В далёком прошлом у первичноводных животных ярко выраженные ассоциативные центры отсутствовали. Их свойства были распределены между различными отделами мозга (см. рис. I-22). Каждый ассоциативный центр базируется на определённом рецепторном или моторном центре. Так, у хрящевых рыб практически равными ассоциативными возможностями обладает обонятельный передний мозг, зрительный средний и моторный задний. Связи между этими ассоциативными центрами весьма слабы, и только очень заметное преобладание одного из них влияет на выбор стратегии поведения. В этом случае он на некоторое время становится ведущим ассоциативным центром. Через некоторое время другой орган чувств окажется ведущим и роль главного ассоциативного центра возьмёт на себя другой отдел.

Это простой, но самый эффективный способ принятия решений при очевидном недостатке нейронов, не обременённых прямым обслуживанием органов чувств. Такой вариант организации ассоциативных центров неоднократно реализовывался в процессе эволюции на различном нейрональном субстрате. У рептилий ассоциативные центры расположены в среднем и переднем мозге, основную роль играет дорсальная часть среднего мозга. У птиц преобладают ассоциативные центры переднего

113

Рис. I-22. Головной мозг основных представителей позвоночных с латеральной поверхности.

Основные отделы мозга обозначены одинаковым цветом. Красный цвет и крестообразная штриховка показывают расположение ассоциативных зон мозга.



мозга, хотя роль зрительных центров среднего мозга остаётся значительной. Только у млекопитающих ассоциативные центры сосредоточены в развитом неокортексе переднего мозга. Это стало возможно благодаря увеличению размеров мозга в целом и переднего мозга в частности. Избыток клеток в анализаторных и ассоциативных зонах дал огромные преимущества животным и существенно усложнил мышление.

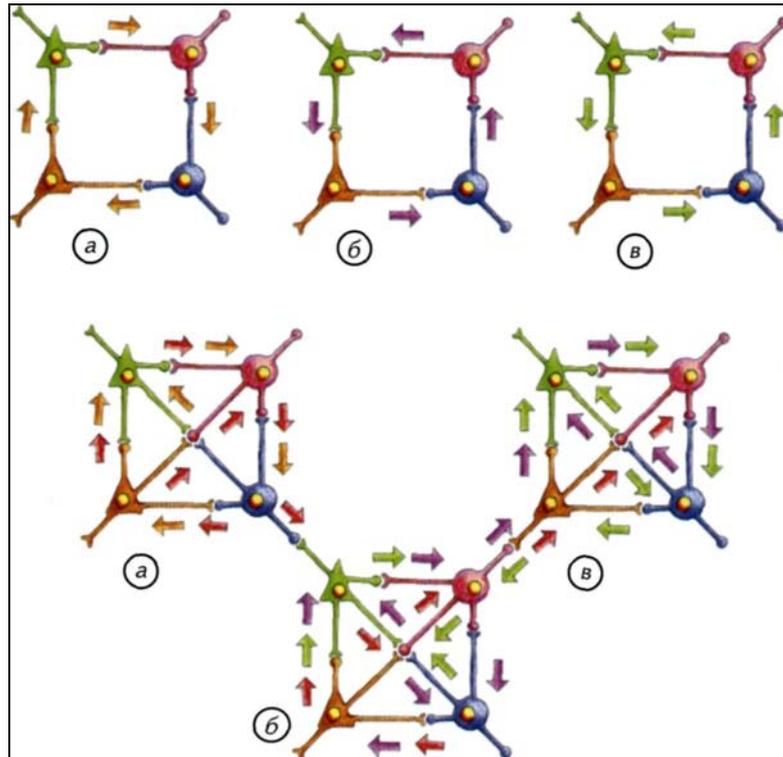
§ 18. Биологические проблемы мышления

Обладатели крупного мозга становятся своеобразными заложниками его размеров. Нравится или не нравится животному, но в большом количестве нейрональных связей постоянно фиксируется повседневная информация о внешнем мире и внутреннем состоянии (рис. 1-23). Чем больше мозг, тем разнообразнее информация и дольше она в нём хранится. Казалось бы, львы в стабильном прайде не отличаются высокой активностью. При самой пассивной форме поведения и увеличении продолжительности сна до 2/3 сут мозг всё равно продолжает активно работать. Он накапливает информацию и непрерывно образует новые связи между нейронами. Нейроны коры каждые 2-3 дня формируют новый синапс, а один раз в 1,5 мес — небольшую коллатераль. При этом примерно столько же старых связей разрушается. Иначе говоря, мозг непрерывно изменяет материальную базу нашего мышления. Даже полное бездействие в конце концов приведёт к формированию случайного набора нервных связей, который вызовет неожиданное и совершенно «немотивированное» поведение. На самом деле «мотивация» была, но она не связана с неким определённым индивидуальным опытом или конкретным событием.

Побуждение к действию возникло из-за вновь образованных межнейронных связей. Они случайно соединили разнообразные хранилища образов, слуховых стимулов, запахов и моторных навыков. Появилась донныне не существовавшая связь между явлениями, что побудило животное или человека к формально «немотивированному» действию. Мозг с огромным количеством морфогенетически активных нейронов непрерывно создаёт новые связи. Он неизбежно будет накапливать и утрачивать различные сведения, а поведение станет произвольно меняться.

Хранение информации автоматически приводит к её сравнению со следующей порцией аналогичных сведений. Даже ежедневная информация об одном и том же пастбище и результатах поглощения травы различается у каждой конкретной коровы. Элементарное сравнение приводит её на поле с молодыми всходами, а не в сосновый лес.

Рис. I-23. Структурные механизмы принятия решения.



Допустим, что в памяти существуют три явления (стрелки), которые представлены в виде четырёхклеточных нейронных комплексов: а-в. В них хранится информация от трёх органов чувств: зрения, обоняния и вкуса. Каждый тип информации обозначен собственным цветом стрелок. Мозг пытается связать разнородную информацию, что приводит к перераспределению потока крови и образованию новых связей. Формируются связи внутри и между комплексами. Они позволяют сигналам одного комплекса переходить в поле другого и «сравниваться». Идентичность движения сигнала рассматривается как сходство явлений, что позволяет сопоставить активности различных органов чувств и связать события между собой. Это решение первичной задачи сравнения, а новые пути дают варибельность ответов. На основании интеграции движения сигналов возникает совершенно новая система связей (красные стрелки), которая является решением проблемы, известной как инсайт, или озарение — неожиданное решение возникшей проблемы.

116

Сравнительный подход заставляет копытных решать проблему питания при помощи перебора и сравнения вариантов, сохраняющихся в памяти. Поскольку в поисках травы они вынуждены переходить с места на место, возникает ещё один компонент сравнения — пространство (место, где был съеден корм). Сравнение пастбищ позволяет передвигаться от плохих мест кормёжки к хорошим, что и лежит в основе многих сезонных миграций. Однако все перечисленные события развиваются в рамках наследуемых видоспецифических форм поведения. Эти формы хорошо адаптированы к изменяющимся условиям из-за развитых органов чувств и обширной памяти. О мышлении в описанной ситуации говорить не приходится, но суть морфогенетической активности мозга от этого не меняется. Память и способность нейронов образовывать новые связи лежат в основе как творческого мышления, так и поиска свежей луговой травы.

Поиск новых решений начинается только тогда, когда складывается неразрешимая в рамках видоспецифического поведения ситуация. Заставить мозг затрачивать дополнительную энергию на поиск пищи можно только тогда, когда все ресурсы перебора стандартных вариантов исчерпаны. С этого момента начинается индивидуальное решение возникших проблем. Индивидуальный подход определяется варибельностью нервной системы. Эти особенности в стабильных условиях среды остаются невостребованными, но могут лучше всего проявиться в необычной ситуации. Если животное или человек не может применить стандартного решения, то начинается процесс мышления.

Мышление как поиск новых решений возникающих биологических проблем состоит из нескольких параллельных процессов. Его базой является память, которая должна охватывать достаточно много разнообразных явлений, имеющих какое-либо отношение к решаемой проблеме. По сути это циклическая активность передачи информационных сигналов в специализированных нейронных комплексах.

Комплексы, или сети, нейронов содержат разнообразные потоки постепенно стирающейся информации. Если она касается одного вопроса, то может частично перекрываться, проходя по одним и тем же клеткам (см. рис. I-23). Нахождение нового решения заключается в образовании новых систем связей между уже существующими в памяти системами нейронных комплексов. Если такая связь устанавливается, то появляется новая, неожиданная цепь взаимодействий. Эта система связей возникает не как память, обслуживающая органы чувств, а как компиляция уже хранящихся взаимодействий (см. рис. I-23). Понятно, что установление связей может происходить как по кратковременному, так и по долговременному типу. Если

кратковременными, то и новая система взаимодействий может оказаться неустойчивой и быстро разрушиться. При возникновении долговременных связей новая сеть нейронных взаимодействий может стать долгоживущей или даже вытеснить предшествующую цепь. Для человека это может выражаться в том, что называют ассоциациями. Какое-либо явление или предмет постоянно связывается с событиями или воспоминаниями, которые не имеют к нему никакого отношения.

Формирование новых коммуникационных цепей может приводить к появлению как адекватных, так и неадекватных вариантов поведения. У рептилий успешность найденного решения обычно проверяется в действиях. Птицам и млекопитающим свойственна небольшая отсроченность действий, во время которой происходит проверка неожиданного варианта поведения. Проверка осуществляется сравнением с имеющимися в памяти циклами активности нейронов или моделированием последующих событий. Если расхождения в циклической активности нейронов с имеющимися вариантами невелики, то поведенческий проект реализуется. Существенные расхождения вызывают отсрочку действия или его полную отмену.

Следовательно, мышление — это процесс, навязанный мозгу постоянно протекающим морфогенезом случайного образования и разрушения нейронных связей. Морфогенетическая активность нейронов врождённая. Она необходима для запоминания нужной информации, поступающей от рецепторных систем организма, и выбора моторной активности. Постепенно в мозге накапливаются сети медленно затухающих контактов нейронов, содержащих разнообразную информацию. При необычных обстоятельствах между этими сетями могут формироваться внутренние связи. Появление таких связей объединяет ранее разобщённые сети и приводит к возникновению новых нейронных сетей. Такие функциональные сети не могут сформироваться на основе запоминания информации, идущей от органов чувств. Они ассоциативны по природе и являются результатом интеграции автономных явлений в головном мозге.

Отвечая на философский «гносеологический вопрос» о мышлении, можно сказать, что он имеет «приятную» историческую ценность. Проблема мышления решается с помощью двух параллельных процессов: априорных способностей нейронов образовывать связи и апостериорных возможностей мозга, который может получать и накапливать информацию о внешнем мире. Эти явления удаётся разделить и противопоставить друг другу только умозрительно. Реальных оснований для натурфилософских конфликтов одноимённых процессов пока не Установлено.

118

Следует напомнить, что мышление — ещё более затратный процесс, чем элементарное запоминание. Организм животного и человека тщательно избегает малейших намёков на любую деятельность мозга, прямо не связанную с пищей или размножением. Затраты мозга на поиск нестандартных поведенческих решений могут быть огромны, а результаты сомнительны. Выгода от мышления столь биологически эфемерна, что его старается избегать даже человек. Вся социальная структура сообществ животных и человека построена так, чтобы мышление как процесс поиска новых решений старых проблем не могло реализовываться в стабильных условиях среды. Иначе говоря, мышление — не постоянное свойство млекопитающих, а резервная система. Она возникла как артефакт способности нейронов образовывать и разрушать связи между собой. Пока головной мозг был маленький, а нейронов немного, эти свойства нервных клеток приводили только к элементарному запоминанию и сравнению результатов собственной активности. Когда же мозг стал большим, а число нейронов — составляющим миллиарды, свойства нейронов сыграли с млекопитающими злую шутку. Возникла устойчивая и изощёренная память, а на её основе — способность к сравнению и установлению скрытых связей между явлениями и предметами. Механизм мышления оказался для мозга затратным и биологически сомнительным, поэтому животные и человек всячески избегают использования этого свойства мозга в стабилизированной среде обитания. Однако в мышлении проявляются кое-какие преимущества, когда стабильность среды нарушается. Тогда любая нестандартность поведения может изменить жизнь особи в лучшую или худшую сторону. Такая нестандартность должна быть, иначе выживание будет зависеть от случайности. По-видимому, появлением мыслящих существ мы обязаны очень нестабильной среде и длительным вынужденным затратам мозга, когда-то «культивировавшего» этот странный артефакт.



Глава II. Возникновение нервных клеток и мозга

Причиной возникновения нервной системы стала низкая скорость получения информации о внешнем и внутреннем мире организма с донервной организацией. Его ткани состояли из клеток со сходной химической, электромагнитной и механической чувствительностью. Такой организм не мог оперативно получить дифференцированные сведения из внешнего мира и от собственного тела (Lipps, Signor, 1992). Решение проблемы без участия нервной системы было найдено растениями и одноклеточными животными, что разбиралось в главе I. Этот путь оказался биологически очень успешным и привёл к появлению процветающих групп организмов. Можно сказать, что растения и одноклеточные животные выиграли ничуть не меньше, чем животные с развитой нервной системой. Тем не менее нервная система возникла. Она давала одно, но огромное преимущество, которого невозможно достичь при помощи универсальных свойств неспециализированных клеток. Это увеличение скорости реакции организма на изменяющиеся внутренние и внешние условия. Как только нервная система позволила животным быстро адаптироваться к изменяющимся условиям, активно разыскивать пищу и половых партнёров, наступило время динамичной эволюции животного мира. Скорость решала почти все проблемы. Конкуренция за источники питания привела к появлению бесконечного разнообразия растительноядных организмов, но они сами были питательнее растений. Ещё более быстрые и эффективные хищники должны были обладать более совершенной нервной системой, чем травоядные. Это касалось как позвоночных, так и беспозвоночных животных. Кто обладал эффективной нервной системой, тот быстрее поднимался на вершину пищевой цепочки, питаясь не грубой растительной пищей, а калорийными родственниками. В самом общем виде эта ситуация сохранилась и в социальных структурах высших приматов.

Преимущества и достоинства нервной системы вполне понятны. Причины её появления вполне логичны и не вызывают сомнения. Совершенно иная ситуация с вопросом о том, как это произошло. Нет ясного представления о механизмах появления первых нервных клеток. Почему они дифференцировались от других тканей и от чего возникли их уникальные свойства? Почему мозг позвоночных имеет 5 гомологичных отделов? Почему так различно поведение животных из одной систематической группы и так сходно у отдалённых видов? Как возникли и строились ассоциативные центры на различных структурных принципах? Эти

122

вопросы пока остаются без ответа. Не менее принципиальны проблемы становления мозга при появлении первых хордовых, выходе позвоночных на сушу, появлении птиц и млекопитающих. Эти глобальные эволюционные события требовали перестройки нервной системы и органов чувств. Как это могло произойти с такой консервативной и инертной системой, как мозг? Его же нельзя частично выключить из работы или рудиментировать, как задние конечности у китообразных. В нервной системе происходили процессы, совершенно не похожие на эволюцию конечностей, позвоночника, сердца, лёгких или хвоста. Эволюционные преобразования в нервной системе не укладываются полностью в рамки традиционной морфологической методологии. В связи с этим мне пришлось несколько адаптировать приёмы эволюционной морфологии к реконструкции событий, произошедших в непроверяемом прошлом.

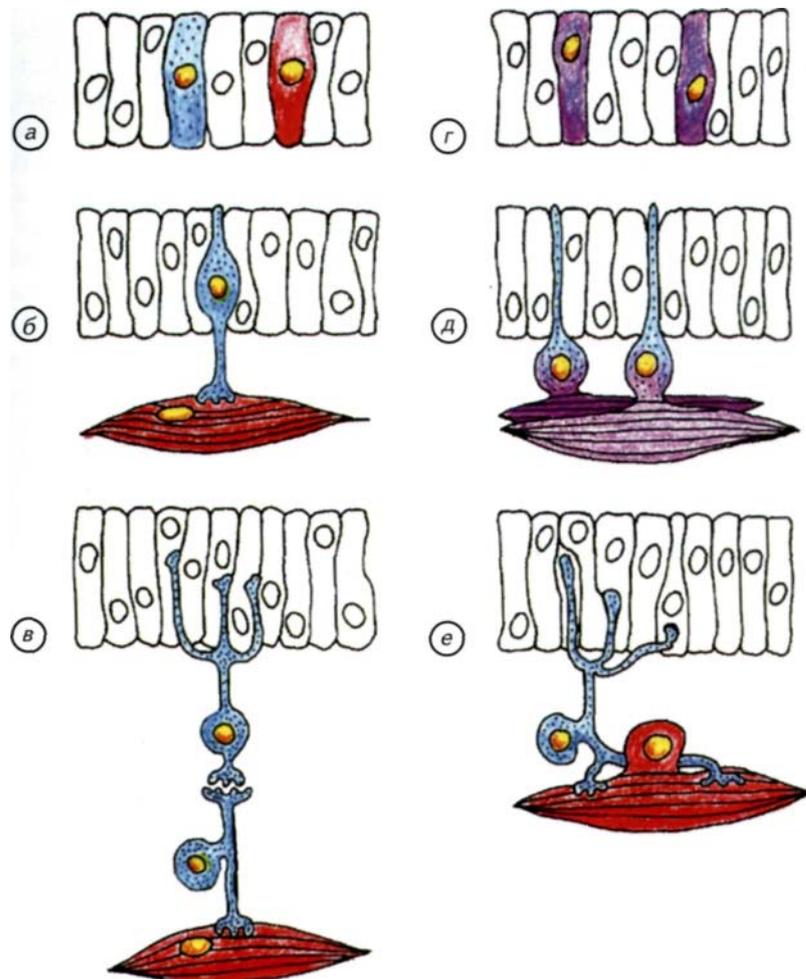
Происхождение нервных клеток

Происхождение нервных клеток в процессе эволюции животных довольно спорно. Существует несколько основных точек зрения на эту проблему. Наибольшее распространение получила точка зрения братьев Гертвигов (Hertwig, 1878). Их гипотеза состоит в том, что нервные и мышечные клетки происходят из эктодермального эпителия. Они возникают независимо друг от друга и вступают во взаимодействия уже вторично (рис. II-1, а-в). В соответствии с гипотезой Гертвигов источником всех нервных клеток является первичная чувствительная клетка, возникшая из эктодермы и получившая возможность воспринимать раздражения, генерировать и проводить возбуждение. Специализированные отростки этих клеток вступают в связь с независимо возникшими мышечными клетками. По мнению авторов этой гипотезы, мышечные волокна возникли из клеток, сходных с эпителиально-мышечными клетками кишечноротовых. Такой простейший нервно-мышечный комплекс развивается по пути дифференциации нервного аппарата, что приводит к возникновению вставочных нейронов или ганглиев (см. рис. II-1, в). Нервная система подразделяется на чувствительные клетки, лежащие в эктодерме, и вставочные нейроны, обладающие интегративной функцией. Вставочные нейроны являются предвестниками централизации обработки сенсорной информации и возникновения мозга. На выходе расположены эффекторные нейроны, иннервирующие мышцы и железы.

Другая точка зрения на происхождение нервных клеток сформировалась в работах Клейненберга и Заварзина (Kleinenberg, 1872; Заварзин, 1950). Её суть сводится к тому, что нервная и мышечная системы рассматриваются как «единое и нераздельное целое».

123

Рис. II-1. Две гипотезы происхождения нервных и мышечных клеток.



а-в — гипотеза братьев Гертвигов; г-е — гипотеза Клейненберга-Заварзина. По гипотезе Гертвигов нервные и мышечные клетки происходят независимо из эктодермы, а затем объединяются в нервно-мышечный комплекс. По представлениям Клейненберга-Заварзина, из эктодермы возникает клетка одновременно с сенсорными и моторными функциями. Затем она дифференцируется на нервную и мышечную системы. Красные — мышечные клетки или волокна, синие и фиолетовые — чувствительные нервные клетки.

124

Считается, что обе системы возникли одновременно в виде образования, которое не имело дифференцированных мышечных и нервных компонентов. В соответствии с этой гипотезой первичными были клетки, выделившиеся из эктодермы и обладавшие как нервными, так и мышечными функциями (см. рис. II-1, г, д). Часть клетки была способна к чувствительности, а другая — к сокращению. В гипотезе подчёркивается

первичность морфофункциональной связи между нервными и мышечными клетками. В дальнейшем, по мнению авторов, произошла дифференциация чувствительно-сократимых клеток на чисто сенсорные и моторные, а общность их происхождения стала основой нервно-мышечных взаимодействий (см. рис. II-1, е). Обе теории роднит то, что они ничего не объясняют. Непонятно, зачем вообще понадобились нервные, да и мышечные клетки, почему они возникли одновременно и откуда взялись отростки нервных клеток вместе с особыми свойствами рецептировать, генерировать и проводить сигналы. В дискуссии о природе нервно-мышечных взаимодействий как-то сам собой исчез биологический смысл происхождения нервных клеток. Этот вопрос можно рассмотреть и с других позиций.

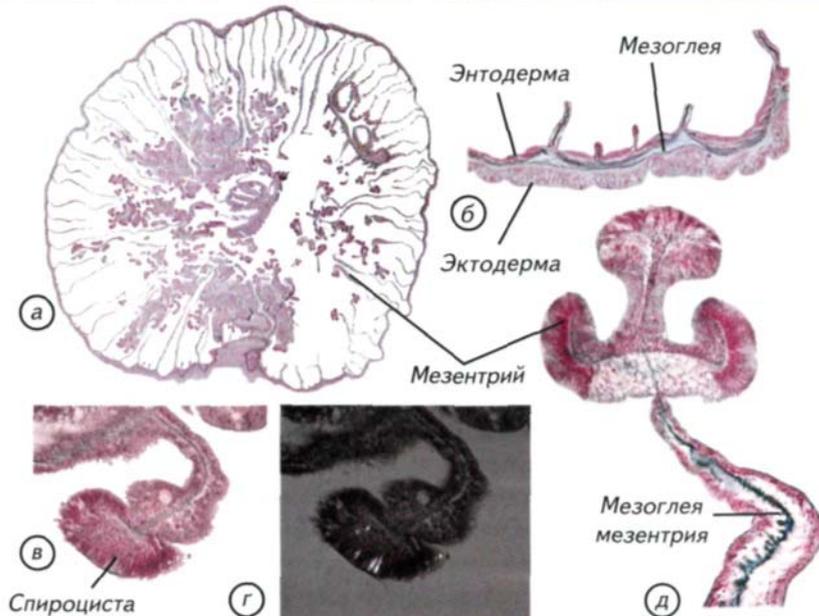
§ 19. Происхождение нейронов и пронейрональной сети

Сначала определимся с эпохой и животными, претендующими на первенство в появлении нервной системы. Если рассмотреть возможных кандидатов на это почётное место, то самыми соблазнительными выглядят кишечнополостные, или стрекающие (*Cnidaria*) (см. рис. I-2; рис. II-2) — радиально-симметричные, прикрепленные и свободноплавающие животные с одним анусо-оральным отверстием и несложной биологией. Стенка тела сформирована всего двумя слоями клеток и промежуточной тонкой неклеточной мезоглеей. В наружном слое клеток лежат уникальные клетки — книдоциты, содержащие стрекательные органеллы. Таких клеток нет у многоклеточных других групп. Их диффузная нервная система распределена в мезоглее и слабо дифференцирована. Нервные клетки весьма универсальны и обладают как чувствительной, так и эффекторной функцией. Они объединены в сеть с радиальной симметрией почти без выраженных ганглиев (Беклемишев, 1964; Барнс и др., 1992). Единственным местом, пригодным на роль нейрального центра, является окологлоточное нервное кольцо.

Столь же незатейливо и поведение этих животных. Прокачивание воды и захват щупальцами проплывающей мимо добычи — не самое интеллектуальное занятие, поэтому симбиотические рыбки из рода *Amphiprion* легко обманывают простодушных актиний и пользуются их

Рис. II-2. Актиния с симбионтом рода *Amphiprion*.

а — микроскопический срез и его увеличенные фрагменты (*б-д*). На тёмном фоне в поляризованном свете видны стрекочущие спирицисты (*е*).



128

и могут трансформироваться в любой другой тип клеток. Все слои клеток достаточно условны, поскольку никаких базальных мембран, их подстилающих, нет. В связи с этим губки являются достойным объектом для эволюционных фантазий.

Допустим, что донервное многоклеточное существо было отдалённо похоже на современную губку с простейшей асconoидной организацией (см. рис. II-3, *а*). Пища и вода поступают во внутреннюю камеру через остии, захватываются воротничковыми клетками, а не захваченные частицы выводятся через оскулум. Часть пищевых частиц попадает амебоидным клеткам. Эти частички передаются другим клеткам — пинакцитам.

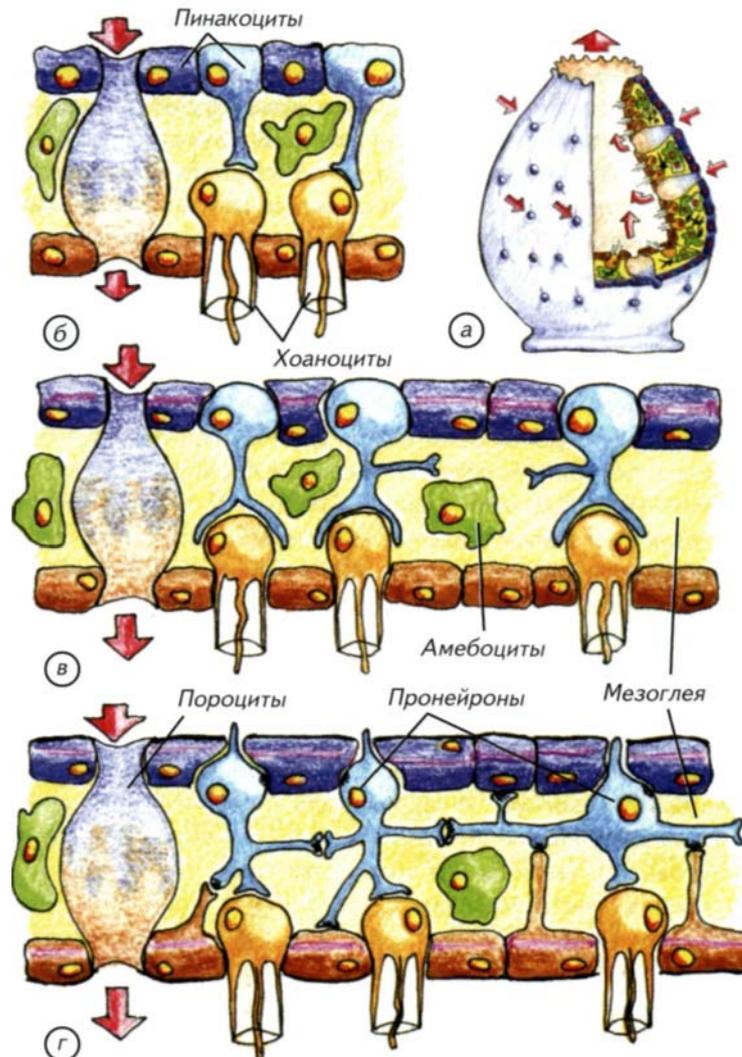
Начинать эволюционную реконструкцию появления нервных клеток с заявления о «необходимости рецептировать внешнюю среду» невозможно, так как клетки ничего о среде не знали, а вызвать в их цитоплазме «необходимость» можно только крайне вескими причинами. По-видимому, никакой связи с нервными функциями у будущих нервных клеток быть не могло. Если допустить, что нервные клетки возникли из эктодермы, а это подтверждается всем опытом эмбриологии, то надо обратить внимание на положение пинакцитов в клеточной системе губок. Их основная функция — защита внешней поверхности губки. Для того чтобы их превратить в нервные клетки, надо ответить на несколько вопросов. Во-первых, почему изменилась морфология этих клеток — образовались отростки? Во-вторых, как они оказались в мезохиле? В-третьих, почему другие клетки стали подчиняться активности этих пронеуронов?

Учитывая, что важнейшим параметром эволюции нервной системы является уровень метаболизма нервной системы, посмотрим на вопрос происхождения нервных клеток с позиции элементарного потребления пищи. Нейроны обладают метаболизмом, сопоставимым с нагруженными мышечными клетками, что требует оценки происхождения нервной ткани именно с этих позиций.

Кратко рассмотрим механизм питания губок. Вода всасывается в губку через отверстия пороцитов и попадает во внутреннюю полость — атриум (см. рис. II-3, а). В атриуме находятся жгутики хоаноцитов, которые своим биением увеличивают ток воды, проходящей через губку. Хоаноциты фильтруют воду и захватывают своими микроворсинками, образующими воротничок, мелкие частицы пищи. Вокруг них, в мезоглее, находятся амебоциты, которые могут также захватывать частички пищи. В некоторых случаях эти частички даже крупнее, чем у хоаноцитов. Таким образом, хоаноциты и амебоциты являются

129

Рис. II-3. Гипотетические этапы происхождения нервных клеток в процессе эволюции многоклеточных.



а — разрез современной губки с простейшей асканоидной организацией без нервных клеток; б, в — два этапа физиологической дифференцировки и появления отростков у клеток эктодермы; г — образование нервной сети, как у гидроидных стрекающих. Стрелками показано движение воды.

130

самыми привилегированными в отношении пищи клетками. Их можно назвать первичными пищевыми. Всем остальным достаётся только то, что могут передать эти два типа клеток. Они делятся частичками пищи, но метаболизм остальных клеток всегда будет намного ниже, чем у них. К вторичным пищевым клетками относятся пороциты и пинакоциты. Они непосредственно не получают пищевых частиц из атриума и довольствуются тем, что им достаётся от хоаноцитов и амебоидных клеток. Именно эти различия в потреблении пищи могли привести к первичным морфологическим изменениям пинакоцитов. Пинакоциты являются прообразом эктодермальных клеток, что отражено в названии этого слоя — пинакодерма (McConnell, 1966). По-видимому, на первом этапе пинакоциты просто стремились увеличить свой метаболизм путём удлинения отростков (см. рис. II-3, б). Эти отростки доходили до амебоцитов или даже хоаноцитов, что позволяло получать большее количество пищевых частиц. Пища стала тем стимулом, который привёл к изменению формы клеток покровного слоя. Следующим этапом стало увеличение размеров отростков и ещё большее повышение метаболизма некоторых пинакоцитов. Они оказались в уникальном положении. Находясь на внешней поверхности тела, они получали максимум информации обо всех событиях вокруг организма. Вместе с тем, располагаясь на основных пищеварительных клетках, они получали исчерпывающую информацию об успешности питания (см. рис. II-3, в). Увеличив количество отростков, пинакоциты трансформировались в пронеироны, а их тела начали погружаться в мезоглею. Инерционность

биохимических процессов обусловила запоминание донервного типа. Если внешнее воздействие коррелировало с увеличением количества пищи, то такие пронейроны начинали взаимодействовать с хоаноцитами. Хоаноциты увеличивали ток воды через атриум, что приводило к увеличению потребления пищи и хоаноцитами, и пронейронами. Эта простая система позволила организмам дифференциально увеличивать активность хоаноцитов при наличии пищи и уменьшать при её отсутствии. Биологические преимущества такой регуляции очевидны.

Затем наступил принципиальный этап интеграции отдельных пронейрональных клеток в элементарную сеть, охватывающую всё тело древней губки (см. рис. II-3, г). Для это должны были произойти следующие события. Во-первых, отдельные пронейроны несколько трансформировали своё тело, оставив в пинакодерме только чувствительные отростки. Во-вторых, они сформировали контакты между собой и клетками других слоёв. Причины этих событий довольно понятны. Если

131

речь идёт о пище, то любая информация, увеличивающая её поступление, будет поддерживаться в эволюции, поэтому пронейроны могли быстро специализироваться на решении указанной проблемы. Они интегрировали работу губки-кишечнополостного по принципу пища—направленная активность. В такой информации заинтересованы не только хоаноциты, но и пинакоциты и амебоидные клетки. Поэтому отростки образовывали не только пронейроны, но и клетки всех остальных типов. Эти отростки заканчивались на поверхности пронейронов. Через них по состоянию пронейронов другие типы клеток информировались о наличии или отсутствии пищи. Важным этапом в эволюции стала интеграция пронейронов и пинакоцитов, способных сокращаться. Современные пинакоциты губок не утратили этой способности. Следствием такой интеграции тела губок при помощи пронейронов стало огромное пищевое преимущество нового организма. Он мог направленно изменять своё тело или перенаправлять поток воды в зоны с большим количеством пищи. Надо отметить, что такой тип интеграции нервной и моторной систем сохранился и до наших дней. Нервно-мышечный комплекс круглых червей (*Nematoda*) состоит из мышечных клеток, которые образуют отростки, устанавливающие связи с нервными стволами, а не наоборот. При этом формируются синаптические связи, и мышечные клетки подчиняются активности нервных стволов. Сходным образом устроен эффекторный аппарат головохордовых (*Cephalochordata*). У ланцетника отростки мышечных клеток проникают в нервную трубку и устанавливают синаптические контакты с нейронами. Передача управляющих мускулатурой сигналов осуществляется по отросткам мышечных клеток, а не нейронов. Следовательно, такой вариант интеграции не уникален и мог существовать у губкообразных существ с пронейрональной нервной системой.

Заметным моментом эволюции стало появление пронейрональной сети. Охватывая всё тело, она давала возможность сопоставить пищевую информацию от разных участков тела или пороцитов, а следовательно, определить направление на пищу. Если такие животные были неподвижны, то перенаправлялся поток воды, а если они были подвижны, то появлялась возможность перемещения к источнику пищи. Не исключено, что подобные пронейрональные сети появились одновременно как у свободноплавающих, так и у прикрепленных форм. Что это дало для поведения гипотетических организмов? Если даже первые пронейрональные системы возникли у малоподвижных животных, это могло быстро привести к появлению подвижных форм и активных хищников. Рассмотрим биологические выгоды от приобретения пронейронов.

132

Допустим, что та водная среда, где происходили описанные события, была полна губкообразными организмами без нервной системы, которые сосуществовали совместно с водной растительностью. Большая часть животных питалась фильтрацией растительных и животных остатков. По-видимому, разнообразие таких существ было крайне велико, что подтверждает палеонтологическая летопись предполагаемого периода. Маловероятно, что в такой обстановке и без нервной системы могли появиться успешные хищники. Скорее всего автотрофные губки представляли собой довольно пассивные формы. Они почти не отличались от растений, составлявших основу биоразнообразия океана. Обилие пищи определённого типа является основным условием появления организмов новых типов. Таким ресурсом стало изобилие пассивных фильтраторов, которые намного ценнее в пищевом отношении, чем растения. Сложилась ситуация, которая представляла собой почти безграничную возможность для возникновения и эволюции хищничества (Ливанов, 1955). Приобретение минимальных способностей к сопоставлению сигналов из внешней среды с оценкой количества потребляемой пищи и способность к управлению собственным телом стали первым шагом к появлению хищников. Даже примитивная пронейрональная система могла принципиально изменить как биологию организмов, так и их эволюционное будущее. Животные, способные оценивать увеличение количества пищи внутри организма и определять направление на её источник, стали идеальным прототипом для начала эволюции нервной системы.

Следовательно, основной причиной появления нервных клеток было стремление «голодных» клеток покровов увеличить свой метаболизм. Следствием роста отростков стала интеграция внешней и внутренней информации организма об эффективности питания. В этой информации были заинтересованы все клетки этого древнего животного, что заставило их сформировать встречные отростки, направленные к пронейронам. Объединение пронейронов в сети дало огромный выигрыш в получении пищи и увеличении метаболизма животного. Организм смог не пассивно фильтровать воду, а активно находить богатые пищевые участки или поедать себе подобных. Началась конкурентная эволюция эффективности нервных систем, которая быстро превратилась в физическую битву морфологических конструкций. В кратчайшие по историческим меркам сроки были опробованы все мыслимые и немыслимые типы интегрирующих нервных систем. Они сталкивались между собой и порождали ещё более оригинальные и эффективные устройства. О них мы можем судить только по фантастическим вариантам строения нервных систем беспозвоночных, дошедших до наших времён.

133

Беспозвоночные животные

Беспозвоночные были первыми многоклеточными обладателями нервной системы. Эволюция этой группы животных наполнена запутанными и драматическими коллизиями, которые пока не входят в круг нейробиологических интересов. Стараясь не вмешиваться в проблемы эволюции беспозвоночных, мы рассмотрим только самые общие принципы организации их нервной системы.

§ 20. Нервная система с радиальной симметрией

Наиболее простой вариант строения нервной системы мы встречаем у стрекающих (кишечнополостных). Как уже говорилось выше, их нервная система построена по диффузному типу. Клетки образуют пространственную сеть, которая расположена в мезоглее (рис. II-4, а). Небольшое скопление нервных клеток в окологлоточной области образует подобие распределённого нервного центра. Он интегрирует все несложные реакции тела кишечнополостных и является эволюционным предшественником ганглиозной нервной системы. В окологлоточном нервном кольце формируются параллельные ганглии, описанные в главе I (см. рис. I-16). По-видимому, этот тип строения нервной сети был исходным для всех групп животных.

При всей кажущейся простоте диффузный тип нервной системы обеспечивает довольно сложное поведение кишечнополостных. Хорошо известно, что раки-отшельники используют актиний для защиты от хищников. Они выбирают наиболее подходящих особей и пересаживают их себе на раковину. Классическим примером является симбиоз актиний и рака-отшельника. Однако мало известно, что сами актинии также могут выбирать наиболее подходящую поверхность раковины и перемещаться на неё. Иначе говоря, актинии такие же активные, хотя и бессознательные, участники симбиоза, как и раки-отшельники (Холодковский, 1914; Meglitsch, Schram, 1991).

В скромных рамках диффузной нервной системы известно необычайно большое количество вариантов строения. Их всех объединяют радиальная или изоморфная симметрия и общая тенденция к объединению нервных клеток в некие скопления. С момента появления пронеуральной сети у губкоподобных организмов началась дифференциальная концентрация нервных элементов. В начале эволюции многоклеточных животных появилось бесконечное разнообразие вариантов строения нервной системы, которые реализовались у кишечнополостных и частично сохранились до нашего времени (см. рис. II-4).

134

Нервные клетки концентрировались различными способами. Самым простым способом интеграции нервных сетей стало окологлоточное нервное кольцо. Его появление вполне оправдано тем, что оно находилось на границе поступления пищи в организм кишечнополостных. Пища была тем ведущим стимулом, который определял и оценивал успех морфологических изменений нервной системы. Тот, кто мог эффективнее контролировать поступление пищи, увеличивал свой метаболизм и репродуктивные возможности. Самым простым движением, позволяющим проиллюстрировать действие диффузной нервной системы, является реакция на механическое раздражение. Пресноводная гидра (*Pelmatohydra oligactis*) при малейшем раздражении сжимается в микроскопический комочек. Это происходит за счёт расположенных продольно в эктодерме и поперечно в энтодерме сократимых белков. Кроме генерализованной реакции, кишечнополостные могут дифференциально пользоваться отдельными щупальцами или их группами. Гидры способны передвигаться, чередуя при переворотах опору на подошву и ротовое отверстие.

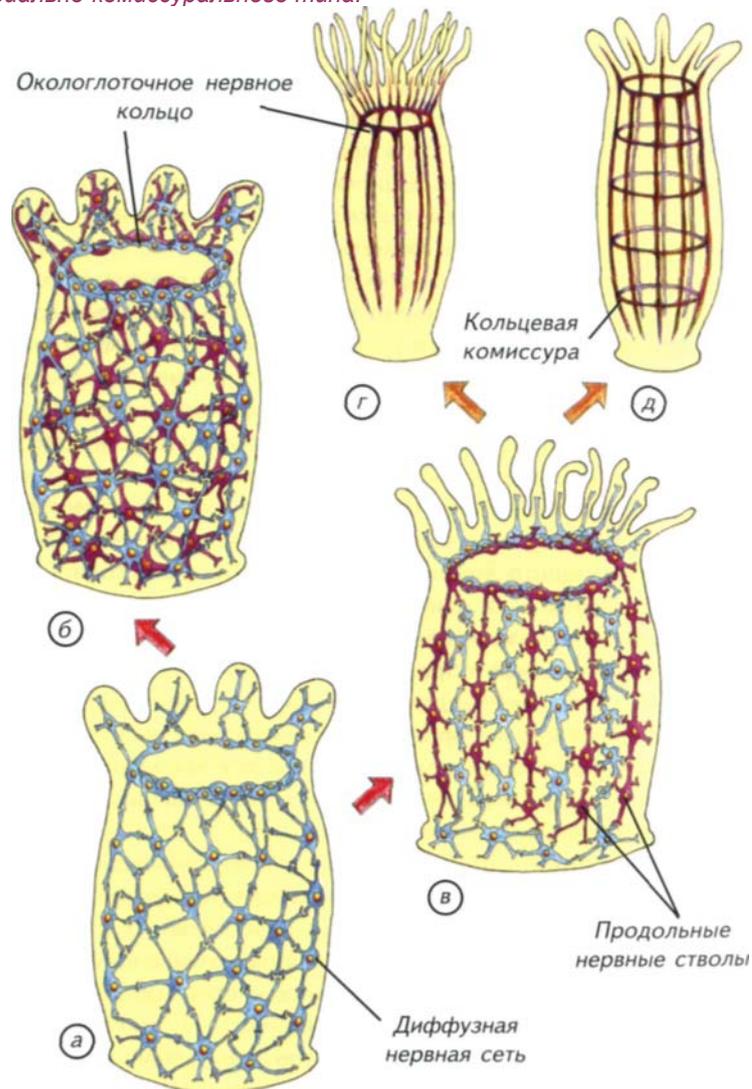
Тем не менее диффузная сеть с окологлоточным нервным кольцом была относительно медленно действующим устройством. Измеренная проводимость по нервной сети кишечнополостных составляет не более 5-20 см/с. Этого явно не хватает животным размером более 5 см, поэтому уже у актиний выделились участки нервной сети с высокой скоростью проведения (см. рис. II-4, в). В некоторых случаях она достигает 150 см/с, что делает актиний изощрёнными охотниками за значительно более эволюционно продвинутыми позвоночными. Окологлоточное нервное кольцо было явным достижением, но оно не могло дифференциально управлять всем телом или обеспечить контроль за свободным плаванием.

Среди предков современных одиночных актиний явно были свободноплавающие существа. На это указывает двойная нервная сеть в их теле (см. рис. II-4, б). Одна диффузная сеть расположена под эктодермой в мезоглее и ничем не отличается от таковой у других кишечнополостных (см. рис. II-4, а). Другая нервная сеть лежит в той же мезоглее, но уже около энтодермы. Они связаны между собой только в зоне окологлоточного нервного кольца, которое начинает играть как интегрирующую, так и разделяющую роль. По-видимому, такие двойные сети возникли на заре эволюции нервной системы и были нужны для активного свободного плавания. Животное с автономной «эктодермальной» сетью могло активно двигаться в толще воды. Сокращение эктодермальных клеток позволяло животному перемещаться, не вовлекая в этот процесс пищеварительную систему.

135

Рис. II-4. Предполагаемые первые этапы (показано стрелками) усложнения строения нервной системы кишечнорастворных с радиальной симметрией.

а — однослойная сеть примитивных гидроидов; б — двойная нервная сеть актиний; в — нервная сеть актиний со скоростными проводящими цепями клеток; г — нервная сеть восьмилучевого полипа; д — нервный аппарат радиально-комиссурального типа.



136

Не исключено, что мезоглея была у этих существ намного толще и рыхлее. Пищеварительная нервная сеть с энтодермальными сократимыми клетками функционировала относительно автономно, перемещая пищевые частицы без эктодермальных сокращений. Такой самодвижущийся пылесос мог быть крайне эффективным при избытке мелких пищевых частиц. Эволюционные преимущества подвижных фильтраторов хорошо известны, поскольку усатые киты являются самыми крупными животными на планете.

Совершенно иная нервная система у свободноплавающих сцифоидных медуз. Они преимущественно хищники с диффузной нервной системой, которая интегрируется околоротовым круговым скоплением нейронов и несколькими нервными кольцами в зонтике. Эти существа имеют интересные высокоспециализированные участки нервной системы — ропалии. Это небольшие скопления нейронов по краям зонтика. Ропалии могут содержать статоцисты, или светочувствительные глазки. В статоцистах конкреции различной природы образуют давящий на нейроны «камушек». Он позволяет определять направление на гравитационный центр Земли и ориентировать тело в воде. Глазки измеряют освещённость, а движущиеся волны механически влияют на нервную сеть, что позволяет медузам выбирать направление движения. Подобные нервные образования не смогли стать значимыми центрами для интеграции поведения кишечнорастворных, но были первыми специализированными органами чувств. Подобные примитивные рецепторные системы неоднократно возникали в эволюции, что подтверждается разнообразием их структурной организации при общей убогости рецепторных возможностей.

Можно предположить, что потенциальный предковый вариант строения нервной системы беспозвоночных выглядел как некое кишечнорастворное со скоростными тяжами проведения нервных клеток (см. рис. II-4, *в*). Если допустить эволюционное продолжение концентрации нервных клеток, то из такой морфологической организации с равной вероятностью могла появиться нервная система двух типов строения (см. рис. II-4, *г*, *д*). Эти типы различаются только по туловищным комиссурам, которые соединяют продольные нервные стволы.

Окологлоточное нервное кольцо имеет примерно одинаковое строение и интегрирует активность всей нервной сети животного. В хорошо известном плане строения радиально-симметричной нервной системы многих современных кишечнополостных нет поперечных комиссур, соединяющих нервные стволы. Этот тип мог эволюционировать по пути сокращения числа нервных стволов. При этом, по-видимому, возникали самые оригинальные варианты симметрии нервной системы. Примером может служить

137

нервная система нематод (рис. II—5, б). Она представлена 4 параллельными стволами, которые соединяются только окологлоточным нервным кольцом. Других комиссур в глоточной зоне и теле круглых червей нет. Важно подчеркнуть, что 4 нервных ствола нематод расположены симметрично, но вопреки ожиданиям в дорсальном, вентральном и латеральном положении (см. рис. II—5, б), 4 нервных ствола иннервируют треугольный рот и не имеют отростков, проникающих в мышечные клетки. Наоборот, мышечные клетки образуют отростки, которые оканчиваются на дорсальном и вентральном нервных стволах, идущих вдоль тела. Каждая мышечная клетка имеет несколько таких отростков, а сократимые белки локализованы в дистальном участке цитоплазмы. По этим отросткам проходит нервный сигнал, который и заставляет сокращаться группы мышечных клеток.

Вполне вероятно, что у нематод сохранился древнейший механизм «информирования» клеток организма со стороны нервной системы. Мышечные клетки сами заботятся об источнике информации, пригодном для повышения метаболизма. Такой тип нервно-мышечных связей крайне примитивен и претендует на эволюционную первичность, что косвенно подтверждает высказанную ранее гипотезу происхождения нервных клеток. Нематоды многочисленны, но не разнообразны по строению органов чувств. В основном это внешние и внутренние механорецепторы, хеморецепторы (чувствительные ямки, сосочки) и простые глазки. Механорецепторы специализированы на мужские сенсорные органы и спиккулы, головные и соматические щетинки. Однако это пример крайней специализации, который показывает, что наиболее эволюционно перспективным был «комиссуральный» путь (см. рис. II-5, в).

Комиссуры, по сегментно связывающие продольные нервные стволы, дают существенные преимущества в дифференциальной активности отдельных участков тела. Вполне возможно, что комиссуральные нервные стволы сформировались ещё на уровне гипотетических кишечнополостных с радиальной симметрией. Множественные нервные стволы таких животных могли иметь комиссуры, которые создавали развитую пространственную нервную сеть. Неподвижным особям вполне достаточно бескомиссурного варианта (см. рис. II-5, а), поэтому комиссуры свидетельствуют скорее о подвижном образе жизни. Сегментированная сеть носила вполне практический характер и использовалась для перистальтического движения. Животное двигалось в результате распространения кольцевых перистальтических волн по телу назад относительно движения. Дифференциальное управление такими полостями и окружающими их мышцами возможно только при

138

наличии повторяющихся нейральных сегментов. В таком сегменте должен быть автономный центр, управляющий мышцами, — ганглий. У радиально-симметричного животного их может быть несколько, у билатерально-симметричного — 2 или 4. Такие ганглии расположены в узлах пересечения нервных стволов и поперечных комиссур.

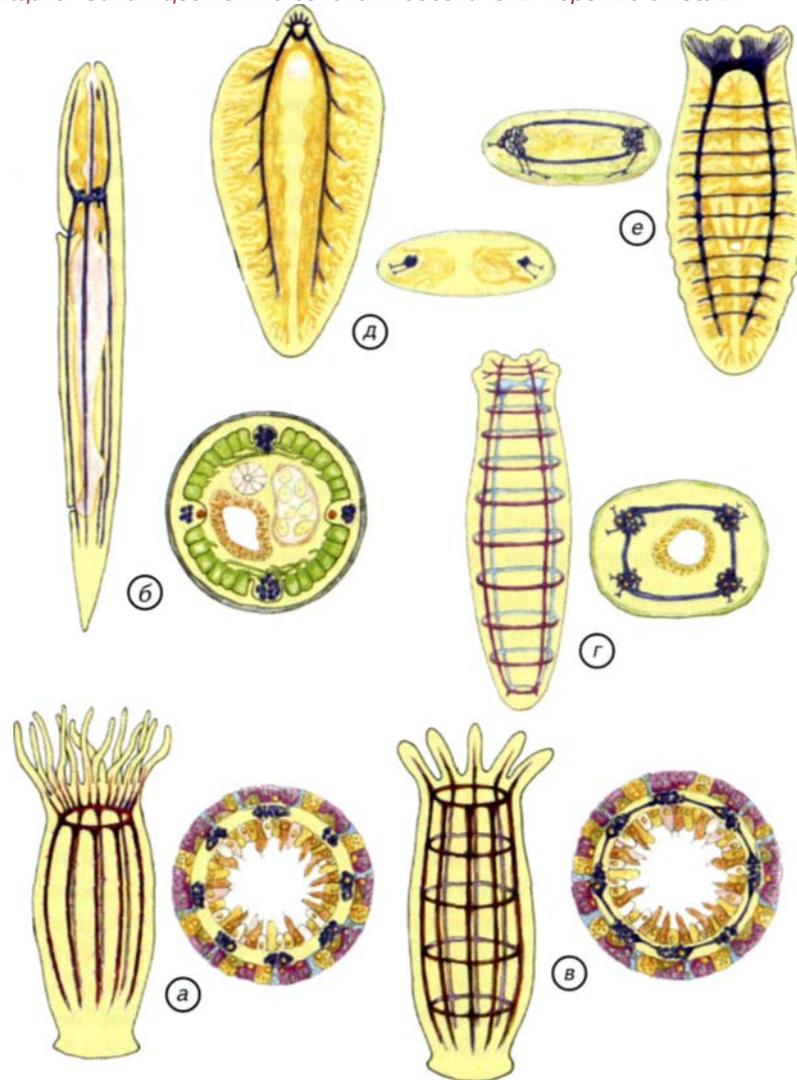
Пересечения постепенно трансформируются в контактные узлы, а затем и в полноценные ганглии. Появление дополнительных периферических центров позволяет им принять на себя часть забот об управлении телом животного. Сегментарные комиссуры с ганглиями являются основным условием возникновения внутри тела специализированных полостей и целома. Без развитой по сегментной иннервации септально-целомические конструкции не имели бы биологического смысла. Их использование для перистальтических движений было бы невозможно. Развитая иннервация позволяет деформировать их в широких диапазонах и развивать большие усилия при различных способах перистальтического движения. Следовательно, комиссуры и узловы ганглии создали у радиально-симметричного животного все предпосылки для возникновения сегментарности и билатеральной симметрии.

Радиально-симметричное животное, похожее на трубу с пробегающими по ней волнами, не самый лучший пловец. Этот тип движения очень эффективен в почве, но в воде преимущество получают животные с меньшим числом осей симметрии. Плоскотельные животные с волнообразными движениями тела двигаются быстрее, а их энергетические затраты ниже. Это касается как придонной зоны, так и толщи воды. Замена радиальной симметрии на билатеральную была делом очень небольшого времени. По-видимому, уменьшение числа продольных нервных стволов происходило путём их слияния. Стволы сближались и сливались, как это происходит при метаморфозе насекомых. Мы не знаем, из какой радиальной системы складывалась билатеральная нервная система, но маловероятно, что в ней было нечётное число нервных стволов. В конечном итоге слияние продольных стволов привело к возникновению билатерально-организованной нервной системы. Вероятнее всего, билатеральность сложилась в придонном слое. Древнее свободноплавающее существо перешло к придонному образу жизни. Успешно передвигаться внутри придонного слоя могла и радиально-симметричная трубка. Однако более эффективно плавать или ползать по поверхности может билатерально-симметричное существо. Такой тип организации нервной системы широко распространён и среди современных свободноживущих плоских червей — турбеллярий. Встречаются варианты строения с 4 и 2 параллельными нервными стволами (см. рис. II-5, в, е). Судя по всему,

139

Рис. II-5. Общий вид и сечения основных вариантов строения нервной системы кишечнорастных и червей.

а — нервная сеть восьмилучевого полипа; б — нервная система нематод; в — нервный аппарат радиально-комиссурального типа; г, е — нервная система турбеллярий; д — нервная система печёночного сосальщика. Синим цветом на сечениях обозначены нервные стволы.



140

примерно с такого набора нервных устройств началась эволюция симметричных нейральных конструкций. Надо отметить, что все достоинства описанной нервной системы не могут «противостоять» обильной пище и возможности бесконтрольно размножаться. Идеальные условия обитания или гиперспециализация разрушают любую нервную систему. В связи с этим у паразитических червей часто отсутствуют поперечные комиссуры (см. рис. II-5, *д*), а иногда и вся нервная система. Тем не менее некоторые свидетельства существования множественных продольных нервных стволов можно встретить даже у трематод. Их нервная система состоит из трёх пар неравноценных нервных тяжей, проходящих вдоль всего тела, похоже устроена нервная система паразитической аскариды. У неё два главных нервных тяжа выполняют основные функции, хотя и не имеют комиссур. Кроме этого, существуют 4 более тонких нервных ствола с второстепенными функциями. Эти примеры крайней специализации показывают, что на первых этапах эволюции различные формы радиальной симметрии были заменены билатеральной.

§ 21. Билатеральная нервная система

Появление билатеральной симметрии стало переломом в эволюции нервной системы. Это не означает, что билатеральность лучше радиальной симметрии. Скорее наоборот. Из-за того что в далёком прошлом билатеральная симметрия была утрачена, мы лишились явных достоинств. У нас нет множества конечностей, дистантных рецепторов, направленных во все стороны, способности менять направление движения без поворота тела и т. д. Трудно гадать о фантастических характеристиках организмов, которые могли бы возникнуть на основе радиальной симметрии. Билатеральные существа сузили диапазон вероятных вариантов эволюции нервной системы до нескольких архетипов. Среди возможных планов билатерального строения выделяется нервная система свободноживущих червей. Они могут показать спорные морфологические следы исчезнувших эволюционных предшественников. Наиболее примитивны

свободноживущие плоские черви — турбеллярии, которые обладают лестничной нервной системой, изображённой на рис. II-5, *з, е*. Таких животных сохранилось относительно немного (Prudhoe, 1986). Всего насчитывается около 500 видов плоских свободноживущих червей. Они обитают в море, пресной воде и почве. Среди червей это очень небольшая группа и состоит преимущественно из непаразитических видов. Их сегментарная нервная система как с 4, так и 2 продольными стволами очень соблазнительна как предполагаемая предковая конструкция для других червеобразных, членистоногих и сходных с ними групп.

Парные нерв-

141

ные стволы у большинства представителей перечисленных животных сближены на брюшной стороне, а не лежат латерально, как у плоских червей.

Наиболее характерную нервную систему для большей части кольчатых червей представляют полихеты, дождевой червь и обычная медицинская пиявка (рис. II-6). У этих беспозвоночных парные нервные стволы сближены на брюшной стороне тела. Они в различной степени объединены продольными и поперечными волокнами. Как правило, ганглии каждого из нервных стволов сливаются или соединены незаметной комиссурой (см. рис. II-6, *а*). Основным анатомическим принципом организации становится брюшная нервная цепочка. Она состоит из нервных стволов и ганглиев. Очень демонстративен сегментарный ганглий полихет (*Polychaeta*) (см. рис. II-6, *в*). Внутри он состоит из переплетённых отростков нейронов самого ганглия и пришедших к нему в составе нервного ствола латеральных нервов. В результате формируется нейропилль, который окружён нейронами ганглия. Ганглии полихет, как правило, в центральной зоне сливаются почти полностью и образуют общий нейропилль. Нервные стволы можно идентифицировать только между сегментами. У примитивных аннелид брюшные стволы могут быть широко расставлены, как у плоских червей. Однако независимо от положения нервных стволов в головной части ганглии объединяются, образуя своеобразный ганглиозный «мозг» со специализированными отделами. Обычно выделяют несколько долей, которые отвечают за фоторецепцию, хеморецепцию и механорецепцию головных щетинок, усиков и конечностей — подиподий. Каждая такая доля может быть представлена одним или несколькими ганглиями. Рецепторные нейроны беспозвоночных лежат обычно в непосредственной близости от органов чувств, хотя иногда располагаются и в теле головных ганглиев.

Специализированные конечности для передвижения — параподий — крайне усложнили нервную систему полихет (Pechenic, 1991). Каждый сегмент тела обычно иннервируется несколькими нервами. Среди них выделяется подиальный нерв, имеющий собственный ганглий (см. рис. II—6, *а*). Это знаковое приобретение в эволюции, поскольку подвижный периферический орган имеет собственный «интеллектуальный» центр управления — подиальный ганглий. У некоторых подвижных форм специализация затронула систему управления параподиями так глубоко, что их ганглии объединены непосредственно между собой при помощи коллатерального нерва. Это позволяет согласовывать активность pedalных ганглиев, минуя центральный брюшной нервный ствол. Нервная система у высших

144

подкожная «инъекция» сперматозоидов, которые передвигаются к яичникам по телу полового партнёра. После оплодотворения пиявки скапливаются в подземных камерах около воды, где откладывают коконы. Из яиц, лежащих внутри коконов, у медицинской пиявки развивается по 10-16 молодых пиявок. При таком жизненном цикле пиявки обычно живут 1 год, но есть свидетельства, что максимальный срок их жизни может превышать 10 лет. Такая длительность жизни в сочетании с активным хищничеством делает пиявок достойными обитателями нашей странной планеты.

Малоцетинковые черви (*Oligochaeta*) — одна из самых доступных для исследования групп червей (Барнс и др., 1992). Интересно отметить, что большинство малоцетинковых кольчатых червей сходны по морфологии с обыкновенным дождевым червём. Линейные размеры малоцетинковых червей могут превышать 120 см. Дождевые черви — намного более прозаический объект для анализа нервной системы и поведения, чем пиявки. Они не хищники, а скорее почвенные фильтраторы. Пропуская через себя богатую микроорганизмами почву, дождевые черви извлекают необходимые для поддержания жизни соединения. Одной из самых сложных форм их поведения является размножение. Дождевые черви, как и пиявки, гермафродиты, но оплодотворение происходит у пары животных перекрёстно. Кольцевой железистый пояс на поверхности тела вырабатывает слизь, когда два червяка прижимаются друг к другу при спаривании. Сперматозоиды переходят к ростральному краю пояса, где депонируются в семяприёмниках. Этим копуляция завершается, и животные разделяются. При откладке яиц образуется новый железистый пояс, который начинает двигаться вдоль тела. В него выходят неоплодотворённые яйца. Вместе с пояском яйца достигают семяприёмников, где происходит их оплодотворение. Слизистый кокон с оплодотворёнными яйцами откладывается в почву.

Пищевое поведение дождевых червей не так примитивно, как кажется на первый взгляд. Они не только пропускают через себя почву, но и подготавливают в почве субстрат для размножения микроорганизмов. Для этого черви затаскивают в норки опавшие листья. В норках листья перепревают и становятся излюбленной пищей для червей. Подсчитано, что широкий лист в узкую норку червяк может втащить примерно 20 способами, что достойно опытного фокусника.

Для не богатой нейронами брюшной нервной цепочки и маленького головного ганглия дождевого червя это более чем сложное поведение (см. рис. II-6, *з, и*). Понятно, что довольно скромный нейроморфологический субстрат не предполагает заметных способностей к научению даже

145

в Т-образном лабиринте. Попытки Ч. Дарвина с помощью флейты и рояля приобщить дождевых червей к музыкальной культуре принесли примерно такой же результат, как и их запугивание горячей кочергой, — черви прятались или не реагировали вовсе. Примерно из таких опытов довольно давно известно, что черви обладают светочувствительными глазками, позволяющими им избегать яркого света. У них развиты хемо-и механорецепторные системы рецепторов. Они очень чувствительны к температуре и влажности. Этот набор органов чувств тоже не выделяется какими-либо особыми качествами среди беспозвоночных.

Тем не менее весьма ограниченные возможности дождевых червей реализуются удивительно полно благодаря жёстким врождённым поведенческим программам поведения. Их немного, они просты и универсальны для червей. Выбор программ поведения зависит от физиологического состояния животного или состояния окружающей среды. Эти переменные являются своеобразными включателями и выключателями форм поведения. Можно сказать, что коэффициент полезного действия у соотношения *поведение/организация нервной системы* дождевого червяка и пиявки просто блестящий. Если бы этот коэффициент был бы пропорционально воспроизведён у человека, мы могли бы творить чудеса.

Полихеты и кольчатые черви стали прообразом одной из самых совершенных групп животных на этой планете — членистоногих. Под этим названием следует понимать более широкую группу существ, которые имеют сегментарные конечности. Именно они стали шедевром биологического программирования поведения. Другим способом достичь столь невероятно сложной биологии при минимальном размере нервной системы просто невозможно. Нервная система членистоногих и сходных с ними групп построена по общему плану (рис. II-7). Она состоит из брюшной нервной цепочки с ганглиями в каждом сегменте тела. В головной части животного расположены головные ганглии, которые могут иметь несколько специализированных отделов и ассоциативные центры — грибовидные тела (*corpora pedunculata*). Они непосредственно не связаны с конкретными системами анализаторов, а являются своеобразной надстройкой над головными ганглиями.

§ 22. Нервная система членистоногих

Организация нервной системы членистоногих и сходных с ними групп может существенно варьировать, но в пределах общего плана строения. Рисунок нервной системы дневной бабочки (*Lepidoptera*) довольно точно отражает типичное расположение основных ганглиев в теле насекомых (см. рис. II-7, *а*). У насекомых самыми крупными являются головные ганглии. Они имеют довольно сложное строение.

146

Обычно в них выделяют несколько отделов (см. рис. II-7, *е-и*). Роstralнее всех расположены грибовидные тела, или *corpora pedunculata*. Они являются высшим «интеллектуальным» центром беспозвоночных. По сути это функциональный аналог лобных долей большого мозга человека. В грибовидных телах принимаются решения об использовании той или иной программы поведения. Более того, они организованы по принципам, общим с корой головного мозга млекопитающих. В коре и грибовидных телах нервные клетки расположены слоями или стратифицированы (см. рис. I-16). Такой тип строения ассоциативных центров универсален для различных позвоночных и беспозвоночных животных. Он позволяет оптимально организовать обработку распределённых потоков разнородных сигналов от специализированных сенсорных центров. Когда какой-либо отдел мозга позвоночных или ганглиев беспозвоночных специализируется на сложных анализаторных/ассоциативных функциях, он всегда формирует стратифицированные структуры (Беклемишев, 1964).

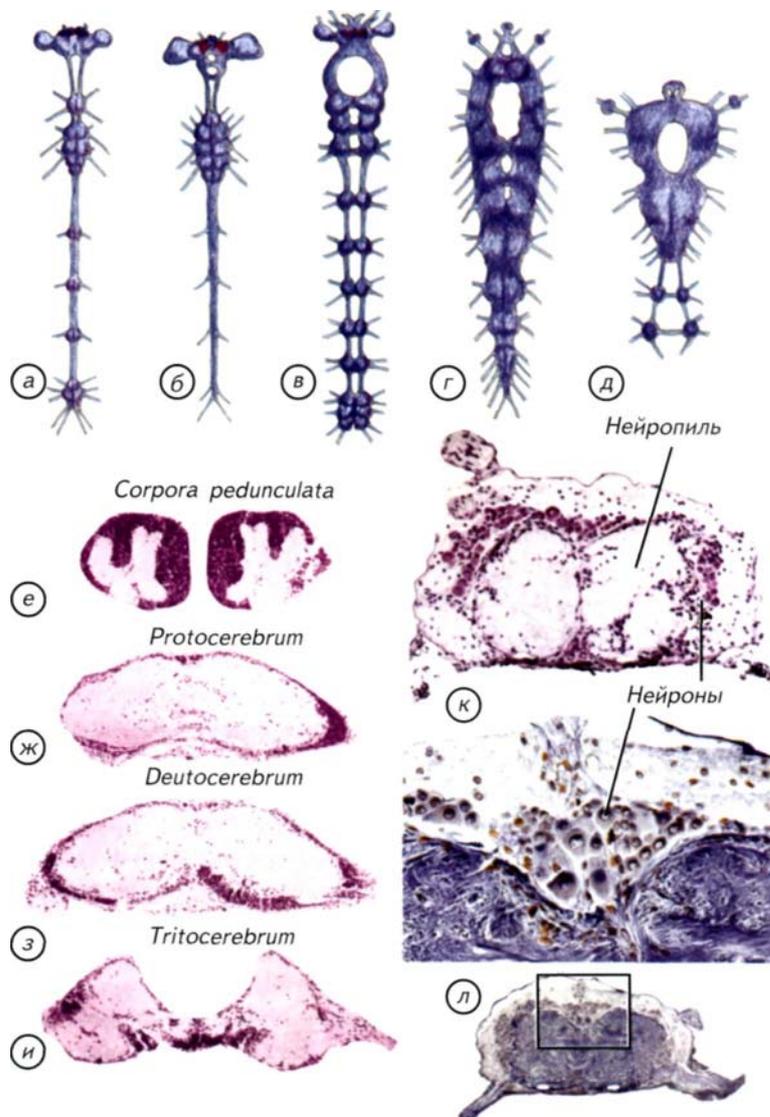
Грибовидные тела не имеют прямых связей с анализаторами. Только сигналы, предварительно обработанные в зрительных, вкусовых, обонятельных или соматических центрах, попадают в грибовидные тела. В них собирается и сравнивается уже интегрированная информация от внутренних и внешних рецепторов. Сравнение разнородных воздействий позволяет выбрать приоритетное и запустить максимально адекватную программу поведения. Программ довольно много и они могут модифицироваться в зависимости от возникающих обстоятельств. Однако принципиальным изменениям они, как правило, не подвергаются. Адекватность выбора программы поведения грибовидными телами — залог успеха или выживания конкретной особи. Для оптимального выбора принципиально важна предельная точность оценки внешних и внутренних сигналов, поэтому органы чувств многих беспозвоночных достигли феноменальной чувствительности, несопоставимой с возможностями позвоночных животных. В основе дистантной чувствительности беспозвоночных лежат зрение, обоняние, механорецепция и различные формы слуховой чувствительности. В соответствии с развитием рецепторных систем различается и морфология головных ганглиев. К протоцеребруму относятся и грибовидные (стебельчатые) тела. Протоцеребрум представляет собой зрительный центр, расположенный роstralно (см. рис. II-7, *ж*; рис. II-8, *е*).

Дейтоцеребрум представляет собой хеморецепторный центр, в котором есть представительство обонятельных антенн (см. рис. II-7, *з*). Это представительство может различаться в десятки раз по объёму нервных клеток. Однако если антенны у многих ночных бабочек имеют площадь

147

Рис. II-7. Нервная система и ганглии различных членистоногих.

а — чешуекрылые (*Lepidoptera*); б — двукрылые (*Diptera*); в — равноногие (*Isopoda*); г — веслоногие (*Copepoda*); д — ракушковые (*Ostracoda*); е-и — головной ганглий чёрного таракана; к, л — туловищный и подлоточный ганглии речного рака. Прямоугольником отмечен участок ганглия, показанный с большим увеличением.



148

поверхности примерно в 700 раз больше, чем у дневных, то различия по объёму дейтоцеребрума намного меньше. Тем не менее у хелицерных вместе с редукцией антенн практически исчезает и дейтоцеребрум. Трито-церебрум выражен далеко не так хорошо, как два предыдущих отдела. Он связан преимущественно с работой нервов, иннервирующих верхнюю губу (см. рис. II-7, *и*). Поскольку ротовой аппарат членистоногих крайне изменчив, тритоцеребрум часто морфологически не выражен. Подлоточный ганглий у всех членистоногих хорошо развит. Он иннервирует ротовые придатки и слюнные железы.

Этот общий план строения членистоногих был бы неполным без упоминания об нейроэндокринной системе. Основным центром секреции нейрогормонов у насекомых является нейрогемальный орган (см. рис. II-8, *а*). Это традиционное название в современной литературе несколько трансформировано. Под нейрогемальным органом понимают не всю гормональную часть головных ганглиев, а только его запасующий участок. Гормональный комплекс расположен позади головных ганглиев и состоит из нескольких отделов. Большую часть этого комплекса составляет кардиальное тело, которое включает в себя железистую (секреторную) и запасующую части. В первой происходит синтез гормонов, а во второй — их накопление и по мере необходимости выделение. Кроме кардиального тела, к нейроэндокринным органам относят и небольшой парный ганглий, называемый прилежащим телом. Он связан нервными волокнами как с кардиальным запасующим телом, так и с протоцеребрумом. Из ганглиев нейроэндокринного комплекса гормоны выделяются непосредственно в кровь или действуют опосредованно, влияя на эндокринные органы. Примером может служить проторакальная железа, активность которой регулируется проторакотропным гормоном, выделяемым кардиальным телом. Эта железа выделяет экдизон, который регулирует начало линьки. Примером прямого действия нервной системы на периферические органы является синтез диуретического гормона. Он синтезируется нейросекреторными клетками головных ганглиев и накапливается в запасующей части эндокринного отдела. Выделяясь из кардиального тела, он стимулирует выделение

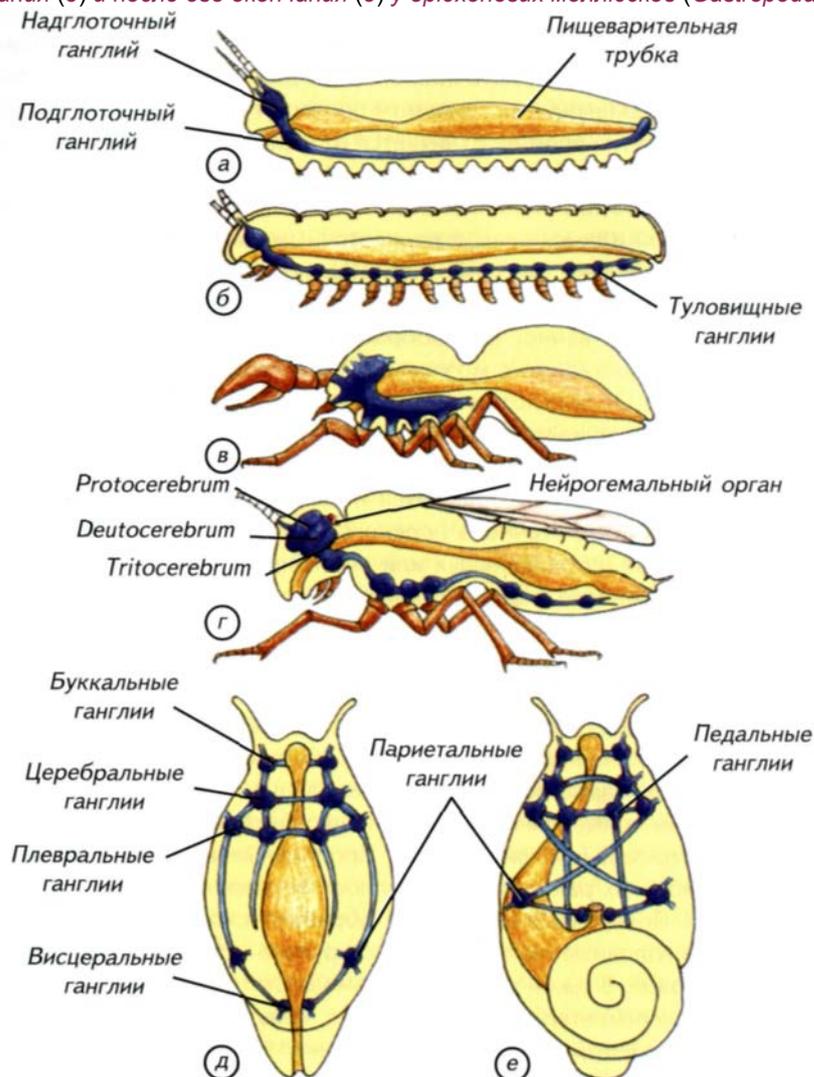
мочевины мальпигиевыми сосудами.

Нейрогормонов у членистоногих определено достаточно много, что вполне соответствует нашим представлениям о детерминационном принципе организации поведения животных этой группы. Её суть сводится к запуску определённой программы поведения в зависимости от состояния организма или окружающей среды. При такой организации выбора стратегической направленности поведения гормональная регуляция является простым и эффективным способом управления

149

Рис. II-8. Нервная система различных беспозвоночных.

а — первичнотрахейные (*Onychophora*); б — многоножки (*Myriapoda*); в — хелицеровые (*Chelicerata*); г — насекомые (*Insecta*). Процесс торсии — перекручивания внутренностного мешка и нервных стволов: до начала перекручивания (д) и после его окончания (е) у брюхоногих моллюсков (*Gastropoda*).



150

всем организмом животного. Если летающее насекомое отправляется в полёт, то вырабатывается адипокинетический гормон. Он мобилизует липиды организма как источник энергии для обеспечения полёта. Такой способ управления организмом построен на принципах обратной связи и по сути ничем не отличается от гормональной регуляции у млекопитающих.

Головные ганглии у членистоногих расположены над пищеварительной трубкой и соединены с подглоточным ганглием при помощи парных комиссур (см. рис. II-7; II-8). Подглоточный ганглий весьма разнообразен как по размерам, так и по клеточному составу. Даже у речного рака качественное разнообразие типов нейронов подглоточного ганглия сопоставимо с мозговыми структурами млекопитающих (см. рис. II-7, л). От подглоточного ганглия начинаются отростки нейронов, иннервирующие ростральный участок пищеварительной трубки и ротовые придатки. Контроль потребляемой пищи является одним из ключевых процессов, что отражается и на размерах этого нервного центра. Позади подглоточного нервного ганглия лежит нервная цепочка, состоящая из отдельных или интегрированных ганглиев (см. рис. II-7, а-д). Половая система обычно иннервируется группой объединённых ганглиев в конце тела.

Различные формы организации ганглиев брюшной нервной цепочки обычно не сказываются на поведении членистоногих и сходных с ними групп. Крайне сложное инстинктивное поведение можно наблюдать как у общественных насекомых, так и у представителей ракообразных с сегментарно-лестничной организацией

брюшной нервной цепочки. Таким примером могут быть представители равноногих ракообразных (*Isopoda*) (см. рис. II-7, **в**). Продольные нервные стволы и ганглии равноногих ракообразных полностью разделены, как и у плоских червей. Поперечные комиссуры образуют сходные «ступеньки» лестницы, но головные ганглии намного крупнее и дифференцированнее, чем у червей. В такой нервной системе достаточно полно сохраняется древнее сегментарное строение, но поведение представителей этой группы крайне разнообразно и не менее сложно, чем у высших членистоногих. Сухопутные мокрицы, размножающиеся в норах, заботятся о своих потомках на протяжении 10 нед. Взрослые особи не выпускают молодь из норы и выкармливают её остатками растений. Процесс спаривания водяных осликов продолжается более 10 ч и осложнён переносом спермы при помощи шприцевидной конечности. Такая забота о потомстве, постоянные места для размножения и сложный половой процесс говорят о практическом равенстве возможностей членистоногих с различным строением нервной системы.

151

Концентрация головных и туловищных ганглиев членистоногих шла различными путями. Самым общим принципом стали укорочение комиссур и слияние ганглиев правой и левой стороны тела (см. рис. II-7, **а-в**). Этот процесс может сопровождаться ростокаудальным уменьшением количества нервных сегментов. В конечном счёте может происходить полная интеграция брюшной нервной цепочки до двух или одного анатомического центра: головных и грудных ганглиев. Среди насекомых своеобразным венцом совершенства организации такого типа являются двукрылые (*Diptera*). В этом отряде, как правило, брюшные нервные ганглии отсутствуют (см. рис. II-7, **б**). У десятиногих раков (*Decapoda*) хорошо выражены только головной и торакальный ганглии. При этом относительная длина продольных комиссур существенно меньше, чем у насекомых.

Однако латеромедиальное и каудоростральное слияние ганглиев может приводить к своеобразному строению нервной системы членистоногих и сходных с ними групп. Примером могут служить свободноживущие веслоногие ракообразные (*Copepoda, Calanoida*) (см. рис. II-7, **г**). Их головные и туловищные нервные ганглии сливаются в непрерывную структуру, которая мало напоминает нервную цепочку. Это связано с тем, что у этих в основном мелких (1-6 мм) ракообразных голова сливается с грудью, а поведение очень незатейливо. Находясь в толще воды, они являются специализированными фильтраторами. В этой группе ракообразных сердце стало редкостью, а полостные жидкости передвигаются под механическим воздействием кишечника. Жабры обычно отсутствуют, а газообмен осуществляется через всю поверхность тела. Об уровне специализации веслоногих ракообразных говорит то, что края их жующих ротовых пластинок усилены кремниевыми соединениями, не встречающимися у других высших членистоногих. Надо отметить, что нервная система свободноживущих веслоногих ракообразных намного сложнее, чем у представителей этой группы, питающихся придонными осадками или ведущих паразитический образ жизни. Для последних характерно упрощение организации и уменьшение размеров всей нервной системы.

Самая высокая концентрация нервных ганглиев у ракушковых ракообразных (*Ostracoda*) (см. рис. II-7, **д**). Эти рачки обычно небольшого размера, у них утрачена сегментация. Тело рачка обычно заключено в двустворчатую хитинизированную и кальцифицированную раковину. Раковина часто может закрываться, а снаружи появляются только конечности. Биология этих ракообразных очень разнообразна. Среди них встречаются как фильтраторы, так и настоящие хищники. Они могут обитать и в морском грунте, и на суше, что говорит о

150

всем организмом животного. Если летающее насекомое отправляется в полёт, то вырабатывается адипокинетический гормон. Он мобилизует липиды организма как источник энергии для обеспечения полёта. Такой способ управления организмом построен на принципах обратной связи и по сути ничем не отличается от гормональной регуляции у млекопитающих.

Головные ганглии у членистоногих расположены над пищеварительной трубкой и соединены с подглоточным ганглием при помощи парных комиссур (см. рис. II-7; II-8). Подглоточный ганглий весьма разнообразен как по размерам, так и по клеточному составу. Даже у речного рака качественное разнообразие типов нейронов подглоточного ганглия сопоставимо с мозговыми структурами млекопитающих (см. рис. II-7, **л**). От подглоточного ганглия начинаются отростки нейронов, иннервирующие ростральную часть пищеварительной трубки и ротовые придатки. Контроль потребляемой пищи является одним из ключевых процессов, что отражается и на размерах этого нервного центра. Позади подглоточного нервного ганглия лежит нервная цепочка, состоящая из отдельных или интегрированных ганглиев (см. рис. II-7, **а-д**). Половая система обычно иннервируется группой объединённых ганглиев в конце тела.

Различные формы организации ганглиев брюшной нервной цепочки обычно не сказываются на поведении членистоногих и сходных с ними групп. Крайне сложное инстинктивное поведение можно наблюдать как у общественных насекомых, так и у представителей ракообразных с сегментарно-лестничной организацией брюшной нервной цепочки. Таким примером могут быть представители равноногих ракообразных (*Isopoda*) (см. рис. II-7, **в**). Продольные нервные стволы и ганглии равноногих ракообразных полностью разделены, как и у плоских червей. Поперечные комиссуры образуют сходные «ступеньки» лестницы, но головные ганглии намного крупнее и дифференцированнее, чем у червей. В такой нервной системе достаточно полно сохраняется древнее сегментарное строение, но поведение представителей этой группы крайне разнообразно и не менее сложно, чем у высших членистоногих. Сухопутные мокрицы, размножающиеся в норах, заботятся о своих потомках на протяжении 10 нед. Взрослые особи не выпускают молодь из норы и выкармливают её остатками растений. Процесс спаривания водяных осликов продолжается более 10 ч и осложнён переносом спермы при помощи шприцевидной конечности. Такая забота о потомстве, постоянные места для размножения и сложный половой процесс говорят о практическом равенстве возможностей членистоногих с различным строением нервной системы.

151

Концентрация головных и туловищных ганглиев членистоногих шла различными путями. Самым общим принципом стали укорочение комиссур и слияние ганглиев правой и левой стороны тела (см. рис. II-7, а-в). Этот процесс может сопровождаться ретрокаудальным уменьшением количества нервных сегментов. В конечном счёте может происходить полная интеграция брюшной нервной цепочки до двух или одного анатомического центра: головных и грудных ганглиев. Среди насекомых своеобразным венцом совершенства организации такого типа являются двукрылые (*Diptera*). В этом отряде, как правило, брюшные нервные ганглии отсутствуют (см. рис. II-7, б). У десятиногих раков (*Decapoda*) хорошо выражены только головной и торакальный ганглии. При этом относительная длина продольных комиссур существенно меньше, чем у насекомых.

Однако латеромедиальное и каудоростральное слияние ганглиев может приводить к своеобразному строению нервной системы членистоногих и сходных с ними групп. Примером могут служить свободноживущие веслоногие ракообразные (*Copepoda, Calanoida*) (см. рис. II—7, в). Их головные и туловищные нервные ганглии сливаются в непрерывную структуру, которая мало напоминает нервную цепочку. Это связано с тем, что у этих в основном мелких (1-6 мм) ракообразных голова сливается с грудью, а поведение очень незатейливо. Находясь в толще воды, они являются специализированными фильтраторами. В этой группе ракообразных сердце стало редкостью, а полостные жидкости передвигаются под механическим воздействием кишечника. Жабры обычно отсутствуют, а газообмен осуществляется через всю поверхность тела. Об уровне специализации веслоногих ракообразных говорит то, что края их жующих ротовых пластинок усилены кремниевыми соединениями, не встречающимися у других высших членистоногих. Надо отметить, что нервная система свободноживущих веслоногих ракообразных намного сложнее, чем у представителей этой группы, питающихся придонными осадками или ведущих паразитический образ жизни. Для последних характерно упрощение организации и уменьшение размеров всей нервной системы.

Самая высокая концентрация нервных ганглиев у ракушковых ракообразных (*Ostracoda*) (см. рис. II-7, д). Эти рачки обычно небольшого размера, у них утрачена сегментация. Тело рачка обычно заключено в двустворчатую хитинизированную и кальцифицированную раковину. Раковина часто может закрываться, а снаружи появляются только конечности. Биология этих ракообразных очень разнообразна. Среди них встречаются как фильтраторы, так и настоящие хищники. Они могут обитать и в морском грунте, и на суше, что говорит о

152

высокой адаптивности их нервной системы. Надо отметить, что у этих ракообразных встречается как партеногенетическое, так и половое размножение. Их половые органы крайне сложны в строении и использовании. Самцы должны ввести свой половой аппарат под панцирь самки и только потом выпустить сперматозоиды в защищённую полость. После оплодотворения самка обычно откладывает яйца в какое-либо укрытие. Ракушковые ракообразные проявляют своеобразную заботу о потомстве, поскольку оплодотворённые яйца могут развиваться до вылупления под раковиной матери. Все половые процессы у ракушковых ракообразных невероятно затруднены тем, что у многих видов длина сперматозоидов в несколько раз больше длины тела. Так, у представителей рода *Pontocypris* сперматозоид в 8 раз длиннее тела взрослой особи и достигает 6 мм. Ракушковые ракообразные являются своеобразными сексуальными рекордсменами, поскольку и относительные, и абсолютные размеры их сперматозоидов не имеют аналогов среди животных.

Таким образом, у членистоногих и сходных с ними групп мы видим значительное разнообразие анатомического строения брюшной нервной цепочки и головных ганглиев. Однако они вписываются в общий архетип и обеспечивают сложное инстинктивное поведение. Поведение свободноживущих форм как при лестничной нервной системе, так и при единственном цереброторакальном ганглии существенно не различается. В обоих случаях мы видим многоступенчатые инстинкты, заботу о потомстве, сложное пищевое и половое поведение. Структурная организация головных ганглиев и брюшной нервной цепочки даёт идеальную возможность для создания универсальной системы с запрограммированным, но адаптивным поведением.

Брюшной нервной цепочкой далеко не исчерпываются варианты строения нервной системы беспозвоночных. Существует множество групп этих животных, достойных рассмотрения как с позиций строения нервной системы, так и в связи со сложностью поведения. Весьма демонстративна организация моллюсков (*Mollusca*). У этих беспозвоночных встречаются самые контрастные формы строения нервной системы с невероятным разнообразием поведения. У моллюсков известны примитивнейшие нервные системы, состоящие из нескольких асимметричных ганглиев или вообще без них. Такой тип нервной системы характерен для малоподвижных или прикреплённых животных, и среди моллюсков есть настоящие рекордсмены. Самое крупное неподвижное животное на этой планете — тридакна (*G. gigas*) достигает вместе с раковиной массы более 200 кг. Хорошо известны и свободноживущие брюхоногие (*Gastropoda*) и головоногие

153

(*Cephalopoda*) моллюски со сложным инстинктивным поведением и способностью решать сложные экспериментальные задачи, не встречающиеся в естественных условиях обитания.

§ 23. Нервная система моллюсков

Наибольший морфофункциональный контраст представляют собой организация нервной системы головоногих и двустворчатых моллюсков (рис. II-9; II-10, а). У двустворчатых моллюсков есть парные головные, висцеральные и педальные ганглии, соединённые комиссурами (см. рис. II-10, а). Нервные стволы, идущие от головных ганглиев, обычно замкнуты. Головные ганглии (cerebral ganglion) могут быть построены по различному типу. У мидий нейроны расположены в самом нейропиле ганглия (см. рис. II-9, u), а у сердцевидок и шаровок — по его периферии (см. рис. II-9, в). Различия в гистологическом строении ганглиев

не сказываются на их функциях. Головные ганглии в обоих случаях иннервируют ротовые лопасти, передний аддуктор и мантию. Головные ганглии двустворчатых моллюсков составного типа. Они образовались в результате слияния церебрального и плеврального ганглиев. Висцеральный ганглий (visceral ganglion) также образовался в результате слияния с париетальным ганглием. Он обычно несколько меньше головного и расположен в каудальной части моллюска (см. рис. II-9, д). Висцеральный ганглий иннервирует мышцы ретрактора, заднего аддуктора, сердце, почку, сифон, половые органы и жабры. Пара pedalных ганглиев (pedal ganglion) иннервирует мускулатуру ноги (см. рис. II-9, е). Они меньше других ганглиев, но имеют разветвлённые эффекторные отростки, оканчивающиеся среди мышц. Таким образом, нервная система двустворчатых моллюсков представлена всего тремя парами ганглиев, которые образовались в результате слияния. Это упрощение нервной системы связано с малоподвижным образом жизни и отсутствием рецепторных головных структур. Органы чувств у двустворчатых моллюсков достаточно специфичны и распределены по всему телу. На мантии, сифонах и жаберных нитях встречаются вторичные глаза, которые не связаны непосредственно с головным ганглием. Они имеют относительно сложное строение и могут воспринимать не только освещённость, но и направление её изменения. Это позволяет некоторым двустворчатым моллюскам перемещаться, пользуясь ногой или применяя реактивное движение — хлопая створками, как морской гребешок. У двустворчатых моллюсков хорошо развиты хеморецепторы — осфрадии и механорецепторные осязательные клетки. Есть и статоцисты, которые локализованы в крае ноги вблизи от pedalного ганглия.

154

Двустворчатые моллюски в основном являются малоподвижными фильтраторами с довольно пассивным образом жизни. Среди них относительно активны только камнеточцы и корабельные черви. Камнеточцы делают ходы в камнях специальными зубчиками или при помощи кислоты, выделяемой железами мантии. Размножение сводится к откладке одиночных яиц и их наружному оплодотворению. Забота о потомстве практически отсутствует, хотя яйца и могут развиваться на жабрах.

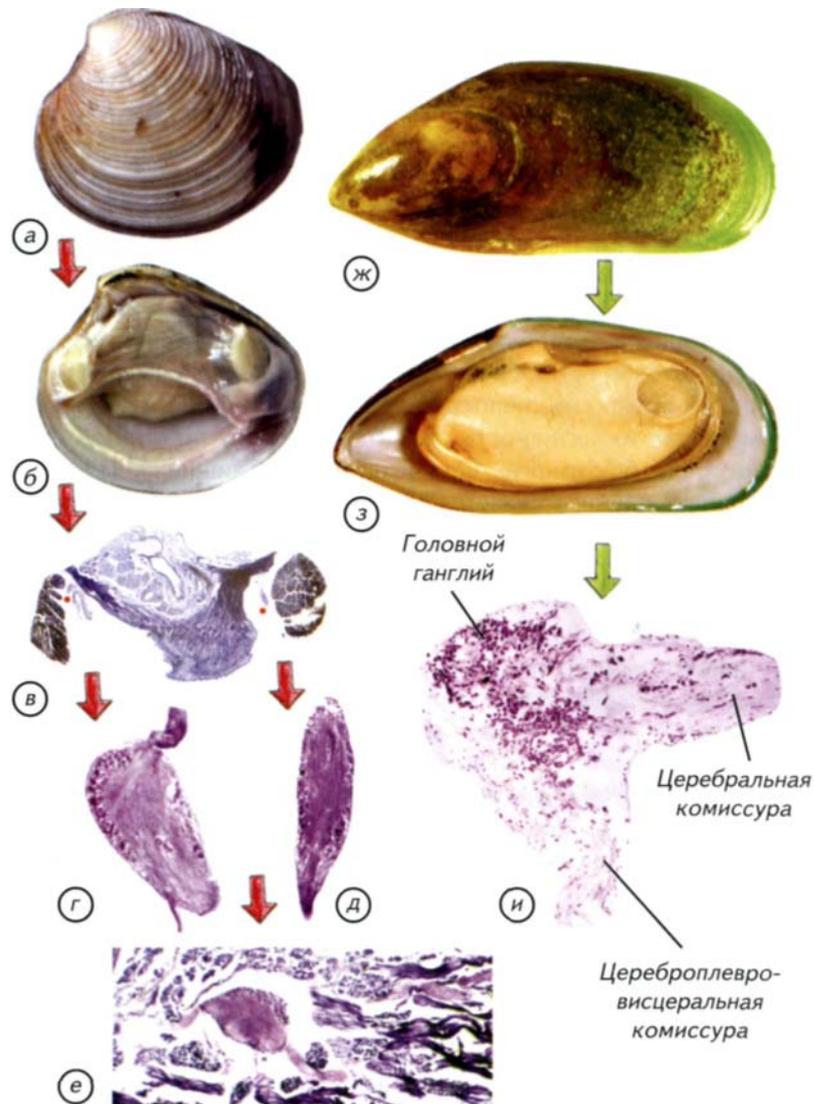
По сравнению с двустворчатыми моллюсками брюхоногие моллюски (*Gastropoda*) являются образцом активного образа жизни и сложного поведения. Это единственные моллюски, перешедшие к наземному образу жизни. Их тело разделено на голову, ногу и туловище. В голове сосредоточены церебральные ганглии и основные органы чувств. Обычно это две пары щупалец и глаза, имеющие довольно сложное строение. Глаза могут представлять собой элементарные светочувствительные ямки или сложные системы с хрусталиком и аналогом стекловидного тела. На щупальцах расположены органы осязания и обоняния. Контактные хеморецепторы представлены осфрадиями, а органы равновесия — статоцистами. Статоцисты являются важнейшим органом чувств, особенно для наземных брюхоногих. Это отражено и в их иннервации. Как правило, статоцисты иннервируются волокнами головного ганглия.

Нервная система брюхоногих представлена 5-6 основными парами ганглиев, которые связаны между собой продольными нервными стволами и поперечными комиссурами (см. рис. II—8, д, е). Головные ганглии расположены над глоткой и иннервируют голову, глаза, щупальца и статоцисты. Плевральные ганглии расположены позади головных и иннервируют переднюю часть мантии. Под пищеводом расположены буккальные ганглии, иннервирующие глотку, пищевод и желудок. Этот комплекс из трёх сближенных ганглиев связан несколькими комиссурами и представляет собой головной центр — своеобразный мозг гастропод. Pedальные ганглии служат исполнительным механизмом управления ногой. Висцеральные ганглии могут лежать сближенной парой или полностью сливаться. Они иннервируют внутренние органы: почки, половые органы, кишечник и сердце. Отдельно лежащая пара париетальных ганглиев иннервирует дыхательную систему жабр — ктенидий и хеморецепторные осфрадии. У брюхоногих в связи с развитием асимметрично закрученной раковины возникает торсия — перекручивание продольных нервных стволов. Это приводит к тому, что париетальные ганглии левой и правой стороны тела меняются местами, как показано на рис. II-8, е. Существует

155

Рис. II-9. Нервная система двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*).

а-е — *C. gallina corrugatula*; ж-и — *P. canaliculus*. Красными точками на микрофотографии (е) показана локализация увеличенных ганглиев (з, д); з, и — головные ганглии (cerebral ganglion); д — висцеральный ганглий (visceral ganglion); е — педальный ганглий (pedal ganglion). Стрелками показаны этапы препаровки моллюсков.



156

несколько вариантов торсии, что зависит от расположения жаберного аппарата или лёгких. Относительно скромная организация нервной системы брюхоногих моллюсков оказалась весьма эффективной как в воде, так и на суше. Большинство брюхоногих раздельнополы, хотя встречается и гермафродитизм с чередованием мужских и женских периодов размножения. В большинстве случаев гастроподы — подвижные животные, которые питаются растениями или хищничают. Однако встречаются и прикрепленные колониальные формы, такие, как каури. Подобные фильтраторы являются скорее исключением среди гастропод, чем правилом.

Поведение брюхоногих не отличается интеллектуальными поступками и достаточно однообразно. Обычно брюхоногие питаются растительными остатками, непосредственно растениями или грибами. В этом случае их активность сводится к поиску пригодной пищи. Однако среди брюхоногих есть и настоящие хищники. Примером агрессивного хищника является тестацелла (*G. maugei*), которая питается дождевыми червями. Она обладает достаточно развитыми органами чувств, чтобы охотиться на дождевых червей в их норах. Многие хищные улитки охотятся на себе подобных, но не брезгают никакой животной пищей. В той или иной степени к хищничеству могут прибегать представители разнообразных семейств.

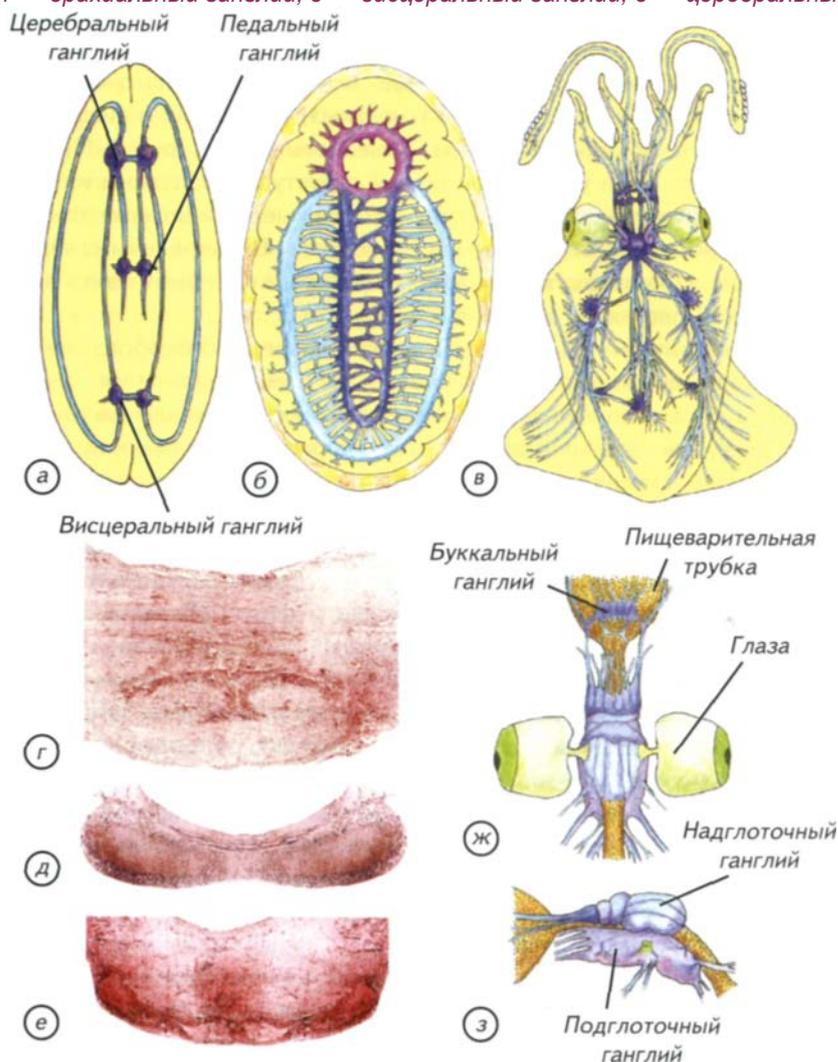
Особую популярность в качестве объекта зоопсихологии приобрели головоногие моллюски (*Cephalopoda*). Осьминоги, кальмары и каракатицы являются, по мнению исследователей их поведения, своеобразными приматами мира беспозвоночных. Они ведут преимущественно активный образ жизни, перемещаясь по дну на многочисленных конечностях или плавают, используя принцип реактивного движения. Выталкивание воды из мантийной полости позволяет им быстро плавать в толще воды, но только задом наперёд. У головоногих в крайней форме проявляется цефализация нервных ганглиев (см. рис. II-10, в, ж, з). Ганглии с различными функциями сливаются над или под пищеварительной трубкой и образуют крупный головной ганглий. Поскольку головоногие могут достигать 20-метровой длины, размеры их головного ганглия могут быть

сопоставимы с размерами мозга собаки. При таких размерах конструкции и традиционной для беспозвоночных ганглиозной организации нервной системы трудно представить себе эффективное метаболическое обеспечение. Именно размеры головных ганглиев головоногих неизбежно привели к возникновению внутримозговых полостей. У большинства головоногих моллюсков головные ганглии внутри полые. Однако надо оговориться, что речь идёт только о надглоточной части головного ганглия.

157

Рис. II-10. Нервная система двустворчатых, панцирных и головоногих моллюсков.

Схема строения нервной системы двустворчатых моллюсков (а) и хитона (б); внешний вид нервной системы (в) и головного мозга (ж, з) кальмара; микрофотографии срезов головных ганглиев осьминога (*Octopus vulgaris*): г — брахиальный ганглий; д — висцеральный ганглий; е — церебральный ганглий.



158

Подглоточная часть обычно не имеет внутренней полости. Разделение головного ганглия на подглоточный и надглоточный отделы функционально вполне обосновано (см. рис. II-10, ж, з). Подглоточная часть головного ганглия состоит из брахиальных, педальных и висцеральных ганглиев, объединённых общим нейропилем (см. рис. II-10, г, д). Педальные ганглии уже внутри общей структуры разделены на ганглии щупалец и ганглии воронки. Брахиальные и педальные ганглии иннервируют щупальца и мантийную полость. Висцеральные ганглии отвечают за иннервацию внутренних органов и содержат центр автоматической регуляции дыхания.

Полый внутри надглоточный ганглий является своеобразным интеллектуальным центром головоногих. В нём выделяют от 3 до 6 отделов. В самом сложном случае к ним относят буккальные ганглии (ротовые), три пары центральных и две пары церебральных ганглиев. Буккальные ганглии вынесены вперёд, не сливаются с головным ганглием и отвечают за иннервацию ротовой зоны передней части пищеварительной системы (см. рис. II-10, ж). Самыми роstralными надглоточными (уже головными) являются центральные ганглии, которые расположены поперёк оси головного центра. Их передняя пара контролирует механизм захвата, удержания, подведения к клюву, расчленения и заглатывания пищи; 2-я и 3-я пары центральных ганглиев хорошо развиты в связи с тем, что они отвечают за гидродинамическую систему плавания и контролируют обновление воды в воронке. Эти процессы осуществляются не непосредственно, а через контроль за исполнительными висцеральными центрами. Эти же центры контролируют перемещения головоногих при помощи щупалец, отвечают за осязательные ощущения и изменения направления движения при плавании. В центральных ганглиях находятся и центры управления окраской животных.

Надо отметить, что головоногие могут очень широко изменять свою окраску из-за прямой иннервации

пигментных клеток. Нервная система имеет непосредственные окончания на каждой пигментной клетке, что позволяет головоногим динамично изменять свой цвет при маскировке и смене настроения. Такой тип управления пигментацией позволил каракатицам использовать смену окраски тела как своеобразный цветовой язык. Во время брачных игр и оплодотворения самцы и самки ведут переговоры на языке смены цветовой гаммы покровов, поэтому не удивительно, что в тех же центральных ганглиях находятся и зрительные зоны. Туда приходит информация от глаз, которые у головоногих моллюсков самые большие среди животных. У крупных

159

глубоководных головоногих описаны глаза диаметром 40 см — абсолютный рекорд для фоторецепторных систем. Позади центральных ганглиев расположены две или три пары продольно ориентированных церебральных ганглиев (см. рис. II-10, е, ж, з). Они непосредственно не связаны ни с какими конкретными моторными или сенсорными системами.

Церебральные ганглии — своеобразная ассоциативная надстройка над подглоточными и надглоточными ганглиями. Они необходимы для принятия поведенческих решений, что предопределяет развитость их связей со всеми центрами головных ганглиев. Церебральные ганглии являются своеобразным аналогом ассоциативных «лобных долей» высших млекопитающих и человека. Однако приматам придётся скромно поджать хвост (у кого он есть), если сравнить относительные размеры лобной доли человека и церебральных ганглиев небольшого осьминога. Если мозг человека и осьминога уравнивать в размерах, то ассоциативные центры головоногих окажутся в 3 раза больше, чем лобные доли человека. Эти достойные различия сказываются и на поведении головоногих.

Особое развитие их мозга связано с появлением головных щупалец, которые могут быть дифференцированы по функциям. Эти своеобразные манипуляторы требуют для своего управления развитого мозга. Обладая развитыми щупальцами, головоногие могут прекрасно различать предметы на ощупь, вырабатывать устойчивые навыки и надолго запоминать полученный опыт. У них прекрасно развита исследовательская деятельность. Они сами обучаются открывать банки, отвинчивать крышки, открывать двери и совершать многие другие антропоморфные действия, привыкают к экспериментаторам, узнают их индивидуально, умеют бесцельно играть с предметами и решать многоступенчатые задачи.

Головоногие моллюски давно бы стали безусловными интеллектуальными лидерами нашей водянистой планеты, но природа сыграла с ними довольно злую шутку. Наградив их развитым ассоциативным мозгом, сверхэффективными манипуляторами, осязанием, хеморецепторами и зрением, она лишила их времени — главного условия для накопления индивидуального опыта. Головоногие моллюски живут очень недолго, обычно не более трёх лет. Кроме того, большая часть видов этой группы моноциклически. Они рождаются, растут, один раз размножаются и погибают. Продолжительность жизни в 1 год ограничивает реализацию интеллектуальных возможностей головоногих. Живи они подольше, и приматов могло бы не быть, а сушу осваивали бы каракатицы в скафандрах.

160

Среди головоногих как бы в насмешку существуют и настоящие долгожители — наутилусы (*Nautiloidea*). Все 6 видов этих головоногих обладают раковиной, которую они заполняют газом и добиваются нейтральной плавучести. Они плохо плавают, у них очень примитивно организованная нервная система. Околологоточное нервное кольцо не имеет выраженных центров, как у других головоногих. Наоборот, нейроны не собраны в концентрированные ганглии, а довольно равномерно распределены по нервным стволам и комиссурам. Вместо головных ганглиев у наутилусов есть своеобразные нервные тяжи, которые огибают переднюю часть пищеварительной трубки. Над ней проходит дорсальный тяж, гомологичный церебральным ганглиям. Под пищеварительной трубкой проходят две комиссуры. Они гомологичны подглоточным ганглиям. Передняя соответствует педальным ганглиям, а задняя — плевровисцеральным ганглиям. От последних идут два укороченных ствола, которые заканчиваются оформленными висцеральными ганглиями. Подобная распределённость нейронов по нервным тяжам характерна только для примитивных параллельных ганглиев кишечнополостных и панцирных моллюсков. Понятно, что столь примитивная «доганглиозная» нервная система не может претендовать на морфологический субстрат интеллекта. Однако именно наутилусы живут достаточно долго, чтобы приобрести индивидуальный опыт, который, правда, нигде хранить.

Среди моллюсков особое положение занимает примитивная группа панцирных моллюсков, или хитонов (*Loricata*). Это уплощённые билатерально-симметричные моллюски с большим щитовидным панцирем на спинной поверхности. Он состоит из 8 пластин, которые расположены, как черепица на крыше. Обтекаемая форма тела хитонов способна выдерживать прибрежные волны, а мускулистая подошва создаёт разрежение, удерживающее животных на субстрате. Голова анатомически отделена небольшой бороздкой от ноги, но на ней нет головных щупалец или специализированных глаз. Светочувствительными органами являются особые раковинные глазки, которые не встречаются у беспозвоночных других групп. Глазки появляются по мере роста раковинных пластинок около их края. Общее число этих простых глазков может достигать нескольких тысяч. Кроме светочувствительных глазков, у хитонов есть рецепторы давления и глоточные вкусовые рецепторы. Присутствуют и хеморецепторы — осфрадии, которые находятся возле жабр. Понятно, что от животных с такими органами чувств трудно ожидать занимательного пищевого или полового поведения. В основном они поедают растительные остатки, хотя не брезгуют и животной пищей. Размножение хитонов обычно

161

примитивно и состоит в выбрасывании в воду половых продуктов самками и самцами. Вероятностное оплодотворение компенсируется количеством яиц и сперматозоидов — некоторых видов бывает более миллиона. Однако при вынашивании потомства в жаберных складках число яиц снижается в тысячи раз.

Эта группа уникальна не столько поведением задумчивых моллюсков, поедающих всё, что можно найти в приливной зоне морей и океанов, сколько нервной системой. Под панцирем и жёсткой мантией скрывается одна из самых древних нервных конструкций среди билатерально-симметричных животных планеты. Основой

организации нервной системы хитонов является окологлоточное нервное кольцо (см. рис. II-10, б). От него начинаются 4 симметричных нервных ствола, которые продолжают вдоль всего тела. Между стволами присутствуют нерегулярные поперечные комиссуры, а отходящие от них нервы не имеют чёткой сегментарной организации. В основном это отдельные нервные волокна, формирующие диффузную иннервационную сеть.

Наиболее важной характеристикой нервной системы хитонов является отсутствие ганглиев. Их нет ни в зоне глоточного кольца, ни на протяжении туловищных нервных стволов. Нейроны распределены практически равномерно по всей нервной системе. Нервная система хитонов представляет собой по сути дела огромный параллельный ганглий с афферентными и эфферентными волокнами. Такой примитивный тип строения нервной системы встречается в окологлоточном кольце кишечнополостных и некоторых червей. Однако целой нервной системы, построенной по принципу примитивного параллельного ганглия, больше ни у кого не известно. Судя по всему, такая организация была у первых билатерально-симметричных животных, возникших на ранних этапах эволюции многоклеточных. О том, что параллельные нервные ганглии предшествовали современным ганглиозным структурам, говорит и то, что у некоторых видов хитонов вблизи рта встречаются признаки парных ганглиев, напоминающих строение головных ганглиев двусторчатых моллюсков (см. рис. II-9, *u*). Следовательно, у наиболее примитивных хитонов нервная система представлена параллельными ганглиями и периферической диффузной нервной сетью. В таком субстрате не смогли возникнуть способности к обучению или к сложной ассоциативной деятельности. Несложное поведение соответствует описанному строению нервной системы.

Среди моллюсков существуют животные, мало похожие на кальмаров, улиток или слизней, но очень интересные для оценки основных эволюционных тенденций в развитии нервной системы. Это

162

беспанцирные, или бороздчатобрюхие моллюски (*Aplacophora*). Небольшая группа таких моллюсков напоминает скорее червей, чем моллюсков. Беспанцирные моллюски — морские животные длиной несколько сантиметров. Они ведут малоподвижный образ жизни и не обладают специализированными органами зрения. Их нервная система отдалённо напоминает нервную систему хитонов. Однако у беспанцирных моллюсков есть настоящие ганглии. Их нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца и 4 продольных стволов, связанных нерегулярными комиссурами. Два брюшных ствола начинаются от подглоточных парных ганглиев, а боковые стволы — от асимметричного надглоточного. Нижние и верхние стволы заканчиваются в конце тела ганглиями, которые попарно соединены между собой. Надо отметить, что окологлоточное нервное кольцо у беспанцирных двойное, лежащее рострально, не связано с нервными стволами и имеет на брюшной поверхности парные небольшие ганглии. Под это описание вполне подходит нервная система и некоторых плоских червей, показанная на рис. II-5, *a*.

Таким образом, беспозвоночные демонстрируют значительное разнообразие в организации нервной системы и поведении от примитивного поедания грунта до активной охоты на себе подобных и позвоночных. Хотя перечисленными группами далеко не исчерпывается многообразие мира беспозвоночных, в наши интересы входит только то направление эволюции, которое имеет отношение к проблемам возникновения хордовых. Мы рассмотрели только некоторые морфологические варианты строения радиальных нервных систем и их возможные преобразования в билатеральные конструкции. Попробуем подвести предварительный итог изложенным данным.

§ 24. Эволюция ганглиозной нервной системы

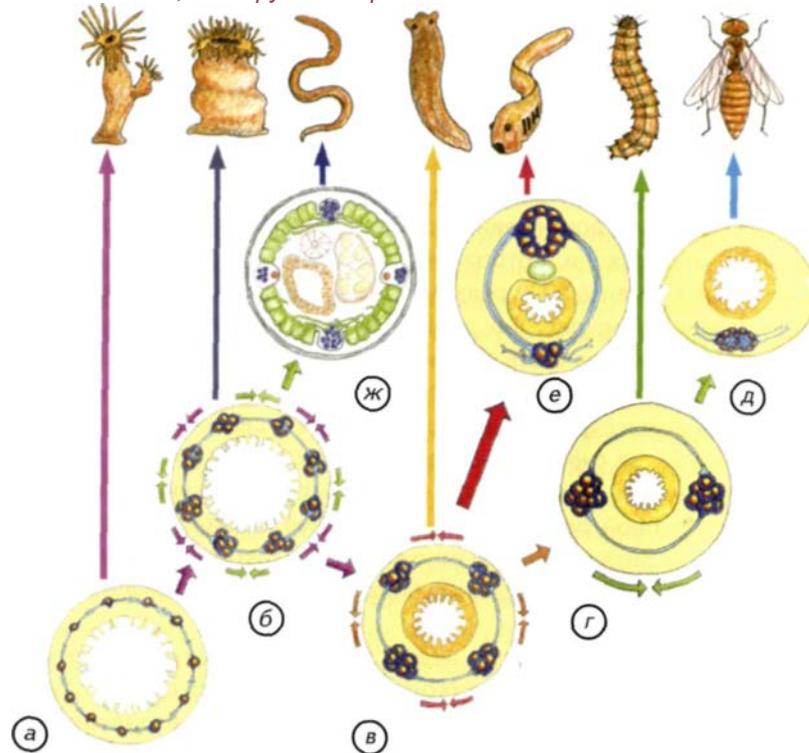
На заре эволюции многоклеточных сформировалась группа кишечнополостных с диффузной нервной системой (см. рис. II-4, а; рис. II-11, а). Возможный вариант возникновения такой организации описан в начале этой главы. В случае кишечнополостных отдельные нейроны объединены в элементарную нервную сеть, которая относительно равномерно распределена между внутренним и наружным слоем клеток. При всей простоте эта конструкция оказалась достаточно эффективной, и её обладатели дожили до настоящего времени. Обычная для Европы пресноводная гидра является классическим образцом поведения животного с такой нервной системой (см. рис. I-2). Из этой стартовой позиции начался гигантский эволюционный эксперимент по созданию эффективной системы управления организмом.

163

На первом этапе эволюции произошёл наиболее простой вариант усложнения нервной системы — концентрация нервных клеток в ганглии. Процесс объединения нервных клеток шёл различными путями: во-первых, вокруг глотки, что характерно для всех без исключения животных того периода, во-вторых, вдоль несимметричного тела.

Рис. II-11. Эволюционные изменения расположения центров нервной системы от радиально- к билатерально-симметричным животным.

На поперечных сечениях: нервные тяжи и комиссуры — голубые, ганглии и скопления тел клеток — синие. Стрелками вокруг сечений показаны направления слияния нервных стволов, одним и тем же цветом — последствия концентрации нервных элементов. а, б — кишечнополостные; в, г — плоские черви; д — членистоногие; е — позвоночные; ж — круглые черви.



164

По выделенным тяжам нервных клеток проще проводить общий для всего тела управляющий сигнал. Это произошло уже у кишечнополостных, и такие животные дошли до нашего времени. У многих современных актиний есть «скоростные» морфологически выделенные нервные стволы (см. рис. II-4, е). Появление таких стволы с признаками параллельных ганглиев произошло в результате объединения соседних нейронов. Для огромного большинства кишечнополостных такого усложнения диффузной нервной системы оказалось более чем достаточно. Они достигли того неврологического максимума, который при их образе жизни гарантировал питание и размножение. Однако даже среди радиально-симметричных кишечнополостных этот процесс происходил неодинаково. По-видимому, возникали как продольные, так и поперечные стволы из нервных клеток (см. рис. II-4, з, д).

Судя по всему, достижением стало появление радиально-комиссуральной конструкции, которая могла сочетать в себе как дифференциальные сегментарные реакции, так и генерализованные ответы на раздражения (см. рис. II-5, е; II-11, б). Радиально-комиссуральная нервная система могла стать основой для появления любых сегментированных существ. Это связано с тем, что отдельные сегменты имели собственные комиссуры, что позволяло решать сегментарные «проблемы» на месте, за счёт автономных нервных механизмов. Организм из повторяющихся сегментов становится менее уязвимым. Способность к масштабной регенерации — не менее важное свойство, чем эффективность питания или размножения. Из такого организма могли произойти самые разнообразные билатерально-симметричные конструкции (см. рис. II-11, в, ж).

Причиной этих процессов могли быть дальнейшая концентрация нервной системы в виде стволов и комиссур. В одном случае стволы могли сливаться дорсально, латерально и вентрально, как показано на рис. II-11, б зелёными стрелками. Результатом стало появление 4 продольных нервных стволов (см. рис. II-11, ж). Один ствол лежит дорсально, два — латерально и один — вентрально. Возникла своеобразная билатеральная симметрия, которая относительно редко встречается у других беспозвоночных. Такая нервная система характерна для нематод. По-видимому, комиссуральные тяжи у нематод исчезли уже вторично, в связи с упрощением их биологии (см. рис. II-5, б). Аналогичное, но альтернативное слияние нервных стволов показано фиолетовыми стрелками (см. рис. II-11). Оно могло произойти у ползающего в придонном слое организма. После слия-

165

ния нервных стволов возникла конструкция, похожая на нервную систему нематод, но нервные стволы расположены иначе: 4 нервных ствола лежат попарно, 2 сверху и 2 снизу. Нервная система такого строения встречается у многих плоских червей и хитонов (см. рис. II-5, з, II-10, б; II-11, е). Дальнейшая концентрация нервных элементов могла пойти по пути, отмеченному коричневыми или красными стрелками. При слиянии нервных стволов по принципу, отмеченному коричневыми стрелками (см. рис. II-11, е), возник вариант

строения, характерный для большинства современных плоских червей. Это уже лестничная нервная система с симметричными парными нервными тяжами, идущими вдоль всего тела (см. рис. II-11, г). Её широкая распространённость среди беспозвоночных говорит сама за себя. Однако самое существенное состоит в том, что этот тип организации дал начало нервной системе членистоногих и сходных с ними животных (см. рис. II-11, д). Слияние двух продольных нервных стволов произошло в вентральной части тела, как показано на рис. II-11, г зелёными стрелками. Следы незавершенности этого процесса встречаются у многих современных членистоногих (см. рис. II-6; II-7).

Возникновение брюшной нервной цепочки и специализированных головных ганглиев стало решающим событием в развитии животного мира. С такой нервной системой, конечно, невозможно творческое мышление в нашем понимании. Однако животным с небольшой продолжительностью жизни, развитой системой инстинктивных форм поведения, эффективной стратегией размножения и скромными линейными размерами в развитом интеллекте нет особой нужды. Проблемы выживания решаются не менее эффективно другими путями. Баланс между потенциальными возможностями инстинктивного поведения, ограниченной памятью и совершенством органов чувств был достигнут в ограниченном объёме головных ганглиев и скромной брюшной нервной цепочке. Это привело к распространению членистоногих и сходных с ними групп в мировом океане, освоению пресноводных водоёмов, почвы и суши. Плодами процветания стали поведенческое разнообразие, самое большое число видов и сложнейшая биология представителей этой группы.

Не менее интересен другой вариант слияния нервных стволов, показанный на рис. II-11, в красными стрелками. В этом случае произошло объединение парных дорсальных и парных вентральных нервных тяжей. Результатом такой концентрации нервных стволов могло стать весьма оригинальное беспозвоночное с билатеральной симметрией и

166

двумя нервными стволами: дорсальным и вентральным. На это могут претендовать отдельные щупальца иглокожих (*Echinodermata*). Однако строение их нервной системы имеет мало общего с другими рассматриваемыми конструкциями. Иглокожие представляют собой интереснейшую в неврологическом отношении группу. Основная часть их нервной системы — околопищеводное нервное кольцо, поскольку о голове говорить не приходится. От него тянутся нервные стволы вдоль амбулакральной системы (по нижней части щупальца). Выраженных ганглиев нет, а нейроны расположены в стволах диффузно. Этот отдел нервной системы иглокожих носит название эктоневрального. Кроме него, у голотурий, офиур, морских звёзд и ежей встречается гипоневральная нервная сеть, а у морских лилий — ещё и апикальная. Все три параллельные нервные сети одновременно хорошо развиты только у офиур. Специализация офиур столь высока, что гипоневральная сеть имеет даже небольшие ганглиозные утолщения по ходу нервных стволов. В остальных группах обычно развита гипоневральная нервная сеть, которая часто анатомически сливается с эктоневральной сетью, как у голотурий. Считают, что апикальная и гипоневральная сети выполняют моторные функции, а эктоневральная — сенсорные. Это не совсем так, поскольку разбросанные по телу осязательные клетки и светочувствительные глазки могут быть связаны с любой из сетей. Эволюция нервной системы иглокожих настолько специфична, что заслуживает отдельного глубокого рассмотрения. Однако всерьёз считать иглокожих эволюционными преемниками дорсального и вентрального слияния нервных стволов невозможно (см. рис. II-11, е). Причиной для такого вывода является наличие у иглокожих трёх параллельных нервных систем, хотя у всех видов только одна эктоневральная сеть. По-видимому, она и была первичным нервным образованием в этой группе. Апикальная и гипоневральная сети возникли у иглокожих вторично, что подтверждается их вариабельностью или полным отсутствием у многих представителей этого типа.

167

Нервная система хордовых

Палеонтологическая летопись содержит более чем скромные сведения о происхождении хордовых. Разрозненные и отрывочные данные не позволяют пока ясно представить себе события, которые привели к появлению первых хордовых, а затем и позвоночных животных. Все современные теории происхождения первых позвоночных построены на весьма сомнительных предположениях. В их основе лежат особенности строения современных условно «примитивных» видов, немногие ограниченные палеонтологические данные и столько же здравого смысла в сочетании с творческой фантазией. На таком сомнительном субстрате трудно создать достоверную гипотезу происхождения одной из ключевых групп животных, тем более что проверить её, по-видимому, никогда не удастся. В связи с этим имеют право на существование самые невероятные гипотезы эволюционного происхождения позвоночных. Любая из них может получить дополнительные доказательства по мере расширения наших палеонтологических знаний и технических возможностей. При создании настоящей теоретической реконструкции давно прошедших событий я старался опираться на основные принципы морфологических преобразований нервной системы.

Воссоздание событий, приведших к появлению современных позвоночных, сводится к двум частным задачам. Первая состоит в том, чтобы обнаружить или представить себе древнее беспозвоночное животное, которое могло бы стать гипотетическим предком позвоночных. Вторая задача связана с реконструкцией событий, которые могли привести к появлению древних позвоночных. Для решения этих задач необходимо создать самый общий план строения позвоночных и беспозвоночных животных. Их сравнение позволит определить те морфологические проблемы, которые были решены в процессе эволюции.

Современные позвоночные представляют собой весьма пёструю в морфологическом плане группу. У них билатеральная симметрия, хорда или позвоночник и дорсально расположенная центральная нервная система с полостью внутри (рис. II-12, б). Среди современных беспозвоночных также много билатерально-симметричных животных с дорсально расположенными головными ганглиями. Однако эти ганглии соединены комиссурами с нервной цепочкой, расположенной вентрально, под пищеварительной трубкой (см. рис. II-12,

а). Морфология головных ганглиев беспозвоночных намного более разнообразна, чем строение головного мозга позвоночных животных

168

(см. рис. II-7; II-8). В нервной системе беспозвоночных (за исключением головоногих) отсутствуют мозговые желудочки или центральный канал спинного мозга. Нервная система позвоночных намного более консервативна, чем беспозвоночных, что отразилось и на её общем плане строения. Она состоит из двух больших отделов: центрального и периферического. К центральной нервной системе относят головной и спинной мозг. Эти два отдела переходят друг в друга и представляют собой трубчатую структуру, расположенную над хордой или позвоночником. Головной мозг расположен в передней части тела и представляет собой скопление нейронов, обслуживающих основные органы чувств и эффекторные центры. Спинной мозг вытянут вдоль тела над хордой или позвоночником. В спинном мозге расположены нейроны, передающие сигналы от мышц, внутренних органов и покровов в головной мозг. Через нейроны спинного мозга поступает большая часть эффекторных сигналов, управляющих работой внутренних органов и скелетной мускулатуры. Ганглии и нервы, расположенные среди внутренних органов, считают периферической нервной системой. Она представлена чувствительными и эффекторными нервами и ганглиями. Головной мозг состоит из 5 основных отделов, связанных с развитием основных дистантных и внутренних органов чувств, нейрогормональных и моторных центров (см. рис. I-14; I-20; I-22). У низших хордовых нет анатомически выраженного головного мозга и специализированных отделов (см. рис. II-12, б).

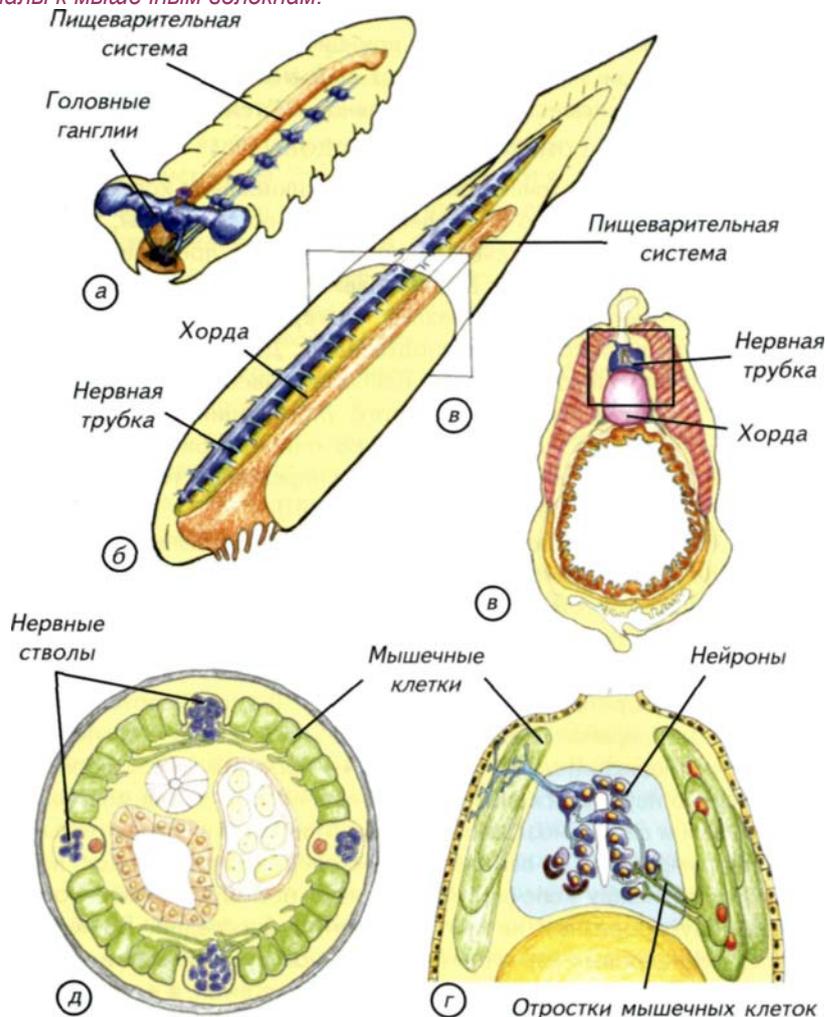
Следовательно, основным отличием нервной системы позвоночных от беспозвоночных является её дорсальное положение, наличие внутренней полости и отсутствие окологлоточного нервного кольца. Для преодоления имеющихся различий в строении нервной системы этих групп мы должны попытаться найти какие-либо варианты организации, пригодные для воссоздания древней переходной формы. Идентификация возможных предковых форм хордовых осложнена тем, что явных претендентов на роль их беспозвоночных предшественников не обнаружено. Выбор наиболее вероятной предковой группы хордовых обычно основан на одном или двух признаках, которые встречаются одновременно у беспозвоночных и позвоночных животных.

Это приводит к парадоксальной ситуации. Мы имеем набор видов с явным сходством строения, но не можем представить себе механизм перехода одной формы в другую. Для того чтобы избежать подобных затруднений, можно использовать приём морфогенетической реконструкции. При анализе событий происхождения хордовых наиболее адекватен сравнительно-анатомический и эмбриологический

169

Рис. П-12. Общий план строения беспозвоночных и позвоночных.

Схема нервной системы членистоногих (а) и позвоночных (б). Буквенное обозначение сечения (в) соответствует схеме в; з — увеличенный участок сечения ланцетника; д — сечение тела круглого червя. У круглых червей и ланцетника мышечные клетки формируют длинные отростки, которые доходят до нервных стволов или проникают в нервную трубку. Нейроны по этим отросткам передают управляющие сигналы к мышечным волокнам.



170

подход, который акцентирует внимание не на родственных связях животных, а на морфогенетических принципах эволюционных преобразований нервной ткани. С этих позиций можно провести оценку различных гипотез происхождения нервной системы хордовых.

§ 25. Теории происхождения хордовых

Бытует несколько точек зрения на возникновение хордовых, которые различаются как по подходам к решению проблемы, так и по животным, избранным в качестве представителя предковых групп. Наиболее известны гипотезы возникновения хордовых от предковых форм членистоногих, паукообразных, немертин, кольчатых червей, иглокожих, гребневиков и кишечнодышащих. Для серьезного обсуждения пригодны только некоторые наиболее известные и обоснованные концепции. Тем не менее кратко упоминания заслуживают и весьма оригинальные идеи, если только они не обходят стороной проблему филогенетического становления нервной системы (Ливанов, 1955; Jollie, 1982; Иванов, 1991; Малахов, 1991).

Гипотеза происхождения хордовых от паукообразных построена на принципе дорсальной миграции нервной системы. В её основе лежат предположения о том, что паукообразные имеют кишечник, сходный по форме с трубчатой нервной системой позвоночных. Нервная цепочка паукообразных расположена на брюшной стороне, непосредственно под пищеварительным каналом (см. рис. И-8, в). В соответствии с этой гипотезой нервные клетки мигрировали дорсально и расположились вокруг пищеварительного канала. Они выросли в него, сформировав трубчатую нервную систему, а кишечная полость стала мозговыми желудочками и спинномозговым каналом. Повторно пищеварительный канал сформировался из вентральных эктодермальных складок, которые возникли между конечностями. Однако несколько особенностей строения паукообразных не могли исчезнуть бесследно. Во-первых, для всех хелицеровых характерно дорсальное расположение сердца. У хордовых оно лежит под хордой и нервной системой, а в предложенной гипотезе оно остаётся над ними. Во-вторых, у паукообразных развита сложная выделительная система, состоящая из

мальпигиевых сосудов. Весьма сомнительно, что при обрастании кишечного канала нервными клетками она могла бесследно исчезнуть. Кроме этого, у паукообразных должны были редуцироваться развитая дыхательная система и возникнуть жаберное дыхание; разрушиться плотная кутикула (непроницаемая для воды) и возникнуть хорда. При этом хорда должна была сформироваться между древним кишечником, ставшим нервной трубкой, и новым кишечником, возникшим из брюшной эктодермы. Если бы это произошло, то при эмбриональном развитии ки-

171

шечник позвоночных закладывался бы из эктодермы, а нервная трубка — из мезодермы. Это не известно ни для одной из групп позвоночных. Маловероятно, что без следа могли исчезнуть весьма совершенные членистые конечности и возникнуть зачатки плавников. Дополнительной проблемой является наличие двух отделов тела у паукообразных: просомы и опистосомы. Эти два отдела имеют возможность независимо регулировать внутреннее давление, что позволяет выпрямлять конечности при увеличении давления в просоме, а в опистосоме давление остаётся неизменным. В такой ситуации какой-либо смысл появления трубчатой нервной системы отпадает, поскольку внутрижелудочковое движение спинномозговой жидкости становится невозможным. Надо отметить, что эта гипотеза не имеет никаких эмбриологических и сравнительно-морфологических подтверждений и представляет художественный интерес как иллюстрация диапазона научных фантазий.

С точки зрения организации нервной системы довольно трудно выводить предков хордовых от полихет, хелицеровых и членистоногих. Это связано с тем, что их мозг уже сильно специализирован. Он имеет первичные и вторичные зрительные и антеннальные центры, хорошо развитые грибовидные тела и совершенную нейроэндокринную систему, которая регулирует рост, линьку и созревание животного. Допуская возможность происхождения хордовых от этих групп, нельзя объяснить редукцию наиболее развитых отделов мозга и замену высокоспециализированной эндокринной регуляции на нейральную. Эта идея противоречит многочисленным данным об основных закономерностях эволюции нервной системы. При упрощении строения нервной системы в первую очередь происходит редукция ассоциативных, а затем и вторичных мозговых центров периферических анализаторов. Система нейрогормональной регуляции начинает играть всё большую роль, постепенно подменяя физиологические функции нервной системы. Иначе говоря, при редукции нервной системы все события развиваются в обратном порядке: эндокринные функции заменяют нейральные, а не наоборот. Следовательно, у низших хордовых мы должны были бы видеть упрощённую нервную систему и весьма совершенную эндокринную регуляцию функций, чего на самом деле не наблюдается.

Не менее оригинальна старая идея Дорна о существовании предков хордовых, похожих на кольчатых червей (Dohrn, 1875). Основной проблемой этой модели также является брюшное расположение нервной цепочки и отсутствие внутри неё полости. Гипотеза происхождения хордовых от кольчатых червей строится на изящной идее о переворачивании червя. В этом случае нервная система оказывается сверху, а

172

кровеносная система внизу; направление тока крови у перевёрнутого червя и хордовых совпадает. Иначе говоря, чтобы из вентральной нервной цепочки и надглоточного ганглия, изображённого на рис. II-12, а, получить дорсальную нервную трубку с мозгом в одной плоскости (см. рис. II-12, б), надо допустить множество невероятных событий. Для того чтобы обойти пересчитанные затруднения, было предложено универсальное объяснение, которое предполагает дифференциальную редукцию наиболее «неудобных» для таких филогенетических построений отделов нервной системы. Этот подход возник ещё в конце XIX в. в связи со старой идеей о том, что предком позвоночных могло быть животное с вентральной нервной цепочкой и надглоточным ганглием. Это существо по загадочным причинам перевернулось кверху брюхом и стало ползать на спине. Понятно, что в этом случае надглоточный ганглий оказывается под пищеводом. Однако мозг у позвоночных находится не на груди. Таким образом, возникла проблема, связанная с «неудобным» положением головных ганглиев у перевернувшегося животного. Было сделано предположение, что головной специализированный ганглий беспозвоночных мог просто ненадолго редуцироваться, а затем возникнуть вновь. Его вторичное возникновение произошло в новом месте, уже соответствующем положению мозга хордовых.

В несколько изменённом виде эта гипотеза продолжает разрабатываться в настоящее время (Berrill, 1955; Foreman *et al.*, 1985; Jefferies, 1986; Малахов, 1991). Её сущность сводится к переносу гипотетического процесса переворачивания дорновского червя на эмбриологическую стадию. Считается, что в эмбриональном периоде мозг «небольшой», и можно легче допустить его редукцию. Это простодушное предположение привело к выведению вторичноротых из гипотетического диплеурулообразного предка. Предполагается, что личинки кишечноротовых — типичные диплеурулы, сходные по организации с предковыми формами хордовых. Согласно этой гипотезе рот и анус диплеурулообразного предка являются частями длинного щелевидного бластопора, а анус смещён на морфологически спинную сторону. У вторичноротых выделяют постнатальный (IV) отдел тела, снабжаемый целомической полостью от 3-й пары целомических карманов диплеурулы. На основании этого вывода телосома погонофор гомологизируется с IV отделом тела всех прочих вторичноротых. Исходя из этих рассуждений, предполагается, что «хордовые являются перевёрнутыми вторичноротыми», стебель *Pelmatozoa* гомологичен постнатальному отделу, а мадрепоровая плоскость иглокожих гомологична сагиттальной плоскости остальных вторичноротых. Гипотеза неотенического происхождения хордовых от

173

диплеурулообразной личинки оказалась наиболее жизнеспособной, но её основные положения весьма дискуссионны. С одной стороны, гомологизация нервной трубки и нейротрохоида полихет не совсем ясно обоснована, а морфогенетические механизмы и биологические цели подобных трансформаций довольно трудно представить. С другой стороны, крайне спорно неожиданное превращение нервной пластинки, закладывающейся по месту замыкания бластопора, не в брюшной, а в спинной нервной тяж. Для реализации

таких событий должно радикально измениться не только окончательное строение органа, но и весь эмбриональный морфогенез, включая закладку основных зародышевых листков.

Эти проблемы не решены и в других гипотезах неотенического происхождения хордовых. Их основной подход состоит в утверждении, что близкая к личинкам асцидий неотеническая форма стала родоначальницей всего типа хордовых, хотя возникновение самой этой личинки остаётся очень проблематичным. Её существование в прошлом умозрительно и не имеет никаких реальных аналогов. При появлении нервной системы хордовых превращение диплеурулы в нотонейрулу и головастика асцидий является самым сомнительным моментом гипотезы, поскольку даже косвенных доказательств этой точки зрения крайне мало.

Существует менее впечатляющая, но более реалистичная гипотеза редукции надглоточного ганглия без перемещения ротового отверстия. В пользу происхождения хордовых от сегментированных предков говорят данные о сегментарном расположении выделительной системы. Она очень сходна у ланцетника и кольчатых червей, но это не гомологичные органы, а результат конвергентного развития. В этой гипотезе не преодолены проблемы, связанные с отсутствием каких-либо признаков хорды и жаберных щелей. Кроме этого, ротовое отверстие должно было бы переместиться на брюшную сторону, а поsegmentный простомиум с нервными ганглиями и поsegmentный перигидиум должны были бы слиться в большей части тела. Ещё менее вероятно объединение поsegmentных схизоцелей и изменение механизма образования мезодермы. Дополнительные трудности возникают при анализе развития кольчатых червей. Их развитие происходит со спиральным дроблением или при помощи эпиболии у форм с богатыми желтком яйцами. Для хордовых характерно орторадиальное дробление, что коренным образом отличает их развитие от червей и моллюсков. Несмотря на некоторое сходство хордовых и кольчатых червей, довольно мало оснований для принятия такой точки зрения.

174

У кишечнодышащих и иглокожих происходит радиальное дробление яйца, как и у хордовых животных. В обеих группах в процессе развития формируется бластула, переходящая в гастролу при помощи инвагинации стенки зародыша. Это явление типично для вторичноротых, хотя оно изредка встречается у кишечнополостных. Их также сближает с хордовыми недетерминированное развитие яйца. Эта способность к регуляции в сочетании с образованием целома и закладкой бластопора позволила гипотезе происхождения хордовых от иглокожих приобрести большую популярность среди эволюционистов (Kuhlenbeck, 1967; Lipps. Signor, 1992). У морских лилий доминирует апикальный отдел нервной системы, который происходит из целомического эпителия. Он, как и гипоневральный отдел, выполняет основные нервные функции организма и приобрёл роль центрального нервного аппарата. В этом случае эктодермальный отдел нервной системы развит ещё менее, чем у морских звезд и ежей. Надо отметить, что дорсальное положение радиальных стволов апикальной нервной системы более всего напоминает топологию нервной трубки позвоночных, но её происхождение из фагоцитобласта нивелирует это преимущество.

По сути дела, у иглокожих возникает нервная система, характерная для большинства беспозвоночных. Она расположена на брюшной стороне тела, но происходит или из гипоневральных каналов либо из эпителия целомических полостей. Понятно, что гомологизировать её с нервной системой хордовых невозможно. Для преодоления этой проблемы вновь предлагается «дегенеративный» подход. Считается, что в какой-то момент нервная система иглокожих стала дегенерировать.

«Дегенерация» была весьма своеобразной. В первую очередь стали исчезать не слаборазвитые дериваты эктодермального нервного отдела, а высокоспециализированные и совершенные гипоневральный и апикальный отделы. Когда такая «дегенерация» успешно завершилась, то по необъяснимым причинам вновь возникла острая необходимость в совершенной нервной системе, которая возникла из эктодермальных стволов вторично. Однако даже при допущении столь странной редукции основной вопрос остаётся открытым. Эктодермальные нервные тяжи расположены на вентральной стороне тела иглокожих. Их перемещение в дорсальное положение приводит к тем же проблемам, что и в гипотезе происхождения хордовых от хелицерных или кольчатых червей. Кроме того, имеются неясности в сходстве циркуляторной «гемальной» системы иглокожих и хордовых. У хордовых ток крови направлен вперёд по нижней части тела и назад по верхней, а у иглокожих циркуляторные функции выполняет целомическая жидкость. Сопоставить выделительные системы обеих групп

175

невозможно, так как у иглокожих аналогов экскреторных органов хордовых нет. Не менее проблематично возникновение хорды у иглокожих. Довольно трудно представить трансформацию субэпидермальных известковых косточек (правда, мезодермального происхождения) в хорду, перемещение нервной системы в дорсальное положение, формирование нервной трубки и появление жаберных щелей. У всех приведённых гипотез происхождения хордовых есть общая черта, которая не подвергается сомнению, — гомологичность билатеральной симметрии первично- и вторичноротых.

Основой для установления такой гомологии является положение ротового отверстия. Считается, что возникновение оси симметрии связано с переходом рта в одну из антимер, разделяемых щупальцевой плоскостью. Сколециды после перехода к ползанию формируют рот на ползательной стороне и в оральной плоскости, которая становится сагиттальной плоскостью симметрии. Трохофорные животные начинают ползать в оральной стороне. Их первичный рот вытягивается вдоль оси тела, смыкается в центральной части и разделяется на ротовое и анальное отверстия. В этом случае сагиттальная плоскость симметрии сохраняется. У вторичноротых первичный рот превращается в анальное отверстие, а вторичное ротовое отверстие формируется в той же сагиттальной плоскости. Во всех трёх группах животных ось симметрии остаётся неизменной. Несмотря на стройность этой гипотезы, реальная первичноротость характерна только для плоских червей, а истинная вторичноротость свойственна иглокожим. В остальных случаях проведение строгой гомологии вызывает большие трудности. В основе этих рассуждений лежит допущение о строгой гомологии симметрии тела у всех групп животных (Северцов, 1945; Беклемишев, 1964). Это утверждение весьма спорно, поскольку высокая пластичность и многообразие вариантов возникновения рта-ануса говорит

о невысокой консервативности этого признака. По-видимому, вторичноротость возникала неоднократно, что привело к многообразию способов закладки кишечника в онтогенезе (Иванова-Казас, 1978, 1995). Следовательно, закладка и положение рта-ануса у первично- и вторичноротых не являются строгим доказательством гомологичности правой и левой стороны тела в обеих группах животных. Гомологизация симметрии тела у первично- и вторичноротых приводит и к чисто биологическим трудностям. Если разделять эту точку зрения, то становится неразрешимой проблема происхождения дорсального положения нервной системы хордовых. При сохранении неизменности билатеральной симметрии во всем филогенезе предков хордовых мы не можем без больших допущений объяснить перемещение нервной системы из брюшного положения в спинное.

174

У кишечнодышащих и иглокожих происходит радиальное дробление яйца, как и у хордовых животных. В обеих группах в процессе развития формируется бластула, переходящая в гастролу при помощи инвагинации стенки зародыша. Это явление типично для вторичноротых, хотя оно изредка встречается у кишечнополостных. Их также сближает с хордовыми недетерминированное развитие яйца. Эта способность к регуляции в сочетании с образованием целома и закладкой бластопора позволила гипотезе происхождения хордовых от иглокожих приобрести большую популярность среди эволюционистов (Kuhlenbeck, 1967; Lörps, Signor, 1992). У морских лилий доминирует апикальный отдел нервной системы, который происходит из целомического эпителия. Он, как и гипоневральный отдел, выполняет основные нервные функции организма и приобрёл роль центрального нервного аппарата. В этом случае эктодермальный отдел нервной системы развит ещё менее, чем у морских звезд и ежей. Надо отметить, что дорсальное положение радиальных стволов апикальной нервной системы более всего напоминает топологию нервной трубки позвоночных, но её происхождение из фагоцитобласта нивелирует это преимущество.

По сути дела, у иглокожих возникает нервная система, характерная для большинства беспозвоночных. Она расположена на брюшной стороне тела, но происходит или из гипоневральных каналов либо из эпителия целомических полостей. Понятно, что гомологизировать её с нервной системой хордовых невозможно. Для преодоления этой проблемы вновь предлагается «дегенеративный» подход. Считается, что в какой-то момент нервная система иглокожих стала дегенерировать.

«Дегенерация» была весьма своеобразной. В первую очередь стали исчезать не слаборазвитые дериваты эктодермального нервного отдела, а высокоспециализированные и совершенные гипоневральный и апикальный отделы. Когда такая «дегенерация» успешно завершилась, то по необъяснимым причинам вновь возникла острая необходимость в совершенной нервной системе, которая возникла из эктодермальных стволов вторично. Однако даже при допущении столь странной редукции основной вопрос остаётся открытым. Эктодермальные нервные тяжи расположены на вентральной стороне тела иглокожих. Их перемещение в дорсальное положение приводит к тем же проблемам, что и в гипотезе происхождения хордовых от хелицерных или кольчатых червей. Кроме того, имеются неясности в сходстве циркуляторной «гемальной» системы иглокожих и хордовых. У хордовых ток крови направлен вперёд по нижней части тела и назад по верхней, а у иглокожих циркуляторные функции выполняет целомическая жидкость. Сопоставить выделительные системы обеих групп

175

невозможно, так как у иглокожих аналогов экскреторных органов хордовых нет. Не менее проблематично возникновение хорды у иглокожих. Довольно трудно представить трансформацию субэпидермальных известковых косточек (правда, мезодермального происхождения) в хорду, перемещение нервной системы в дорсальное положение, формирование нервной трубки и появление жаберных щелей. У всех приведённых гипотез происхождения хордовых есть общая черта, которая не подвергается сомнению, — гомологичность билатеральной симметрии первично- и вторичноротых.

Основой для установления такой гомологии является положение ротового отверстия. Считается, что возникновение оси симметрии связано с переходом рта в одну из антимер, разделяемых щупальцевой плоскостью. Сколециды после перехода к ползанию формируют рот на ползательной стороне и в оральной плоскости, которая становится сагиттальной плоскостью симметрии. Трохофорные животные начинают ползать на оральной стороне. Их первичный рот вытягивается вдоль оси тела, смыкается в центральной части и разделяется на ротовое и анальное отверстия. В этом случае сагиттальная плоскость симметрии сохраняется. У вторичноротых первичный рот превращается в анальное отверстие, а вторичное ротовое отверстие формируется в той же сагиттальной плоскости. Во всех трёх группах животных ось симметрии остаётся неизменной. Несмотря на стройность этой гипотезы, реальная первичноротость характерна только для плоских червей, а истинная вторичноротость свойственна иглокожим. В остальных случаях проведение строгих гомологий вызывает большие трудности. В основе этих рассуждений лежит допущение о строгой гомологии симметрии тела у всех групп животных (Северцов, 1945; Беклемишев, 1964). Это утверждение весьма спорно, поскольку высокая пластичность и многообразие вариантов возникновения рта-ануса говорит о невысокой консервативности этого признака. По-видимому, вторичноротость возникала неоднократно, что привело к многообразию способов закладки кишечника в онтогенезе (Иванова-Казас, 1978, 1995). Следовательно, закладка и положение рта-ануса у первично- и вторичноротых не являются строгим доказательством гомологичности правой и левой стороны тела в обеих группах животных. Гомологизация симметрии тела у первично- и вторичноротых приводит и к чисто биологическим трудностям. Если разделять эту точку зрения, то становится неразрешимой проблема происхождения дорсального положения нервной системы хордовых. При сохранении неизменности билатеральной симметрии во всем филогенезе предков хордовых мы не можем без больших допущений объяснить перемещение нервной системы из брюшного положения в спинное.

176

§ 26. Происхождение нервной системы хордовых

Наиболее часто обсуждаемые гипотезы происхождения не могут объяснить появление одного из основных признаков хордовых — трубчатой нервной системы, которая располагается на спинной стороне тела. Мне хотелось бы использовать другой подход. На основании анализа морфологической организации нервной системы можно попытаться воссоздать последовательность этапов её филогенетического становления. Стоит обратить внимание на строение современных личиночно-хордовых (Olson, Holmberg, Lilliemarc, 1990; Meglitsch, Schram, 1991).

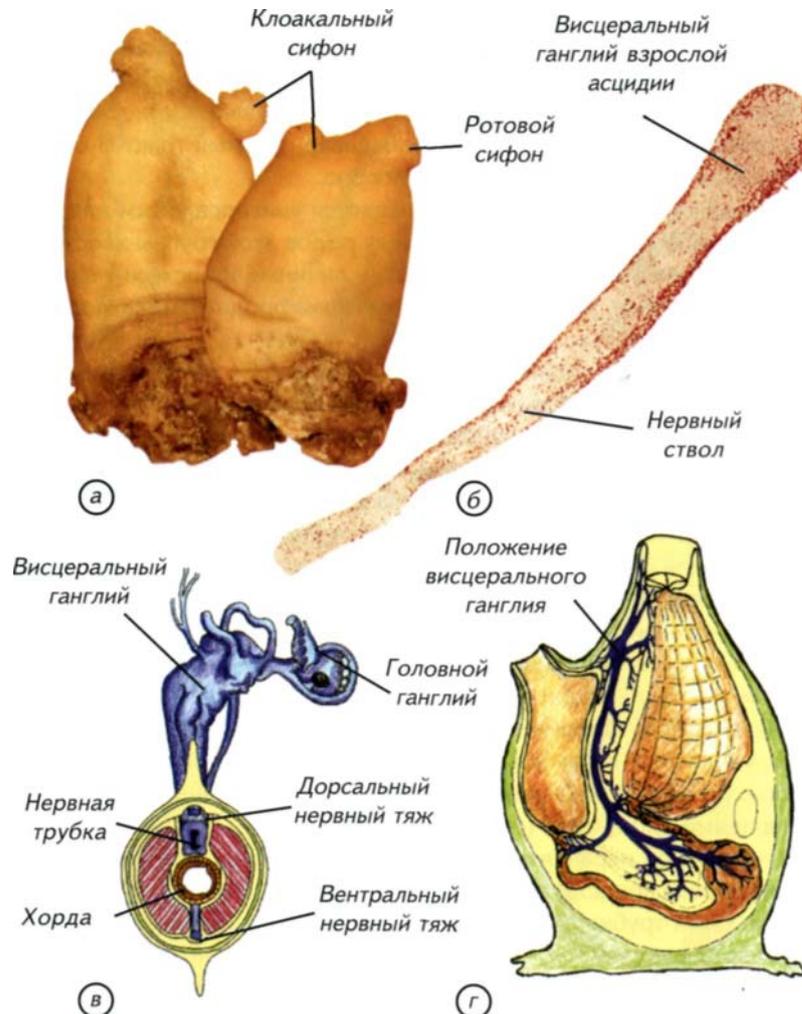
Это большая группа морских животных, имеющих на стадии личинки выраженную спинную струну — хорду, над которой расположена нервная трубка (рис. II-13). Их личинки, как правило, свободноплавающие и всегда снабжены хвостом. Наиболее характерным представителем этой группы является асцидия. Свободноплавающие личинки асцидий по общему виду немного напоминают головастиков лягушек с овальным телом и длинным, сжатым с боков хвостом. По оси хвоста идёт хорда, представляющая собой столбик студенистого вещества, одетый одним слоем клеток. Над хордой расположена нервная трубка, а по бокам — мышцы.

В теле личинки нервная трубка утолщается, а в головной зоне приобретает вид пузырька (см. рис. II-13). Это чувствительное образование является предшественником мозга и содержит рецепторы. Личинка асцидий может воспринимать свет с помощью светочувствительного глазка и узнавать о направлении гравитационного поля благодарястатоцисту. Активно перемещающееся животное имеет глотку, сердце, окологоречную полость и выделительную систему, открывающуюся наружу одиночным отверстием. В таком состоянии большинство личинок находится только несколько часов. Затем они прикрепляются к какому-либо предмету при помощи специальных сосочков и превращаются во взрослое оседлое животное.

Такое превращение носит название регрессивного метаморфоза. Он заключается в увеличении числа глоточных дыхательных отверстий, полном исчезновении хвоста и хорды. Наибольшим изменениям подвергается нервная система. Исчезают хвостовой отдел нервной трубки, глазок истатоцист (Torgense, Slopey, 1983). Вместо головного пузырька и туловищной нервной трубки формируется одиночный ганглий, свойственный нервной системе беспозвоночных (см. рис. II-13). Он лежит между ротовым и анальным отверстиями, вытянут в спинно-брюшном направлении и формирует несколько нервных стволов. На брюшной стороне нервного узла расположена субнейральная железа, которую

Рис. II-13. Внешний вид, общий план строения половозрелой асцидий и реконструкция головы свободноплавающей личинки.

а, г — внешний вид и схема строения асцидий; б — ганглий половозрелой асцидий; в — схема строения головы и сечение личинки асцидий. У личинки нервная система представлена трубкой с асимметричным головным расширением и двумя нервными стволами. Один ствол лежит выше нервной трубки, а другой — ниже хорды.



178

гомологизируют с гипофизом позвоночных. Таким образом, из активной свободноплавающей личинки с хорошо развитыми органами чувств, хордой и сложноорганизованной нервной системой возникает сидячее взрослое животное. У прикрепленной асцидии органы, указывающие на родство с позвоночными, изменяются до неузнаваемости. Большую часть тела оседлой формы занимает пищеварительный тракт U-образной формы с обширной глоточной полостью.

Описанный жизненный цикл не является универсальным для всех оболочников. У некоторых примитивных родов этой группы хвостатой стадии развития нет, а у других развитие личинки происходит в родительском организме. Этому способствует гермафродитизм (двуполость) взрослых оболочников.

Следующими по уровню организации являются бесчерепные, или головохордовые, которые обладают всеми основными признаками хордовых (Nigakow, Kajita, 1990). Они имеют во взрослом состоянии хорошо развитые хорду, спинной мозг и жаберные щели. Единственным представителем группы является ланцетник (*Amphioxus lanceolatus*) — небольшое животное с прозрачным телом, которое заострено с обоих концов и сжато с боков. Нервная система ланцетника расположена над хордой, между мышцами правой и левой стороны тела (см. рис. I-12, б-в). При этом мышечные волокна не иннервируются отростками нервных клеток ланцетника. Сами мышечные клетки образуют отростки, которые входят в нервную трубку. По ним поступает управляющий сигнал в мышечные волокна. Аналогичное строение имеют нервно-мышечные связи у круглых червей. Их мышечные клетки также образуют отростки, соединяющие мышцы с нервными стволами, проходящими вдоль тела (см. рис. I-12, д).

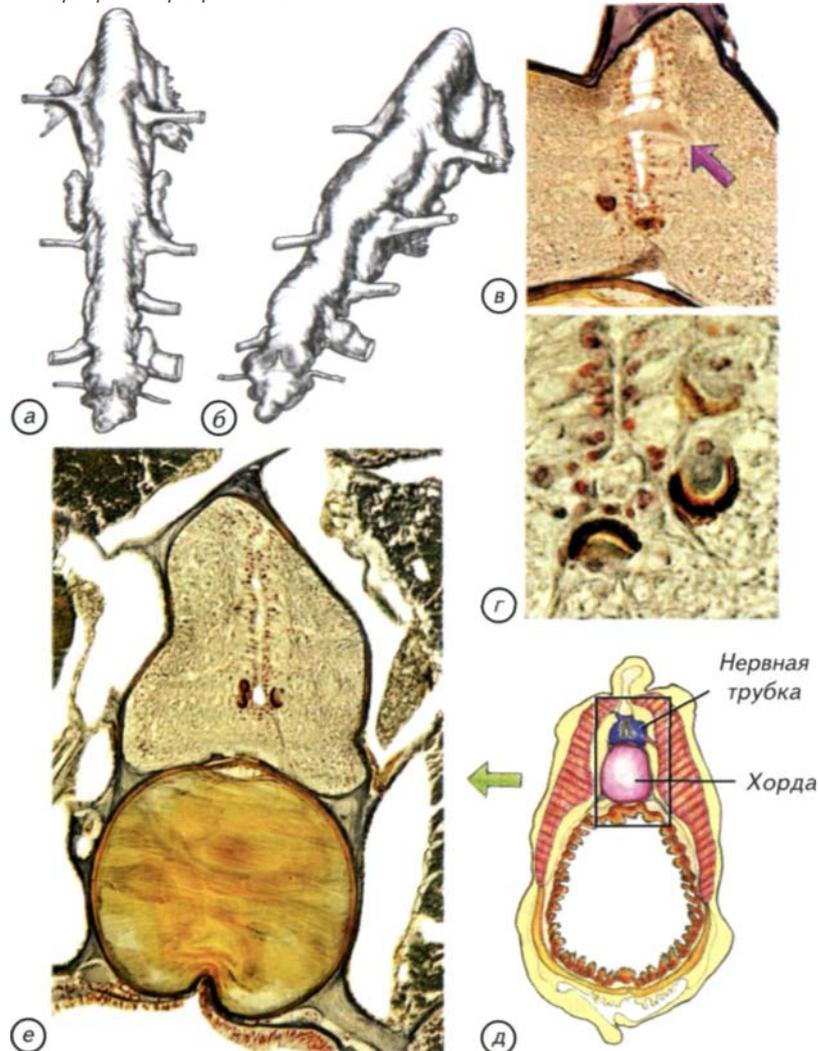
Центральная нервная система имеет вид трубки, которая в поперечном разрезе представляет собой треугольник с полым центральным каналом. Сама трубка состоит преимущественно из продольных нервных волокон и тел клеток, сгруппированных вокруг центрального канала. Периферическая нервная система состоит из нервов, отходящих от центральной нервной системы. Они делятся на две группы: первая образована несимметричными парами нервов, отходящих от передней части нервной трубки, называемой мозгом; вторая группа состоит из большого числа спинных нервов, отходящих от спинного мозга (рис. II-14).

Первая пара головных нервов отходит от переднего края нервной трубки, а вторая — от его спинной стороны. Обе пары нервов имеют нервные узлы, которые размещены в головной части ланцетника. Спинные нервы распределены по сегментно и соответственно расположению миомеров нервы правой и левой стороны отходят поочередно, а не друг

179

Рис. II-14. Внешний вид передней части нервной трубки и гистологические срезы через нервную систему и хорду ланцетника.

а, б — две проекции реконструкции передней части нервной трубки ланцетника; в — микрофотографии клеток Рохда; г — светочувствительные и пигментные клетки; обзорная схема среза (д) и микрофотография участка тела ланцетника позади головной зоны (е); д — очерчен фрагмент, иллюстрированный микрофотографией на е.



180

против друга. В каждом сегменте с каждой стороны тела есть два нерва: спинной и брюшной. Спинной нерв отходит одним корешком от верхней стороны спинного мозга. Нервы идут к коже и к мышцам, являясь как чувствительными, так и двигательными. Брюшной нерв состоит из многочисленных отдельных волокон, которые входят в нервную трубку от миомеров (см. рис. II-12, г; II-14).

В передней части нервной трубки центральный канал незначительно расширяется, образуя большую полость — желудочек передней части нервной трубки, а несколько позади него формируется спинное расширение. Это образование, как и вся нервная трубка, покрыто тонкой соединительнотканной оболочкой. Передний верхний отдел нервной трубки выдаётся небольшим полым мешком (асимметричная ямка Келликера), который соединяется с органом обоняния и носит название средней обонятельной доли. На его заднем конце с брюшной стороны есть небольшое углубление, называемое воронкой. Органы чувств ланцетника представлены асимметричной обонятельной ямкой, открывающейся наружу на левой стороне головы. Этот хеморецепторный орган имеет полость, которая открывается через нейропор в центральный канал нервной трубки. Органы зрения ланцетника весьма своеобразны. В головной части они представлены непарным глазом, который выглядит как пигментное пятно. Небольшие светочувствительные клетки расположены в толще нервной трубки на всём её протяжении. Каждая из них частично окружена пигментной клеткой. Такая пара клеток представляет собой отдельный простой глазок, способный улавливать различия освещённости. Органы осязания представлены ротовыми щупальцами, а орган вкуса — небольшой ямкой Гатчека, которая

расположена на верхней стороне предротовой воронки (Jefferies, 1986).

Строение нервной системы ланцетника имеет ряд особенностей, которые проливают свет на происхождение трубчатой нервной системы хордовых. Она является нервным стволом с узкой центральной щелью внутри. Эта щель часто пересекается аксонами и дендритами нейронов, которые расположены вокруг спинномозгового канала. В головной части мозга ланцетника спинномозговой канал расширяется и становится мозговым желудочком. В самой ротральной части нервной трубки находится непарное пигментное пятно. Каудальнее этого пятна расположена асимметричная обонятельная долька. Долька обнаружена только слева и соединена нервными волокнами с одиночной обонятельной ямкой. Строение нервов ланцетника асимметрично, что нехарактерно для хордовых. Известны две пары симметричных нервов, отходящих от головной части нервной трубки. Они не имеют

181

двигательных ветвей, что позволяет считать их настоящими головными нервами. Эти нервы парные, но размеры левых нервов более чем в 2 раза превышают правые. Непарный обонятельный нерв состоит из нескольких разрозненных волокон. Он начинается от обонятельной дольки и оканчивается в одиночном обонятельном мешочке.

Кроме упомянутых нервов, выявлены ещё два нерва. Один нерв является парным и расположен на уровне обонятельной дольки (см. рис. II-14, а, б). Второй нерв непарный и выходит из левой половины мозга между первой и второй парами симметричных нервов. Таким образом, у ланцетника имеется 5 головных нервов, которые нуждаются в простейшей классификации. Обонятельный асимметричный нерв логично называть I головным нервом, первую симметричную пару — II головным нервом, симметричную пару нервов, лежащую каудальнее, — III головным нервом, асимметричный левосторонний нерв — IV головным нервом, а последнюю головную пару нервов — V головным нервом. Вентрально расположенные симметричные двигательные корешки нервов, лежащие каудальнее V пары головных нервов, уже следует относить к дериватам спинного мозга. Надо отметить, что эта классификация не имеет отношения к гомологизации нервов ланцетника с позвоночными.

Внутреннее строение нервной системы также даёт достаточно фактов, свидетельствующих о сближении морфологических особенностей ланцетника с возможными предками хордовых. Это асимметричный глазок, который лежит в переднем крае головного желудочка, асимметричная обонятельная долька и гигантские нейроны, которые находятся в центре желудочка (см. рис. II-14, в). Гигантские нейроны имеют уникальное для хордовых морфологическое строение. Их отростки распространяются вдоль нервной трубки и объединяют нервные центры управления сегментированной мускулатурой. Благодаря интегративным функциям гигантских нейронов ланцетник может совершать волнообразные движения. Нейроны с аналогичным расположением и морфологией отростков нехарактерны для позвоночных. Они больше напоминают организацию нервной системы беспозвоночных.

В процессе развития ланцетника закладка органов асимметрична. Рот ланцетника закладывается на левой стороне тела, что совпадает с одним из вариантов предлагаемой гипотезы происхождения хордовых. Надо подчеркнуть, что эмбриональная асимметрия ланцетника затронула и жаберный аппарат, который закладывается на правой стороне тела. На этой стороне тела формируются как правые, так и левые жаберные щели. Ротовое отверстие закладывается на брюшной стороне. Только при формировании взрослого ланцетника

182

жаберные щели перемещаются через брюшную поверхность и становятся парными. Ротовое отверстие в свою очередь передвигается слева в центр, и симметрия восстанавливается. Перечисленные особенности морфологической организации личиночно- и головохордовых позволяют предложить двухвариантную гипотезу возникновения нервной системы хордовых. Ключевым препятствием любой гипотезы является вопрос перемещения нервной системы беспозвоночных из вентрального положения в дорсальное. На этот вопрос можно предложить два формально непротиворечивых ответа. Первым вариантом можно считать предположение о перемещении центральной нервной системы на спинную сторону в результате поворота или переворота всего животного. Второй вариант предполагает, что нервная система никогда не была на вентральной стороне тела и сформировалась совершенно иным образом.

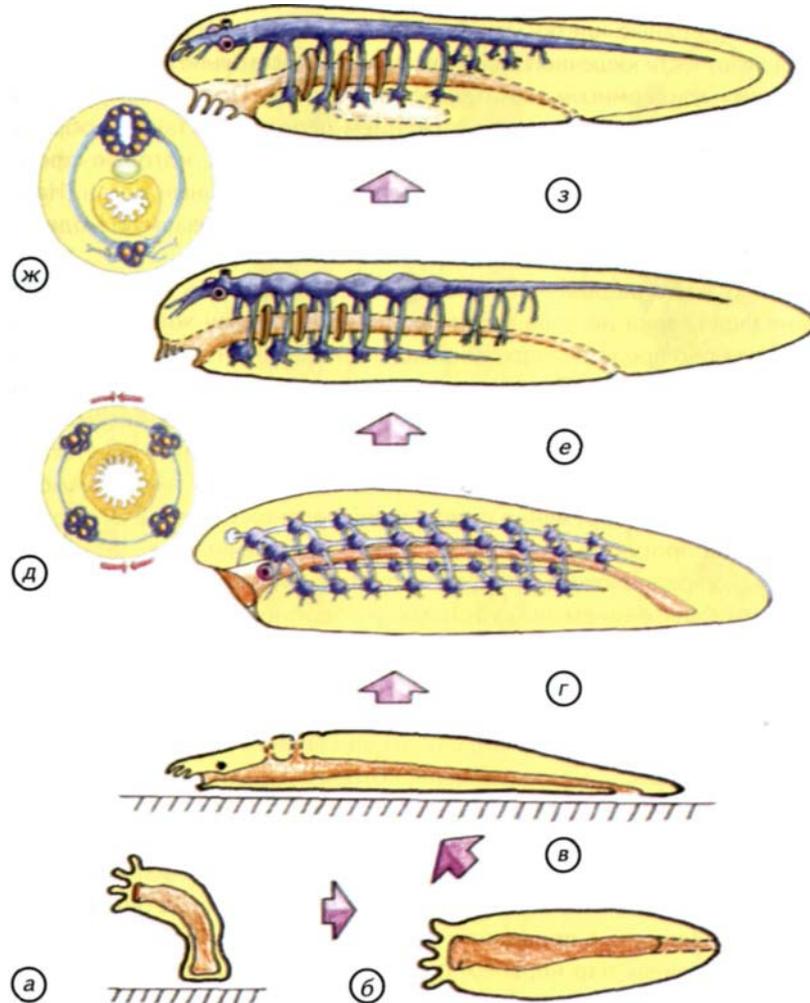
Для обоих вариантов гипотез существуют общие проблемы. Является ли трубчатая нервная система гомологом брюшной нервной цепочки беспозвоночных? Если да, то как возникла полость внутри нервной трубки и откуда произошли вегетативные нервные ганглии, расположенные около внутренних органов? Нужно ответить на вопрос о происхождении черепно-мозговых и спинномозговых нервов, а также и о причинах асимметрии нервной системы низших хордовых. Если предположить, что гомологии между нервной системой беспозвоночных и дорсальной нервной трубкой хордовых нет, то правомерен вопрос об источнике происхождения трубчатой нервной системы. Предположение о новообразовании трубчатой нервной системы хордовых крайне маловероятно. По-видимому, преемственность между позвоночными и беспозвоночными следует искать в строении червеобразных и в морфологических особенностях современных хордовых и позвоночных животных (Савельев, 2001).

Допуская, что кишечнополостные являются безусловными предками основных групп животных, мы получим гипотетическое существо, изображённое на рис. II-15, а. Внутри животного проходит пищеварительный канал, который представляет собой гастроваскулярную полость кишечнополостных, открытую спереди ротовым отверстием. У этого организма ещё нет билатеральной симметрии, и оно могло представлять собой какой-либо гидроид, перешедший к свободно-подвижному образу жизни. Примерное представление об этом организме и его нервной системе может дать рис. II-4. Такое существо могло свободно перемещаться в трёхмерной водной среде в результате сокращений щупалец, перистальтически или пассивно с током воды. Чтобы поддерживать своё тело во взвешенном состоянии, необходимо

183

Рис. II-15. Основные этапы (показано большими стрелками) возникновения хордовых.

а, б — прикрепленное и свободноплавающее животное с радиальной симметрией; в-д — билатерально-симметричное животное с 4 нервными стволами; е — хордовое животное с продольно сливающимися ганглиями; ж, з — свободноплавающее хордовое с нервной трубкой и периферическими нервными ганглиями; д, ж — поперечные сечения тел животных; д — стрелками показано направление слияния нервных стволов.



184

обеспечить его плавучесть. Увеличение объема мезоглеи, в которой находятся нервные клетки, стало наиболее простым способом повышения плавучести кишечнополостных, поэтому расстояние между гастродермисом и эпидермисом значительно увеличилось. По-видимому, спустя некоторое время основным достижением перехода к такому образу жизни явилось появление скоплений нервных клеток, которые сформировали окологлоточное нервное кольцо и абсорбальный орган. Наиболее вероятной группой животных, похожих на описываемую модель, являются гребневники.

Животное с радиальной симметрией не нуждалось в усложнении организации, пока не перешло к придонному образу жизни. На первых этапах оно представляло собой кожно-мышечный мешок без отчетливой оси симметрии. При передвижении по дну неизбежно должны были возникнуть спинная и брюшная поверхности эпидермиса, ротовое и анальное отверстия и билатеральная симметрия. Надо отметить, что механизмы появления вторичноротости не имеет смысла рассматривать одновременно с эволюцией нервной системы. Это самостоятельная проблема, которая не имеет однозначных решений.

Можно предположить, что с переходом к придонному образу жизни с активным движением по субстрату у подобного предка хордовых могли появиться затруднения с дыханием. В воде придонной части океанов и морей растворенного кислорода намного меньше, чем под поверхностью или в толще воды. Возникла потребность в усилении метаболизма. Если это произошло, то на спинной стороне кишечной трубки могли сформироваться щели, которые играют роль жаберного аппарата (см. рис. II-15, в). Появление гомологов жабр у таких животных маловероятно, но полностью отрицать такую возможность нельзя, поскольку, не зная размеров тела этого животного, мы не можем оценить его метаболизм. Замена радиальной симметрии на билатеральную с неизбежностью приводит к возникновению одной или нескольких симметричных пар нервных тяжей, идущих вдоль тела.

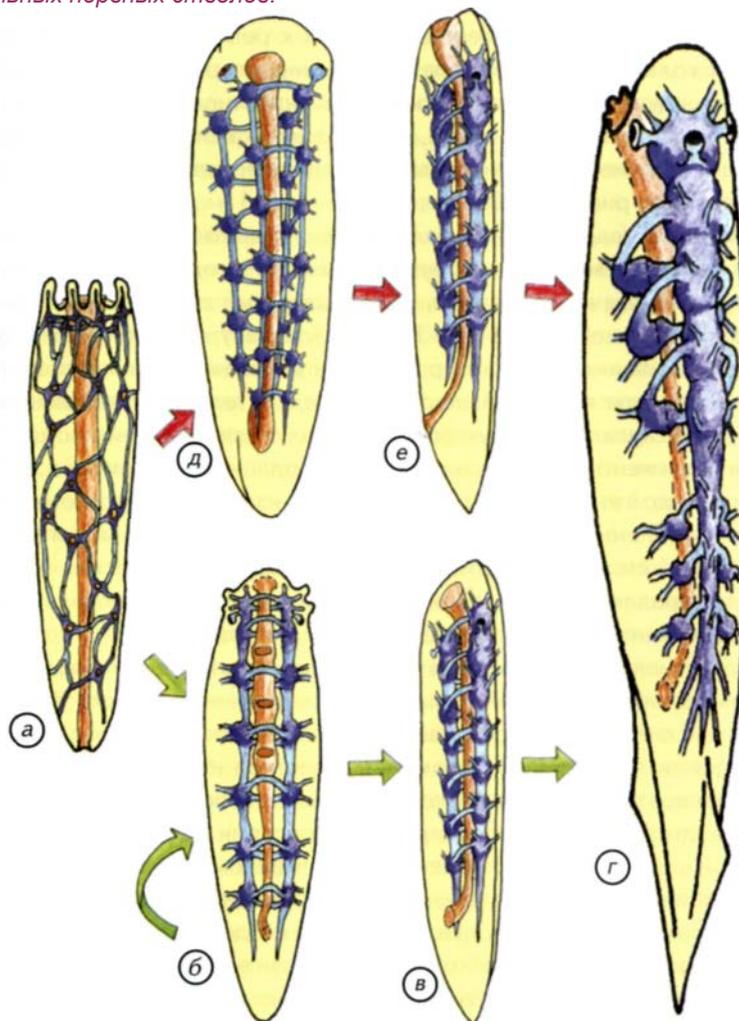
Исходя из элементарных принципов эффективной работы нервной системы, мы можем остановиться на двух вариантах организации: 2 или 4 нервных тяжа (рис. II-16, б, д). Два нервных ствола могут располагаться на боковых краях уплощенного и вытянутого тела животного (см. рис. II-16, б). Краевое положение нервных

тяжей обусловлено тем, что каждый тяж имеет рецепторы, расположенные на поверхности тела, а боковые поверхности являются основными контактными зонами. Чем ближе к ним будет расположен нервный тяж, тем быстрее будет реакция организма на оказываемое воздействие. Такое строение нервной системы характерно для многих плоских

185

Рис. II-16. Два варианта возможного возникновения нервной трубки (показано стрелками).

В верхнем ряду показаны этапы формирования нервной трубки из 4 нервных стволов. Дорсальные и вентральные нервные стволы сливаются попарно, что приводит к формированию нервной трубки а, д, е, г. В нижнем ряду иллюстрировано появление нервной трубки из варианта организации с двумя нервными стволами а-в. Он предусматривает поворот животного на 90°, что менее вероятно, чем слияние дорсальных и вентральных нервных стволов.



186

червей, хотя описываемое животное является исключительно гипотетической моделью и не имеет отношения к рецентным формам. Два нервных головных ганглия переходят в широко расставленные нервные тяжи, расположенные по бокам тела животного. В центре расположен пищеварительный канал, дорсальнее и вентральнее которого проходят поперечные комиссуры, соединяющие левый и правый нервные тяжи (см. рис. II-16, б).

При ползании по горизонтальной поверхности у животных самых различных систематических групп возникают сходные приспособления: пучки мышечных волокон, расположенные вдоль тела и имеющие сегментарное строение. Такая мускулатура необходима для обеспечения волнообразных продольных движений тела, которые позволяют двигаться головой вперед. Последовательно расположенные сегменты мускулатуры требуют согласования сокращений, что осуществляется посегментно расположенными латеральными ганглиями. Вполне возможно, что для таких морфологических перестроек достаточно простого усиления локомоции. В любом случае метамерная организация нервной системы сформировалась у этих гипотетических животных для управления согласованными, но относительно независимыми сокращениями отдельных сегментов мускулатуры.

Известная посегментная автономность нервной системы привела к формированию скоплений нервных клеток — ганглиев. Каждый мышечный сегмент имел собственный ганглий, который был соединён с соседними ганглиями при помощи отростков нервных клеток. Это описание повторяет уже приведённое выше строение нервной системы свободноживущих турбеллярий. Турбеллярии с подобной нервной системой широко

распространены в современном мире. Поскольку их биология и поведение выдерживают конкуренцию с более совершенными видами, не будет большой фантазией допустить процветание описываемой группы в далёком и неконкурентном прошлом.

Вполне естественно, что ползание привело к формированию переднего (головного) скопления нервных клеток — головных ганглиев. Надо подчеркнуть, что локализации головных ганглиев не следует придавать существенной роли. Головные нервные центры с равной вероятностью могут располагаться как на оральном, так и на аборальном полюсе животного. Для становления нервной системы это не имеет принципиального значения. Все зависит от того, каким концом тела вперёд двигался этот предполагаемый предок хордовых. Если при переходе к ползанию он стал двигаться вперёд первичным ртом, то анальное отверстие появилось вторично, а если поступательное

187

движение происходило аборальным концом вперёд, то на нём возникли вторичный рот и головное скопление нервных клеток. Появление направленного движения привело к формированию края тела, который испытывал максимальные «рецепторные» нагрузки. Именно вокруг этой зоны и сформировались головные ганглии.

Следовательно, в этот период истории нервная система выглядела следующим образом. Есть две или одна пара нервных тяжей по бокам тела с ганглиями в каждом сегменте (см. рис. II-16, б, в). Более крупные головные ганглии симметричны, возможно, имеют простые глазки и хеморецепторы. Как головные, так и туловищные ганглии соединены комиссурами, которые состоят из 2 или 4 тяжей. Из каждого ганглия выходят чувствительные и двигательные нервы, которые заканчиваются на боковых поверхностях тела или в мускулатуре мышечных сегментов.

На этом этапе эволюции нервной системы произошло принципиальное событие, которое привело к дорсальному положению нервной системы хордовых. Гипотетическое животное с двумя боковыми нервными тяжями развернулось на 90° — встало на ребро. Одна боковая поверхность животного стала брюшной, а другая — спинной (см. рис. II-16, д). Вполне справедлив вопрос о причинах такого поворота. Возможной причиной может быть изменение структуры морского грунта, на котором обитало это гипотетическое животное. Если поверхность дна постепенно покрывалась илом или животное обитало на границе интерстициали, то стало наиболее выгодно располагаться на ребре. В таком положении животное не так быстро покрывалось илом, могло скрывать большую часть тела, оставляя ротовое отверстие над поверхностью дна, и не затрачивало значительной энергии для маскировки и фиксации своего положения в грунте.

Возможно и другое объяснение. Если эти животные обитали в прибрежных зонах моря, то потребовалось закрепление в грунте или быстрое погружение в него. Это может быть связано с приливами и отливами, морскими течениями и подвижностью придонной воды мелководных морей. Если такое событие произошло, то в результате поворота один из боковых нервных тяжей стал брюшным, а другой — спинным. Животное стало асимметричным, так как новая ось симметрии совпала с горизонтальной плоскостью тела ползающего червеобразного предка. Понятно, что такое «ильное» существо не могло активно двигаться, изгибаясь в вертикальной плоскости, так как влияние давления, определяемого проекцией тела на плоскость, нормальную по отношению к направлению движения, будет весьма велико. Маловероятно, что слабо развитая мускулатура может справиться с такой задачей. Быстрее

188

всего «ильное» животное могло двигаться на ребре при помощи перистальтических движений. Для этого нет необходимости создавать значительные усилия, поскольку сопротивление трения о мягкий субстрат крайне мало при такой форме тела.

У частично погруженного в придонный ил животного диффузия растворённого в воде кислорода через покровы резко уменьшается. Вполне возможно, что для поддержания метаболизма на прежнем уровне возникли специальные отверстия в кишечной трубке, которые стали выполнять роль жаберного аппарата. Понятно, что они могли сформироваться только в околоротовом поле, поскольку рот находился над поверхностью грунта. Таким образом, жаберный аппарат мог быть унаследован от предковых червеобразных форм или возникнуть вторично.

По-видимому, такой тип движения может привести к нескольким важным результатам. На верхнем (спинном) крае тела могло начаться слияние ганглиев, составляющих один из тяжей нервной системы (см. рис. II-16, г). Это связано с тем, что при проталкивании тела в илистом грунте основное сопротивление трения приходится на переднюю часть тела животного, а задняя часть тела и хвост довольно пассивны. Координация движений должна быть максимальной в головной части животного, что и привело к слиянию ганглиев в передней части дорсального нервного тяжа. Увеличение именно дорсального нервного тяжа обусловлено тем, что он находился на границе ила и воды, в максимальном рецепторном контакте с внешней средой, тогда как вентральный тяж был по сути дела депривирован и изменил свои функции. На дорсальном тяже сохранились асимметричный глазок, тактильные рецепторы и, по-видимому, дифференцировались боковые парные глаза и парные дистантные хеморецепторы. Вентральный тяж в головной зоне сохранил химическую и тактильную чувствительность, которая стала основой для развития дистантных органов чувств.

Аналогичным образом, по-видимому, развивались события и при четырёх нервных стволах. Единственным, но крайне существенным отличием было отсутствие бокового поворота на 90°. Этот поворот проще обосновать, чем уж совсем фантастическое переворачивание диплеурулообразной личинки на спинную поверхность. Однако поворот далёких предков позвоночных даже на 90° носит гипотетический характер. Четыре нервных ствола у представителей современных турбеллярий (*Allococelea*) говорят в пользу гипотезы, не предусматривающей переворачивание предка хордовых (см. рис. II-15; II-16). Таким образом, отвечая на поставленный в начале главы вопрос о происхождении дорсального положения нервной системы, можно предположить, что

189

центральная нервная система хордовых произошла из слившихся дорсальных нервных стволов древних турбеллярий. По-видимому, нервная система хордовых никогда не была в вентральном положении и является гомологом парных дорсальных нервных стволов билатерально-симметричных свободноживущих плоских червей.

В результате объединения спинных ганглиев сформировалось протяжённое скопление нервных клеток, не разделённое участками нервных волокон. Такая концентрация тел нервных клеток привела к возникновению желудочков центральной нервной системы. Типичный ганглий беспозвоночного состоит из тел клеток, расположенных по периферии, и центральной части, которая состоит из переплетения отростков нервных клеток, — нейропиля. При слиянии ганглиев произошло объединение нейропилей, тогда как сами нейроны остались на периферии нервного тяжа. Так как в нейропиле нет тел клеток, можно объяснить уход отростков нервных клеток из центральной части слившихся ганглиев чисто физиологическими причинами. Активное движение спинномозговой жидкости между отростками нейронов, закрывающих внутренний просвет ганглия, было слишком медленным для обеспечения метаболизма центральной нервной системы активного животного. Отростки вышли на наружную поверхность, освободив пространство — внутреннюю полость — для движения спинномозговой жидкости. При этом симметричные комиссуры, идущие к брюшному нервному стволу, стали брюшными корешками спинного мозга, а дорсальные корешки возникли из чувствительных окончаний верхнего нервного тяжа. Следовательно, нервная трубка является гомологом слившихся ганглиев двух нервных стволов беспозвоночных, внутри которых шизоцельно сформировалась полость — будущие мозговые желудочки и спинномозговой канал.

Совершенно другие изменения должны были произойти со слившимися парными брюшными нервными тяжами. Они не редуцировались, а сегментировались. Сегментация заключалась в том, что ганглии сохранили своё строение, но межганглионарные продольные связи частично заменились на иннервацию внутренних органов. Отростки нейронов, расположенных в вентральных ганглиях, стали локализоваться преимущественно в кишечном канале, стенках сосудов и выделительной системе, а не в соседних ганглиях. При этом ганглии брюшного нервного ствола не утрачивали комиссуральных связей со спинным нервным тяжом (см. рис. II-15; II-16). Вентральные головные скопления нервных клеток стали нейральной основой для совершенствования функций передней части пищеварительного канала и развития ротовой

190

хемероцепции. Следовательно, вегетативные ганглии хордовых возникли в результате продольного разделения слившихся по средней линии вентральных стволов беспозвоночных на отдельные ганглии, которые сохранили свои комиссуральные связи с дорсальной нервной трубкой.

Таким образом, слияние дорсальных и вентральных нервных стволов у червеподобного животного привело к возникновению нервной системы, характерной для большинства хордовых: дорсальная нервная трубка и вентральные вегетативные ганглии. Ось симметрии не изменилась. Исходя из этой модели, можно объяснить происхождение нервной трубки и вегетативных ганглиев. Описанное выше животное могло стать предком современных хордовых после повторного перехода к активному плаванию в трёхмерной водной среде.

Самое существенное в переходе к свободному плаванию заключается в типе движения этого гипотетического предка хордовых. Червеобразное билатерально-симметричное животное при плавании может двигаться, волнообразно изгибая тело в горизонтальной или вертикальной плоскости. По-видимому, перешедшее к свободному плаванию животное перемещалось, изгибая тело в горизонтальной плоскости. Для этого типа движения хорошо подходят метамерная мускулатура и её посегментная иннервация, которая возникла при адаптации к перистальтическому движению в морском иле.

Необходимо учитывать, что это придонное животное не обладало нейтральной плавучестью, как современные рыбы, поэтому затраты энергии, а как следствие и потребление кислорода при переходе к активному плаванию должны были возрасти, что стало невозможно компенсировать увеличением площади поверхности тела. Это могло привести к формированию дыхательных щелей, открывающихся в пищеварительный канал, и кровеносной системы. Понятно, что она практически сразу стала замкнутой, так как перенос кислорода с помощью полостных жидкостей у достаточно крупных организмов малоэффективен. Вполне возможно, что жаберные щели свободноплавающее животное унаследовало от своих предков. В этом случае они могут с равной вероятностью быть гомологами асимметричных отверстий пищеварительной трубки, которые впервые возникли при переходе к придонному образу жизни, или гомологами симметричных дыхательных отверстий.

При изгибании тела это животное должно было не только преодолевать сопротивление среды, но и поддерживать своё тело в толще воды. Следовательно, возникли значительные боковые механические деформации тела, которые отсутствовали у перистальтически

191

движущегося придонного существа. Полая нервная трубка, расположенная между двумя мощными тяжами мускулатуры, не могла не привести к появлению какого-либо уплотнённого участка сосуда, кишечного канала, мускульной связки или фасции. В противном случае поддержание стабильной формы мозговой трубки и нормальной циркуляции спинномозговой жидкости было бы невозможно. По-видимому, эта проблема решалась разными путями, но наиболее эффективным оказалось появление хорды над спинной артерией. В этом варианте защищён от деформаций как мозг, так и спинная аорта (см. рис. II-14, е). Хорда, по-видимому, возникла после дифференцировки дорсальной нервной трубки. Плотная спинная струна является наиболее поздним приобретением хордовых по сравнению с нервной системой и метамерной мускулатурой.

Следовательно, рассмотрев становление нервной системы гипотетического предка хордовых, можно предположить основные филогенетические события, которые привели к формированию дорсальной нервной трубки и вегетативной нервной системы хордовых. Самой древней предшественницей нервной системы хордовых была диффузная нервная сеть свободноплавающих кишечнополостных. Появление 4 или 2 парных нервных стволов произошло при переходе свободноплавающего кишечнополостного к придонному образу жизни. В результате возникли первая ось симметрии, брюшная и спинная стороны животного. Вероятнее

всего, таким животным было плоское червеобразное существо, похожее на современных турбеллярий. Надо подчеркнуть, что только у кишечнополостных, плоских червей и головохордовых нервные клетки не униполярны, как у остальных беспозвоночных. В этих группах нейроны имеют биполярную и мультиполярную организацию отростков, сходную с клетками нервной системы большинства позвоночных. Более того, только у кишечнополостных, плоских червей и головохордовых есть подэктодермальные нервные сплетения, которые не встречаются в других группах беспозвоночных. Тяж будущей центральной нервной системы возник после слияния дорсальных нервных стволов или поворота червеобразного предка хордовых на 90°. Это могло произойти при переходе к ильному существованию «на ребре» или без поворота. В обоих случаях результат был одинаков: один из нервных тяжей оказался расположен дорсально, а другой — вентрально. Из верхнего тяжа сформировалась центральная, а из нижнего — периферическая нервная система, иннервирующая внутренние органы. Полость нервной трубки возникла после продольного слияния ганглиев дорсального нервного ствола из

192

нейропиля, который освободился от отростков нервных клеток. Они вышли на внешнюю поверхность слившихся ганглиев, сформировав слои белого вещества вокруг тел клеток. Сегментация центральной нервной системы хордовых возникла в соответствии с количеством ганглиев и мышечных сегментов, иннервируемых из нервных стволов червеобразного предка, ползавшего по дну. Вентральные корешки спинного мозга сформировались из парных боковых комиссур, а дорсальные (смешанные) нервы возникли из чувствительных и моторных нервов дорсальной или латеральной части тела червеобразного предка.

193

Первичноводные позвоночные

Тип позвоночных (*Vertebrata*) включает в себя подтип бесчерепных (*Acrania*) и подтип черепных (*Craniata*). Единственными представителями бесчерепных являются многочисленные ланцетники (*Amphioxii*), которые рассматривались в предыдущем разделе, посвящённом происхождению позвоночных. Настоящий раздел охватывает обширную и разнообразную группу первичноводных черепных позвоночных. Они сформировались и долгое время морфологически изменялись в водной среде. В процессе эволюции именно этой группы сложилась нервная система, характерная для всех остальных позвоночных. Впервые возникло трубчатое строение нервной системы. Полости желудочков головного и спинного мозга стали непрерывными, появилась циркуляция внутрижелудочковой мозговой жидкости. В сочетании с эффективной кровеносной системой и внутренним скелетом это создало потенциальную возможность увеличивать размеры нервной системы первых водных позвоночных практически без ограничений. Эти эволюционные перспективы наращивания размеров мозга и параллельного увеличения сложности поведения не были реализованы в водной среде. Потребовались особые условия выхода на сушу, которые стали стимулом для развития новых качеств мозга и его ассоциативных функций (Northcutt, Davis, 1983).

Однако благодаря первичноводным позвоночным нервная система приобрела те универсальные черты, которые послужили морфологической основой для дальнейшей эволюции. Его конструкция оказалась настолько эффективной, что по существу не подверглась принципиальным изменениям за всю историю эволюции позвоночных (Nieuwenhuys, 1982). Конечно, мозг адаптивно перестраивался во всех систематических группах, но принципы структурной организации центральной и периферической нервной системы сохранились без изменений. На конструкцию нервной системы радикально не повлияли появление ни челюстного аппарата, ни плавников, ни конечностей, ни выход на сушу, ни адаптация к полёту, ни теплокровность.

Нервная система, как и позвоночник, оказалась тем органом, который обеспечивал выживание и прогресс всей группы позвоночных. Морфофункциональные отделы головного мозга, как и их основные функции, остаются неизменными на всём протяжении эволюции от миноги до человека. Эта универсальность строения нервной системы говорит об общности происхождения всех позвоночных. Делать предположения о полифилитичности происхождения позвоночных

194

довольно трудно. Допущение параллельного возникновения и эволюции сотен связанных между собой структур мозга весьма сомнительно.

§ 27. Мозг первичноводных позвоночных

Рассмотрим основные принципы строения универсальной конструкции нервной системы первичноводных позвоночных (рис. II-17; II-18). Её морфологической осью является центральная нервная система, которая расположена над позвоночником (рис. II-19, а) и включает в себя два отдела: головной и спинной мозг (см. рис. II-17, а). С головным и спинным мозгом соединены периферические нервы. Они проходят, переключаясь или не переключаясь, через ганглии и связывают периферические органы с центральной нервной системой.

Периферические нервы неодинаковы; часть из них двигательные, или эффекторные. Они передают сигналы из нервной системы к органам-мишеням. Такими органами могут быть поперечнополосатая или гладкая мускулатура, эндокринные железы или секреторные клетки. У ланцетника сами мышечные клетки образовывали отростки, соединяющие их с нервной трубкой. У остальных позвоночных ситуация обратная: двигательные отростки нейронов выходят из мозга или ганглиев, достигают мышц и оканчиваются на поверхности волокон, образуя нервно-мышечные синапсы.

Другая часть периферических нервов чувствительная. Они, наоборот, передают сигналы от внутренних органов и дистантных анализаторов в головной и спинной мозг. Концевые чувствительные участки рецепторных нервов очень сильно различаются по морфологическому строению и рецепторным возможностям. Это позволяет получать дифференцированную информацию различного типа. Особую группу

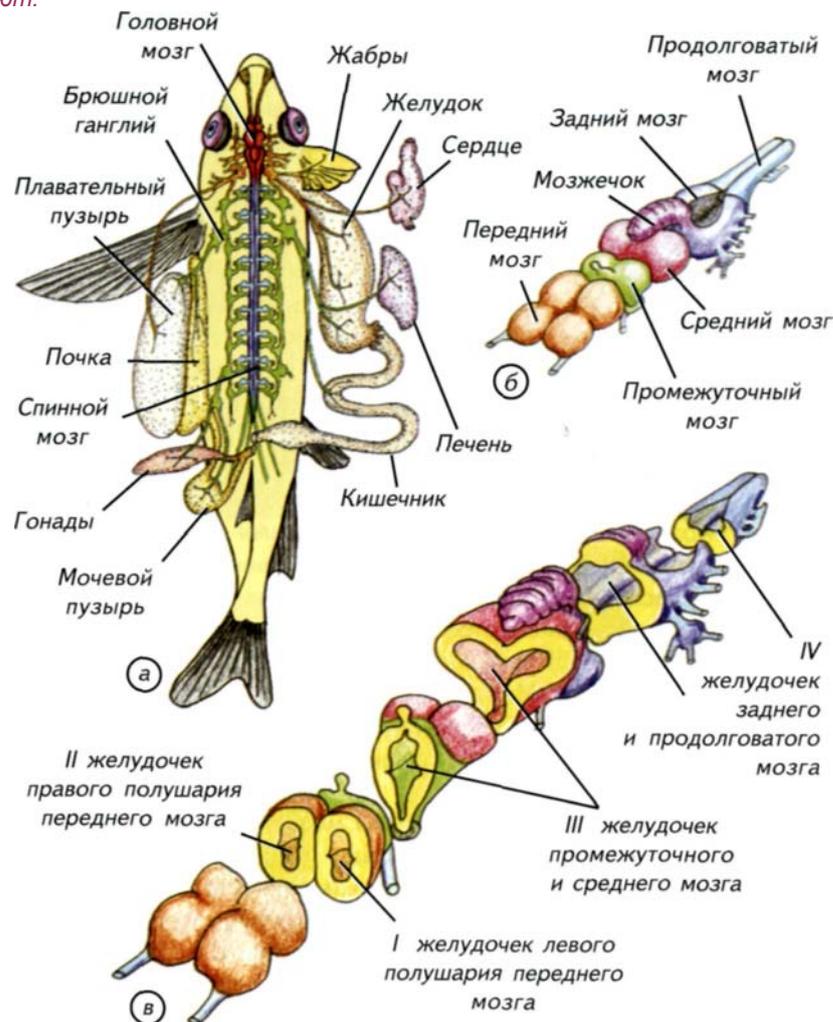
чувствительных клеток и волокон представляют собой дистантные рецепторные органы, или внешние органы чувств. У первичноводных позвоночных к внешним органам чувств относят обоняние, зрение, вкусовые рецепторы, органы боковой линии, рецепторы углового и линейного (гравитационного) ускорения, электрорецепторы и осязание.

Внешние органы чувств сосредоточены в головной части позвоночных, а их нервы приходят в головной мозг. В головной мозг приходит и большая часть информации от внутренних органов, мускулатуры и поверхности тела. По сути дела головной мозг является скоплением клеток, обрабатывающих информацию, поступающую от органов чувств. В соответствии с этими функциями головной мозг имеет специализированные центры, которые обслуживают несколько внешних или внутренних органов чувств. Такие центры по традиции называются отделами мозга. В головном мозге всех позвоночных

195

Рис. II-17. Основной план строения нервной системы черепных.

а — общий вид нервной системы и иннервируемых органов костистой рыбы. Синим цветом обозначен спинной мозг, красным — головной, жёлтым и зелёным — периферическая нервная система и головные нервы; б — головной мозг с основными анатомическими отделами. Мозжечок является частью заднего мозга; в — головной мозг с сечениями через основные отделы. Плоскости срезов жёлтые; б, в — цвета отделов совпадают.



196

выделяют 5 специализированных отделов: передний мозг (telencephalon), промежуточный (diencephalon), средний (mesencephalon), задний мозг с мозжечком (metencephalon, cerebellum) и продолговатый мозг (metencephalon) (см. рис. II-17, б). У первичноводных позвоночных отсутствуют полушария мозжечка, а следовательно, и мост, поэтому определить анатомическую границу между задним и продолговатым мозгом невозможно. Это приводит к тому, что во многих сравнительно-анатомических работах название «задний» и «продолговатый» мозг не применяется. Вместо них используется более общее название — «ромбэнцефалон» (rhombencephalon), которое включает в себя оба отдела.

Понятно, что отсутствие преемственности в названиях не сказывается на гомологизацию этих участков мозга как у первичноводных позвоночных, так и у млекопитающих. Гомология отделов головного мозга сохраняется во всех группах позвоночных (см. рис II-18). Надо отдать должное неординарному сравнительному нейроанатому Н.Н. Миклухо-Маклаю. Ещё в 70-х годах XIX в. он провёл детальные исследования головного мозга различных первичноводных позвоночных и их эмбрионов. Он показал, что основные отделы мозга позвоночных гомологичны друг другу и, несмотря на все эволюционные специализации, сохраняют общность

морфологического строения. Результатом многолетних трудов Н.Н. Миклухо-Маклая стала первая обоснованная гомологизация отделов мозга позвоночных (Миклухо-Маклай, 1952). Уже во 2-м издании сравнительной анатомии К. Гегенбаур (Gegenbaur, 1898) воспользовался этой работой и ввёл представление о нейрогомологиях отделов головного мозга в научный обиход.

Проводя морфологический анализ мозга первичноводных позвоночных, Н.Н. Миклухо-Маклай показал, что при изучении отделов мозга необходимо опираться как на внешнее строение, так и на морфологию внутренних полостей — мозговых желудочков. Они имеют специальные названия в каждом из отделов. В парных полушариях переднего мозга находятся первый (I) и второй (II) латеральные желудочки (см. рис. II-17, в; рис. II-20, а-в). Эти два желудочка соединены между собой межжелудочковым отверстием. Они переходят в третий (III) желудочек, который лежит внутри промежуточного и среднего мозга. В латеральных желудочках расположено непрерывное переднее сосудистое сплетение, которое распространяется примерно на 1/2 III желудочка (см. рис. II-20, а-в, д). В свою очередь он переходит в четвёртый (IV) желудочек, а последний продолжается в центральный канал спинного мозга (см. рис. II-17, б, в). Сверху IV желудочек прикрыт монослоем клеток и содержит заднее сосудистое сплетение (см. рис. II-20, к-м).

197

Рис. II-18. Романтический мир первичноводных позвоночных крайне разнообразен как по биологическим формам, так и по организации мозга.

Вверху — обитатели Атлантики в океанариуме Кейптауна (ЮАР); внизу — вид головного мозга различных видов хрящевых и костистых рыб.

а — акула-нянька (*Ginglymostoma cirratum*); б — длиннокрылая акула (*Carcharhinus longimanus*); в — радужная форель (*Salmo irideus*); г — чёрный марлин (*Makaira indica*); д — стерлядь (*Acipenser ruthenus*).



198

Важнейшую часть центральной нервной системы первичноводных позвоночных представляет спинной мозг. Граница между спинным и головным мозгом достаточно условна, поскольку отростки клеток из головного мозга проникают в спинной и наоборот (Nieuwenhuys, 1998). Головной мозг, как правило, расположен дорсально и окружён хрящами или костями черепной коробки. Спинной мозг лежит в полости позвоночного канала, который образован невральными дугами позвонков (см. рис. II-19, а).

У большинства позвоночных спинной мозг имеет однотипную гистологическую структуру. Тела нервных клеток (серое вещество) обычно расположены вокруг центрального канала в виде классической «бабочки», свойственной большинству амниот. У анамний картина несколько смазана, и расположение тел нейронов на разрезах спинного мозга в виде «бабочки» обычно не встречается (см. рис. II-19, а, б). Верхнюю часть серого

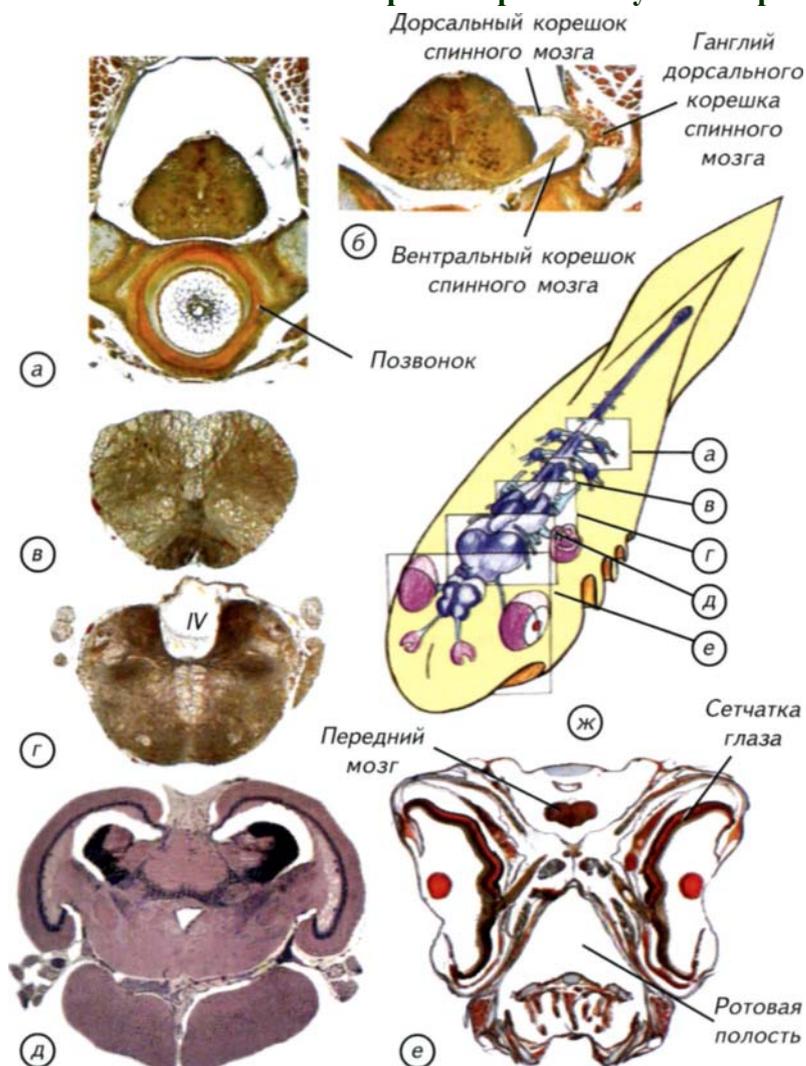
вещества называют дорсальными (спинными) чувствующими рогами, а нижнюю — вентральными (брюшными) двигательными рогами спинного мозга. Спинные рога обычно содержат мелкие вставочные нейроны, а брюшные — крупные моторные. Через спинномозговые нервы осуществляются соматическая и висцеральная чувствительность, проходит соматически-двигательная и висцерально-двигательная иннервация.

Соматическая чувствительность включает в себя рецепцию кожных, сухожильных, связочных и мышечных сигналов. Висцеральная чувствительность включает вкусовую рецепцию и сигналы от внутренних органов. Соматически-двигательная иннервация обслуживает скелетные мышцы, а висцерально-двигательная — железы, глоточную, лицевую мимическую и челюстную мускулатуру, гладкую мускулатуру кожи, сосудов и внутренних органов. В состав спинного мозга традиционно включают ганглий дорсального корешка спинного мозга, или спинальный ганглий, в котором расположены тела афферентных (чувствительных) соматических и висцеральных нейронов (см. рис. II-19, а, б). Эти клетки связаны со спинным мозгом коротким отростком, который оканчивается в дорсальных рогах серого вещества. Вентральная часть спинного мозга составлена из эфферентных (двигательных) волокон. Они начинаются от клеток, расположенных в вентральных рогах спинного мозга (Савельев, 2001).

Не у всех позвоночных есть чёткое разделение корешков спинного мозга на моторные и сенсорные. У многих первичноводных позвоночных и амфибий висцеральные эфферентные волокна выходят из спинного мозга как через дорсальные, так и через вентральные корешки. У ланцетника, миног и миксин висцеральные эфферентные

199

Рис. II-19. Гистологические срезы через голову и мозг рыбы.



а — через спинной мозг и позвонок с невральными дужками; б — через спинной мозг в месте отхождения моторных и сенсорных нервов; в — через продолговатый мозг; г — через задний мозг; д — через средний мозг; е — через голову в зоне полушарий переднего мозга. Обозначения сечений на схеме ж соответствуют буквенным обозначениям срезов. IV — четвёртый желудочек.

200

волокна преимущественно выходят через дорсальный корешок спинного мозга. Надо отметить, что слияния дорсальных и вентральных корешков спинного мозга у ланцетника и круглоротых не происходит. Они в виде самостоятельных нервов достигают иннервируемых органов. У большинства высших позвоночных дорсальные и вентральные корешки спинного мозга выходят на одном уровне. У ланцетника, миног, миксин и

акул дорсальные корешки спинного мозга чередуются с вентральными. Они лежат на разных уровнях, обозначая границы миотомов. Эфферентный соматический (моторный) корешок выходит из спинного мозга в центре миотома, а афферентные (чувствительные) и висцеральный эфферентный — в промежутках между миотомами. Таким образом, наиболее примитивными характеристиками морфологической организации спинальных нервов можно считать чередование дорсальных и вентральных корешков, их самостоятельность и висцеральные эфферентные волокна в дорсальных корешках спинного мозга.

Спинной мозг выполняет ряд автономных функций и интегрирует свою активность с головным мозгом. Эффективность этой интеграции определяется нервными связями, которые организованы в виде восходящих и нисходящих путей спинного мозга. Восходящие и нисходящие волокна спинного мозга организованы таким образом, что восходящие локализируются преимущественно в дорсальной части спинного мозга, а нисходящие — в вентральной. Восходящие пучки волокон направляются в головной мозг и оканчиваются в 5 основных центрах: мозжечке, моторных центрах заднего и продолговатого мозга, промежуточном мозге и крыше среднего мозга. Нисходящие волокна расположены преимущественно в вентральной половине спинного мозга. Основная часть нисходящих волокон спинного мозга первичноводных позвоночных начинается в заднем или среднем мозге, а оканчивается на эффекторных нейронах спинного мозга. Нисходящие волокна переходят на противоположную сторону, как и восходящие волокна. Перекрёсты образуются как на уровне продолговатого мозга, так и в непосредственной близости от нейронов-мишеней спинного мозга (см. рис. II-19, а-в).

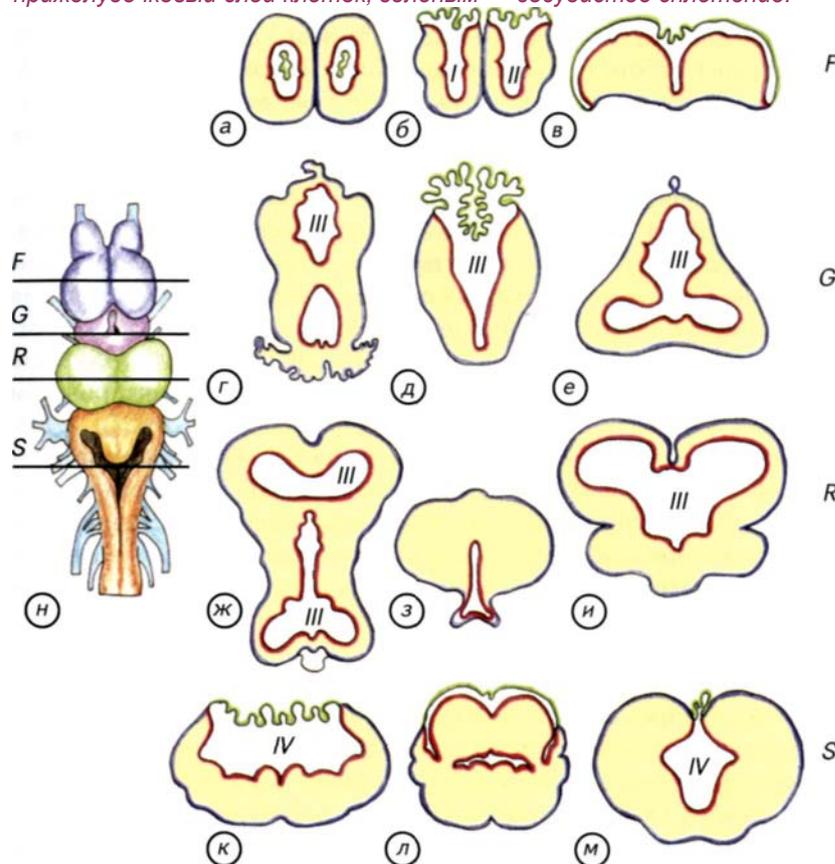
Спинному мозгу первичноводных позвоночных не свойственна широкая морфологическая изменчивость. Его строение сходно у различных видов, а выявленные отличия не могут служить причиной тупиковой эволюционной специализации. Это понятно из того, что спинной мозг является своеобразными рецепторно-исполнительными воротами организма. Через них в мозг приходит информация о теле животного и выходят сигналы, управляющие внутренними органами и мускулатурой. В связи с

201

Рис. II-20. Основные варианты строения мозга первичноводных.

Прорисовки срезов через: F — полушария переднего мозга; G — промежуточный мозг; R — средний мозг; S — задний мозг. Уровень сечений соответствует обозначениям на схеме мозга с дорсальной поверхностью (н). I—IV — номера мозговых желудочков.

а — пластиножаберные и американский чешиччатник; б — рогозуб; в — карпозубые; г — ильная рыба; д — американский чешиччатник; е — амударьинский лопатонос; ж — колючая акула; з — миксина; и — ильная рыба; к — колючая акула; л — электрический скат; м — карась. Синим цветом отмечена наружная стенка мозга, красным — прижелудочковый слой клеток, зелёным — сосудистое сплетение.



202

этим мозг организован предельно экономично и крайне консервативно. Достаточно упомянуть о том, что в процессе эмбриональной дифференцировки спинного мозга погибает до 85% всех клеток, которые могут участвовать в работе этого отдела центральной нервной системы. Оставшиеся клетки успешно обеспечивают основные автономные и «воротные» функции, но ни о какой быстрой адаптивной изменчивости или

морфологических перестройках речь не идёт.

Совершенно другое дело — строение головного мозга: 5 уже упомянутых отделов — передний, промежуточный, средний, задний с мозжечком и продолговатый мозг (см. рис. II-17, б) связаны с обслуживанием конкретных внешних и внутренних органов чувств. Поскольку биология первичноводных животных крайне разнообразна, морфология этих отделов широко варьирует (см. рис. II-20; рис. II-21; II-22). Изменчивость строения связана с адаптивными морфологическими перестройками основных центров головного мозга (Halpern, 1980; Foreman *et al.*, 1985).

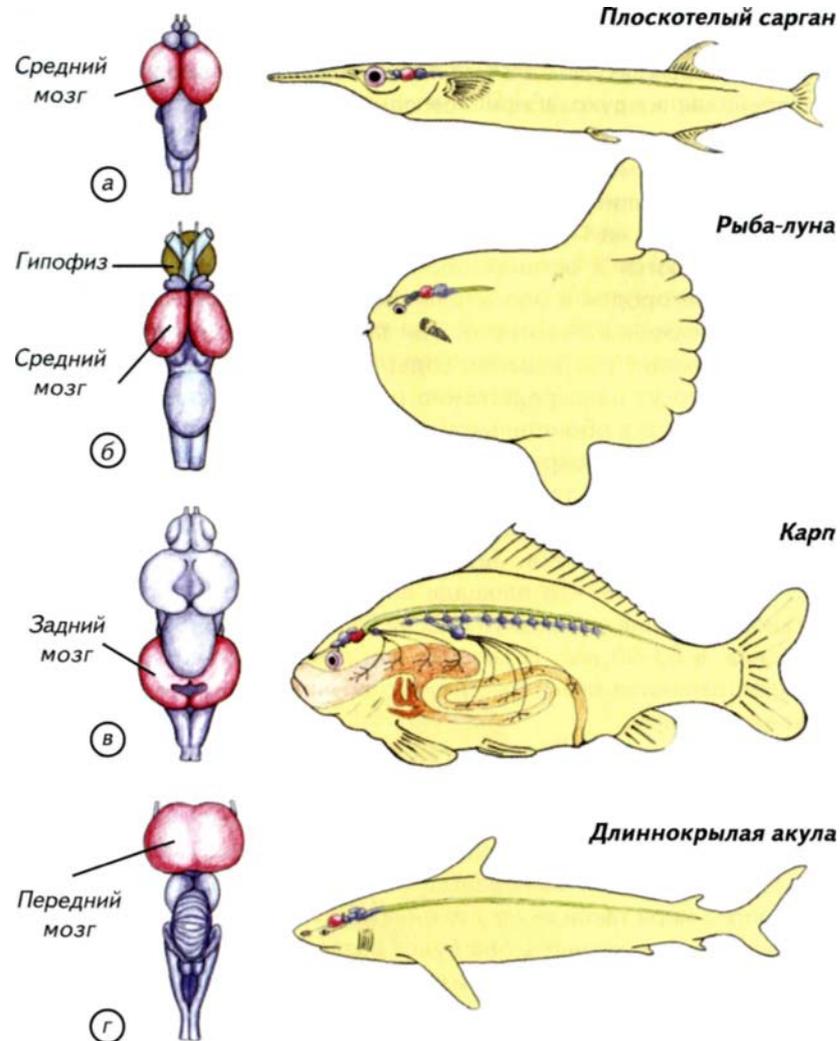
Передний мозг состоит из парных полушарий и является центром, обеспечивающим анализ химических сигналов из внешней среды (см. рис. II-17; II-18). Из органов обоняния поступают рецепторные сигналы, которые обрабатываются комплексом первичных и вторичных обонятельных центров. В переднем мозге происходит классификация сигналов, идентифицируется направление на источник запаха и формируется система обменных сигналов с другими отделами головного мозга. Понятно, что в водной среде запахи распространяются не так быстро, как в воздухе, но намного дольше сохраняются в окрестностях источника, что даёт определённые преимущества. Большинство первичноводных позвоночных имеет хорошо развитые органы обоняния. Они позволяют определять расположение и движение пищевых объектов, направление миграции половых партнёров и конкурентов. В некоторых случаях органы обоняния достигают гигантских размеров. У многих пелагических акул передний мозг составляет примерно треть или даже половину переднего мозга (см. рис. II-18, б; II-21, а). Центры анализа обонятельных сигналов увеличиваются до таких размеров, что маскируют разделение полушарий (Halpern, 1980).

Остальные отделы головного мозга относительно невелики, что позволяет рассматривать длиннокрылую акулу (*Carcharhinus longimanus*) как пример крайней специализации. У акул есть двойная ноздря. Одна ноздря служит для входа воды, а другая — для выхода. В зависимости от биологии акул орган обоняния промывается водой или при поступательном движении, как у длиннокрылой акулы, или при латеральных покачиваниях головой, как у колючей акулы. Анатомические особенности строения органов обоняния

Рис. П-21. Морфологические варианты развития головного мозга первичноводных позвоночных.

Мозг сверху и боковая проекция головного и спинного мозга, вписанная в контур тела.

а — у саргана преобладают зрительные центры среднего мозга; б — у рыбы-луны преобладают зрительные центры среднего мозга и нейрогормональный промежуточный мозг; в — у карпа доминирует представительство пищеварительной системы в заднем мозге; г — у акулы доминирует обонятельный передний мозг.



204

предопределяют способности пелагических акул к обнаружению пищи на больших расстояниях. При поступательном движении у большинства серых акул (*Carcharhinidae*) вода захватывается входной ноздрей, как воздухозаборником самолёта. Это обеспечивает быструю смену воды и возможность захвата пузырьков воздуха. Воздушные пузырьки могут захватываться и удерживаться в органах обоняния, если при движении со скоростью больше 1,2 м/с роstrum приподнимается на 1-2 см над поверхностью воды. Пузырьки воздуха удерживаются в органах обоняния при помощи специализированных перегородок в обонятельном мешке — ламелл и снижения скорости движения животного. При задержке воздуха между ламеллами происходит растворение содержащихся в пузырьках веществ. Акулы не могут непосредственно рецептировать воздух и поэтому депонируют его в обонятельном мешке, дожидаясь повышения концентрации веществ вокруг пузырьков. Если вода не содержит привлекательных запахов, то акулы набирают скорость и выдавливают водой пузырьки воздуха, расположенные между ламелл, содержащих рецепторные клетки. Затем цикл повторяется.

Надо отметить, что площадь поверхности рецепторных ламелл органов обоняния серых акул массой 75 кг может быть больше, чем у человека, в 60-90 раз. В воздухе над поверхностью океана запахи распространяются очень быстро, что позволяет акулам эффективно находить добычу.

Следовательно, длиннокрылая акула может анализировать химические сигналы как из водной, так и из воздушной среды. Для обслуживания столь развитой обонятельной системы у серых акул сформировался гипертрофированный передний мозг, а обоняние стало ведущей системой афферентации. Если экстраполировать на человека образ мира такой акулы, то он предстанет как богатая запахами, но почти тёмная комната, она будет разделена по вертикали на мир водных и мир воздушных запахов. Через запахи будет передаваться почти вся информация, хотя кожные механорецепторы, специализированные электрорецепторные органы и весьма слабое зрение будут дополнять «обонятельную» картину мира

(Halpern, 1980).

Следует отметить, что различия в строении переднего мозга проявляются как на количественном, так и на качественном уровне (см. рис. II-20, *F*). Если у пластиножаберных и американского чешуйчатника (*Lepidosiren paradoxe*) полушария переднего мозга замкнуты (см. рис. II-20, *a*), то у рыбы-луны передний мозг заметно эвертирован (см. рис. II-20, *e*). Это означает, что полушария переднего мозга как бы вывернуты желудочками наружу. Некоторые костистые рыбы и рогозуб

205

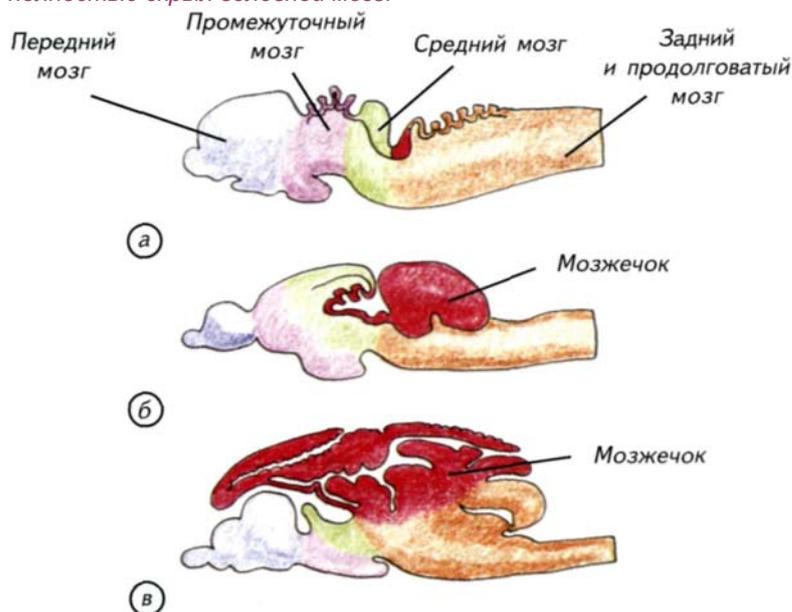
(*Neoceratodus forsteri*) имеют промежуточный вариант строения полушарий, как показано на рис. II-20, *б*. В эвертированных полушариях переднее сосудистое сплетение лежит на верхней поверхности мозга или частично заполняет полость черепа. При обычном строении полушарий сосудистое сплетение располагается в полостях латеральных мозговых желудочков (Kappers, Huber, Grosby, 1936; Kardong, 1995).

Промежуточный мозг не связан с конкретными анализаторами, за исключением пинеального комплекса. Последний включает в себя нейроэндокринные центры и теменной фоторецептор (глаз), который воспринимает только уровень освещённости и ответствен за суточные ритмы организма. В промежуточном мозге сосредоточены нейрогормональные центры, которые отвечают за рост, половое созревание,

Рис. II-22. Крайние морфологические варианты развития мозжечка первичноводных позвоночных.

Сечения мозга с боковой поверхности.

а — минога, мозжечок морфологически не выделяется; *б* — форель, мозжечок увеличен, а его парус распространён под крышу среднего мозга в полость III желудочка; *в* — слонорыл из оз. Виктория (Африка). Его способность к электрорецепции вызвала гипертрофированное развитие аналитического центра — мозжечка, который полностью скрыл головной мозг.



206

осмотический баланс, работу эндокринных органов, сезонную и суточную активность животного. Через промежуточный мозг осуществляются связи между передним, средним, задним и продолговатым мозгом. У первичноводных животных уровень морфологического развития промежуточного мозга является своеобразным свидетельством определённой стратегии поведения животного. Если промежуточный мозг развит столь значительно, как у рыбы-луны, то механизмы регуляции поведения преимущественно гормональные (см. рис. II-21, *б*).

Действительно, трудно найти среди первичноводных позвоночных животное с таким гипофизом, который лежал бы ростральнее переднего мозга, а обонятельные и зрительные нервы проходили бы над ним. У рыбы-луны гипертрофия промежуточного мозга сочетается с незначительными размерами переднего мозга и преобладанием зрительной системы. Эти животные ведут подвижную жизнь в мировом океане, им свойственна гигантская плодовитость. За один раз рыба-луна может отложить до 300 млн икринок. Рыба-луна питается зоопланктоном и практически не пользуется обонянием. Зрение ей необходимо в период размножения, когда животные собираются в большие скопления. Преобладание зрительных и гормональных центров над другими отделами мозга полностью соответствует биологии рыбы-луны. Таким образом, количественное доминирование нейроэндокринных центров промежуточного мозга над другими отделами центральной нервной системы является надёжным признаком гормонально-инстинктивного типа поведения животного (Foreman *et al.*, 1985).

Зрительная система может стать ведущей системой афферентации у первичноводных позвоночных. В этом случае отмечается чрезвычайное развитие крыши среднего мозга — основной мозговой части зрительного анализатора. Примером такого строения мозга может быть средний мозг форели, чёрного марлина, летучей рыбы или плоскотелого саргана (см. рис. II-18, *в, е*, II-19, *д*; II-20, *ж, и*; II-21, *а*). Крыша среднего мозга образует крупные выпячивания, которые напоминают парные полушария переднего мозга, но это обманчивое

впечатление исчезает, если рассмотреть III желудочек среднего мозга (см. рис. II-20, *Р*). На сечениях видно, что реальных полушарий нет, а иллюзию создаёт симметричное латеральное расширение слоистой крыши (см. рис. II-19, *Д*). Средний мозг у первичноводных животных является не только мозговым центром зрения. В крыше среднего мозга сосредоточены представительства боковой линии, вестибулярного аппарата и органов электрорецепции, которые хорошо развиты у многих первичноводных позвоночных. В вентральной части среднего мозга лежат преимущественно двигательные центры черепно-мозговых нервов.

207

У большинства первичноводных позвоночных средний мозг выполняет функции принятия генерализованных решений. Основой для такой активности служит разнообразная сенсорная информация, которая поступает в средний мозг от внешних и внутренних анализаторов. У первичноводных позвоночных основой для принятия решения являются сенсомоторная и зрительная информация, сигналы от вестибулярной системы, органов боковой линии и обонятельной системы. Только последняя не представлена прямыми связями в крыше среднего мозга. Практически все основные моторные ядра заднего и продолговатого мозга взаимодействуют с крышей среднего мозга у круглоротых, хрящевых и костистых рыб. У хрящевых и костных рыб они образуют прямые связи, идущие как от первичных моторных центров, так и от вторичных ядер, обслуживающих мозжечок. У круглоротых таких прямых связей намного меньше, чем у акул. Это связано с тем, что исторически более древним вариантом поступления сигналов в крышу среднего мозга является ретикулярный путь. По-видимому, первоначально сигналы проходили через ядра рострального края ретикулярной формации — покрывку среднего мозга, а только затем поступали в тектум. Этот путь хорошо выражен у круглоротых и представлен небольшим количеством волокон практически у всех позвоночных. Однако у акул система сенсомоторно-тектальных связей значительно изменилась. Основные моторные центры установили прямые связи с тектумом, а тегментно-тектальные моторные пути стали вспомогательными.

У первичноводных позвоночных с функциональным преобладанием зрения над другими дистантными анализаторами крыша среднего мозга стала центром принятия решений. Она стала выполнять функции, аналогичные роли ассоциативной коры переднего мозга млекопитающих. Крышу среднего мозга можно назвать ассоциативным центром с большой натяжкой. Скорее это центр тотального сравнения различных раздражителей.

Сравнительный анализ сигналов осуществляется следующим образом. Каждая из сенсорных систем, за исключением обоняния, представлена условным анализаторным слоем в крыше среднего мозга. При этом соблюдается топическая эквивалентность представительств каждого анализатора. Это означает, что информация от органов боковой линии из средней части левой стороны тела рыбы приходит примерно в то же место, куда поступают сигналы от сетчатки левого глаза. В то же место, но в другие слои крыши среднего мозга приходят сигналы от электрорецепторов и туловищной мускулатуры. Все сигналы сравниваются между собой специальными клетками, пронизывающими крышу среднего мозга по вертикали. Если один из сенсорных

208

слоёв возбуждён больше, чем другие, то его активность становится ведущей. Самая возбуждённая сенсорная система определяет выбор одной из инстинктивных программ поведения, но при этом постоянно происходит сравнительный контроль возбуждений от других органов чувств. Если источником максимального возбуждения становится другой слой, то он приобретает приоритет в подборе инстинктивного ответа на новую ситуацию.

Такая система принятия решения очень эффективна для небольших объёмов нервной ткани с относительно пропорциональным развитием мозгового представительств органов чувств, но ожидать сложного ассоциативного поведения от животных, «думающих» крышей среднего мозга, не приходится. Скорее это самая совершенная система для выбора оптимальной последовательности инстинктивных форм поведения. У первичноводных позвоночных мозг недостаточно велик для глубокого анализа окружающей среды, а доля благоприобретённого индивидуального поведения редко превышает 5-7%. Основой поведения является набор врождённых инстинктов, обеспечивающих как выживание, так и размножение. На нервную систему возлагается функция выбора программы поведения, наиболее адекватной для данной ситуации. Выбор осуществляется в крыше среднего мозга. Он происходит по принципу сравнения возбуждения от различных органов чувств. Наиболее возбуждённая система имеет преимущество в выборе двигательного ответа на раздражение. Она запускает инстинктивную программу поведения, которая реализуется до тех пор, пока возбуждение другой рецепторной системы не «отнимет» право выбора. Смена центра, выбирающего новую поведенческую программу, происходит практически мгновенно, чем объясняется «немотивированная» смена активности почти всех первичноводных позвоночных. Следовательно, среднемозговой центр принятия решений построен по иерархическому принципу, но с динамической возможностью мгновенного возврата на исходную позицию и смены формы поведения. Такая конструкция мозга стала идеальной для длительной эволюции позвоночных. Максимального развития эта система выбора формы поведения достигла у рептилий. Их средний мозг полностью реализовал ассоциативно-рефлекторные принципы, заложенные в эволюцию мозга первичноводных позвоночных.

Надо отметить, что у низших позвоночных крыша среднего мозга является местом принятия решения и, как следствие, источником генерализованного двигательного ответа. У первичноводных позвоночных и амфибий преобладают прямые нисходящие двигательные пути, которые оканчиваются в двигательных центрах заднего и продолговатого

209

мозга. При помощи этих связей осуществляется контроль над моторной активностью. В другие отделы мозга нисходящие волокна из среднего мозга направляются в крайне незначительном количестве.

Иным образом организованы сенсомоторные центры заднего и продолговатого мозга. В этих отделах мозга нет специального места для интеграции различных органов чувств. Все взаимодействия между сенсорными и

моторными центрами осуществляются за счёт специальных отростков нервных клеток, которые образуют своеобразную ретикулярную (сетчатую) формацию. В заднем и продолговатом мозге в самом общем виде сохраняется пространственная структура спинного мозга (см. рис. II-19, а-в). В дорсолатеральной части этого отдела сосредоточены сенсорные центры, а в медиовентральной — моторные. Эти центры получают восходящие сигналы от спинного мозга и чувствительных черепно-мозговых нервов. Нисходящие двигательные волокна управляют большей частью скелетной мускулатуры и работой внутренних органов. У большинства первичноводных позвоночных задний и продолговатый мозг образует специфическую полость, возникающую в результате эмбрионального разворачивания верхней стенки нервной трубки. Она носит название IV желудочка и соединена рострально с III желудочком, а каудально — с центральным каналом спинного мозга (см. рис. II-17; II-19). Над дорсальной поверхностью IV желудочка формируется сосудистое сплетение, которое может достигать огромного размера и располагаться над дорсальной поверхностью всего мозга. Анатомическая организация дна и полости IV желудочка отражает адаптационные особенности первичноводных позвоночных. Примером могут служить представители семейства карпозубых. У обычного караса и карпа латеральные стенки заднего мозга чрезвычайно расширены (см. рис. II-20, м; II-21, в). Более того, в этих зонах сформированы стратифицированные структуры, которые напоминают крышу среднего мозга. Однако эти гигантские образования, зачастую доминирующие в головном мозге, представляют собой не что иное, как разросшееся ядро блуждающего нерва (X). Иногда это разрастание называют вагальной долей заднего мозга. Действительно, его линейные размеры могут превышать некоторые отделы центральной нервной системы.

Понятно, что при таком преобладании в мозге представительства блуждающего нерва он и становится одним из основных центров при выборе той или иной программы поведения. Для карпа самой существенной информацией для выбора формы поведения является состояние его внутренних органов, в первую очередь пищеварительной системы. Карп оценивает эффективность действий по состоянию

210

своего желудка, что становится решающей мотивацией в выборе конкретной поведенческой тактики.

В полости IV желудочка может быть увеличено представительство и других черепно-мозговых нервов. Примером могут служить многочисленные сомы, способные к дифференциальной соматической и вкусовой чувствительности при помощи специальных выростов на голове (усов). У них на дне IV желудочка морфологически может обособляться ядро лицевого нерва (VII). Подобное развитие соматической чувствительности приводит к столь значительному увеличению размеров этого центра, что он может визуально закрывать почти всю полость IV желудочка. К сходным последствиям приводит гипертрофированное развитие представительства языкоглоточного нерва (IX) (см. рис. II-20, л). Такое интенсивное развитие ядер языкоглоточного нерва обычно для рыб с развитой системой генерации электрических разрядов. У электрического ската центры управления электрическими органами полностью закрывают полость IV желудочка.

Наибольшим диапазоном изменчивости среди сенсомоторных центров мозга обладает мозжечок. Он расположен у переднего края заднего мозга и может достигать огромных размеров, закрывая собой весь головной мозг (см. рис. II-22). Его развитие зависит от нескольких причин. Наиболее очевидная связана с пелагическим образом жизни, хищничеством или способностью к эффективному плаванию в толще воды. Наибольшего развития мозжечок достигает у пелагических акул (см. рис. II-18, б). В нём формируются настоящие борозды и извилины, которые отсутствуют у большинства костистых рыб (см. рис. II-18, в, г). В этом случае развитие мозжечка вызвано сложным движением акул в трёхмерной среде мирового океана. Требования к пространственной ориентации слишком велики, чтобы это не отразилось на нейроморфологическом обеспечении вестибулярного аппарата и сенсомоторной системы. Этот вывод подтверждается исследованием мозга акул, обитающих на билатерали и около дна. У акулы-няньки нет развитого мозжечка длиннокрылой акулы, а полость IV желудочка полностью открыта (см. рис. II-18, а). Её биология не предъявляет таких жёстких требований к пространственной ориентации, как у длиннокрылой акулы. Следствием стали относительно скромные размеры мозжечка. Для миксин и миног как пространственная ориентация, так и контроль за высокими скоростями движения не имеют важного биологического значения (Dodd, Dodd, 1985). Являясь паразитическими животными или падальщиками, круглоротые не нуждаются в сложной координации движений, что отражает строение их мозжечка (см. рис. II-22, а).

211

Однако размеры и форма мозжечка у первичноводных позвоночных могут изменяться не только в связи с пелагическим или относительно оседлым образом жизни. Поскольку мозжечок является центром анализа соматической чувствительности, он принимает самое активное участие в обработке электрорецепторных сигналов. Электрорецепцией пользуются очень многие первичноводные позвоночные. На сегодняшний день известно, что 70 видов рыб обладают развитыми электрорецепторами, а около 500 видов могут генерировать электрические разряды различной мощности. Примерно 20 видов способны как генерировать, так и рецептировать электрические поля. Наиболее изучена эта способность у гимнарха (*Gymnarchus niloticus*), рецептирующего электромагнитное поле, создаваемое им самим. При попадании в его поле объектов различной электропроводности гимнарх может определить направление их движения, размер и скорость. Электрорецепция используется для ухаживания друг за другом особей различного пола и подавления электромагнитных полей конкурирующих особей или других видов. Кроме гимнарха, аналогичные способности генерировать и воспринимать собственные сигналы известны у других костистых рыб, акул и скатов.

Электромагнитные сигналы первичноводные позвоночные воспринимают при помощи рецепторов двух основных типов: ампульных (ампулы Лоренцини) и клубочковых. У некоторых видов присутствуют рецепторы обоих типов, но у большинства только одного. Ампульные электрорецепторы приспособлены для восприятия медленно изменяющихся электрических полей, а клубочковые реагируют на быстрые изменения, поэтому у

активно плавающих рыб, обитающих в непрозрачной воде, более развиты клубочки, а у хищников в прозрачной воде — ампульные рецепторы. Если основной системой афферентации становится электрорецепция собственного электромагнитного поля или внешних электрических полей, то мозжечок начинает выполнять роль сенсорного мозгового центра. У всех рыб, обладающих электрорецепцией, мозжечок развит чрезвычайно хорошо (см. рис. II-22, **в**). Зачастую полушария мозжечка так велики, что закрывают с дорсальной поверхности весь мозг.

Таким образом, структурные отделы головного мозга первичноводных позвоночных представляют собой своеобразные маркеры морфофункциональной адаптации вида к определённым условиям обитания. Анализ организации нервной системы первичноводных позвоночных даёт объективную информацию о развитии систем афферентации, способах принятия решений и ведущих мотивационных центрах головного мозга. Однако не менее интересен эволюционный путь возникновения

212

столь компактной и эффективной системы управления поведением. Палеонтологических свидетельств возникновения современной конструкции мозга первичноводных позвоночных крайне мало. Даже самые древние находки содержат в основном информацию об уже сложившемся современном типе организации головного и спинного мозга. Реконструируя становление нервной системы первичноводных позвоночных, приходится опираться на архаические черты строения мозга современных видов.

По-видимому, появление древних хордовых не сразу привело к заметным изменениям в биологии водной среды. Судя по всему, первые хордовые были относительно небольшими животными, размером от нескольких сантиметров до полуметра. Они явно не могли составить серьёзной конкуренции процветавшим водным беспозвоночным, которые зачастую были намного больше, чем молодая группа хордовых. По размерам древние позвоночные явно проигрывали беспозвоночным и не могли на равных конкурировать с ними. Нервная система не давала особых преимуществ этой новой группе, скорее наоборот. Небольшая и хорошо детерминированная нервная система с набором эффективных поведенческих программ давала беспозвоночным заметные преимущества в конкуренции с древними хордовыми. Нервная система древних позвоночных обладала только одним положительным качеством — способностью к почти неограниченному увеличению своих размеров. Однако это преимущество было реализовано далеко не сразу. На первом этапе хордовые решали проблему конкуренции с беспозвоночными при помощи выбора среды обитания, становления строения мозга и скелета.

§ 28. Возникновение отделов головного мозга Ранний период истории возникновения предков позвоночных, до формирования хорошо структурированного скелета, довольно туманен. Если допустить, что предковые формы хордовых были мягкотелыми существами размером около 10-15 см, то возникнет существенная проблема как с биотопом, так и с биологическим смыслом появления таких существ. Первым условием возникновения хордовых должна была стать некая очень выгодная среда. В ней должно быть много пищи, ещё не освоенной другими организмами. Эта среда должна давать возможность эффективно размножаться и защищать от потенциальных хищников. Вполне возможно, что первые позвоночные возникли в мелководье билатерали. В этих местах крупные морские беспозвоночные были не так опасны, как в воде, а размеры наземных беспозвоночных хищников были намного меньше, чем в водной среде, что позволяло выживать даже мягкотелым предкам позвоночных (Janvier, 1981).

213

Допуская появление первых хордовых на мелководной билатерали, попробуем представить себе ключевые этапы формирования основных отделов головного мозга. Головной мозг древних хордовых сформировался из 3-4 слившихся ростральных ганглиев нервной цепочки беспозвоночных (см. рис. II-15; II-16). Ганглиозная структура нервной цепочки беспозвоночных предполагает сохранение следов ростокаудальной сегментации, которая отразилась в организации первичных нейральных отделов (рис. II-23, **а**). В наиболее примитивном состоянии дорсальная нервная трубка состояла в головной части из трёх сенсомоторных центров. Самой каудальной и самой древней частью были два сенсомоторных ганглия на границе головного и спинного мозга. Они составляли основу координированной эффекторной активности всех моторных нейронов в древней нервной системе. Эта функция была унаследована от беспозвоночных, как и принципы морфологической организации.

Ретикулярно-нейропильная структура продолговатого и заднего мозга современных первичноводных позвоночных очень близка по принципам организации к моторным ганглиозным центрам современных турбеллярий и полихет. Ростральнее моторных центров расположен видоизменённый ганглий, связанный со зрительной системой. Парные глаза также стали наследством беспозвоночных предков. Маловероятно, что они возникли вторично, хотя инвертированное строение сетчатки и её образование из нервной трубки не исключают и такого варианта развития событий. Спереди от зрительных центров первоначально располагался ещё один остаток самого рострального ганглия беспозвоночных. Это нейроморфологическое наследство нейрогемального (гормонального) органа. По-видимому, сохранились ганглий и связанный с ним орган гормональной регуляции поведения. Нейрогемальный орган интегрировался в ганглиозную структуру этого участка мозга.

Однако у самого рострального участка нервной трубки возникли и дополнительные функции. В первую очередь это механорецепторный аппарат передней части тела. Эти функции выполнял терминальный нерв (0) с собственным ганглием. Он иннервировал этмоидную зону головы древнего позвоночного так же, как он выполняет эти функции у современных костистых, двоякодышащих и пластиножаберных. Нижняя часть этого прообраза промежуточного мозга соприкасалась с глоточным эпителием, где выполняла функции вкусового рецептора. В зависимости от состава пищи изменялась гормональная активность нейрогемальных центров и происходило адаптивное изменение как поведения, так и работы пищеварительной системы.

214

Внутриротное вкусовое поле было прообразом аденогипофиза, которое впоследствии изменило свои

функции. В настоящее время эта гипотеза возникновения и сегментации отделов мозга выглядит наиболее полной, хотя и расходится с предположениями других авторов (Olson, 1986; Keynes, Lumsden, 1990).

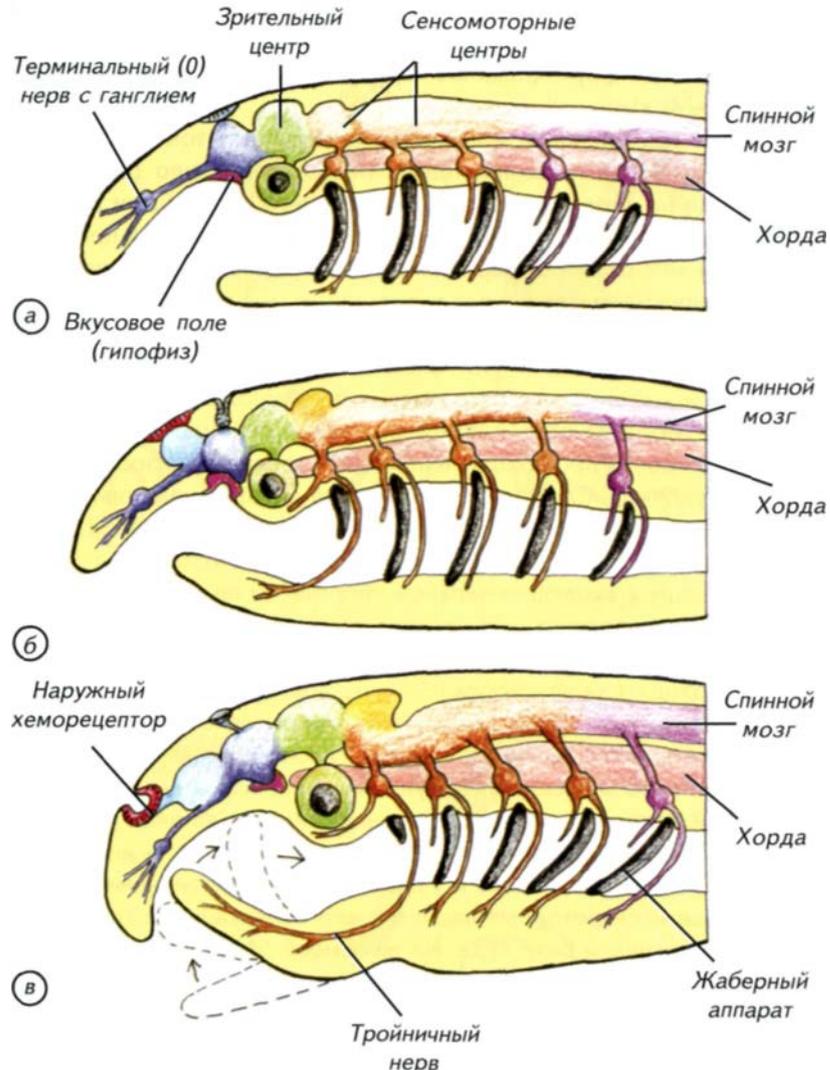
Не исключено, что с самого начала эволюции роstralный участок нервной трубки был связан с эктодермой. Примитивные способности эктодермальных клеток к восприятию уровня освещённости позволили сформировать пинеальный глаз. Светочувствительный орган, непосредственно связанный с гормональным центром, давал возможность регулировать суточную гормональную активность. У современных первичноводных позвоночных эти функции выполняют теменной глаз и нейрогормональный пинеальный комплекс дорсальной части промежуточного мозга (Janvier, 1981; Jollie, 1982).

Судя по всему, внешний дистантный хеморецептор возник несколько позднее (см. рис. II-23, б, в). Он сформировался как ростродорсальное выпячивание части будущего промежуточного мозга в зоне отхождения терминального нерва. По-видимому, он первоначально состоял из непарного утолщения ганглиозного типа и центрального хеморецепторного поля. Однако такая асимметричность сохранялась недолго. Обонятельное поле разделилось на два самостоятельных органа обоняния с отдельными нервами. Причина таких преобразований хорошо понятна. При непарном органе обоняния надо совершать довольно сложные движения телом, чтобы определить направление на источник запаха. Так поступают современные круглоротые. Увеличение расстояния между двумя сенсорными центрами позволяет точнее и быстрее определять направление на источник запахов без особых затрат на движение.

С разделением хеморецепторного поля на два симметричных органа обоняния произошло и другое важное изменение в организации головного мозга — возникли парные полушария (рис. II-24). Можно предположить, что на первом этапе зачаток переднего мозга представлял собой асимметричное утолщение нервной трубки. Затем произошло разделение наружного обонятельного поля и, как следствие, обонятельных нервов (см. рис. II-24, а). Это привело к началу латерального увеличения участков переднего мозга, обрабатывающих обонятельные сигналы. Параллельно развивались и комиссуральные связи между зачатками обонятельных полушарий. Они были необходимы для сравнения обонятельных сигналов от каждой стороны тела (см. рис. II-24, б). Обонятельные полушария распространялись в роstralном направлении и формировали два слепых кармана — латеральные желудочки. Они и у современных позвоночных соединяются между

Рис. II-23. Возможные этапы формирования основных отделов головного мозга позвоночных.

а — наиболее примитивное состояние мозга с тремя сенсорными центрами; *б* — появление переднего мозга как центра для обработки внешних обонятельных сигналов; *в* — утрата связи аденогипофиза с глоточным эпителием, формирование парных полушарий переднего мозга и развитие этмоидной иннервации тройничным нервом.



216

собой и III желудочком только в каудальной зоне переднего мозга. Эта тенденция увеличения размеров обонятельных центров привела в конечном счете к формированию парных полушарий переднего мозга (см. рис. II-24, *в*).

Однако наращивание количества нервных клеток в обонятельных центрах мозга первичноводных позвоночных шло различными путями. Ещё на заре возникновения переднего мозга были реализованы две различные эволюционные стратегии. Одна из них предполагала увеличение размеров переднего мозга путём размножения клеток в прижелудочковом слое с последующей их миграцией в наружные части стенки полушария. При этом типе развития мозга формируются парные полушария с замкнутой внешней стенкой. Такой вариант организации мы чаще всего встречаем у пластиножаберных (см. рис. II-24, *в*). У большинства костистых рыб и деление клеток, и их дифференцировка происходят в непосредственной близости от мозговых желудочков. Следствием такого типа дифференцировки становится выворачивание прижелудочковой поверхности полушарий наружу (см. рис. II-24, *а*). Эверсия полушарий переднего мозга стала тупиковым вариантом в эволюции нервной системы, если, конечно, считать выход на сушу эволюционно прогрессивным событием. У наземных позвоночных нет эвертированного варианта строения переднего мозга, а его обладатели не смогли покинуть водную среду.

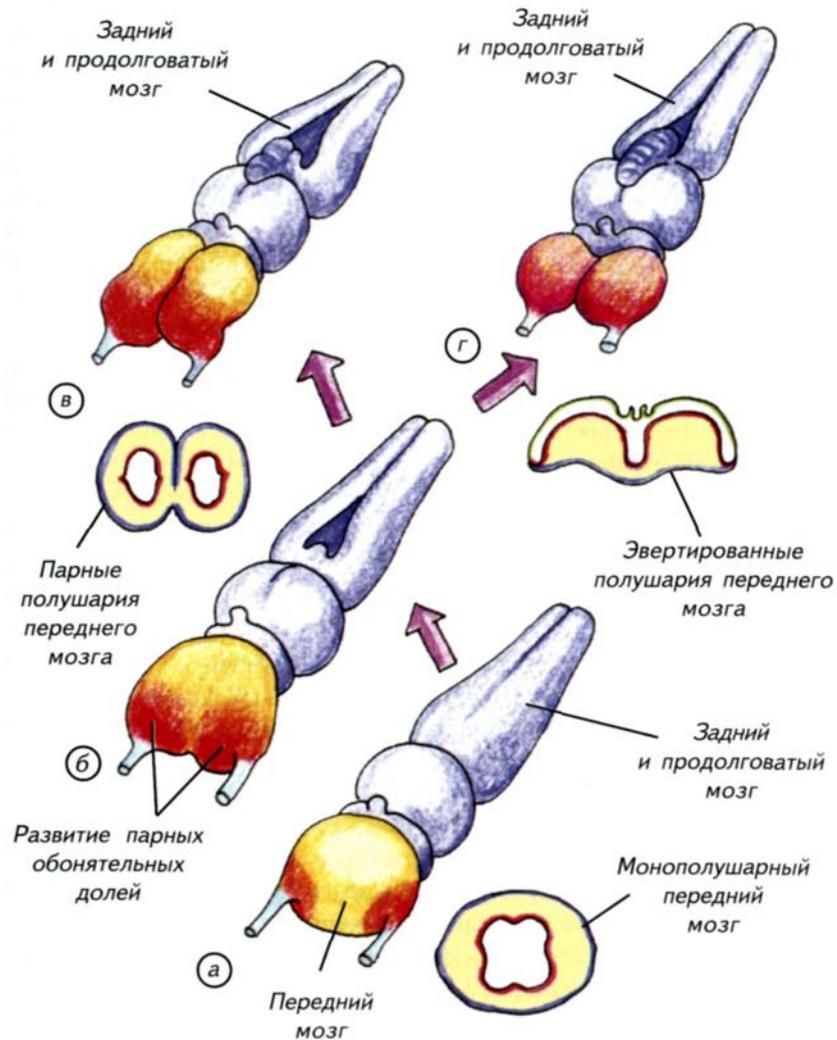
Продолжая реконструировать развитие основных отделов мозга, надо отметить, что с течением времени гипофизарный вкусовой карман утратил своё значение. Его функции стала выполнять часть ротовой полости, которая иннервировалась несколькими ветвями различных жаберных нервов (Mallatt, 1984). Такая множественность иннервации вкусовых клеток сохранилась и у современных позвоночных. Однако рецепторные и секреторные свойства клеток архаичной гипофизарной ямки не исчезли без следа. На её основе сформировался нейрогипофиз, который в сочетании с аденогипофизом стал ключевым органом регуляции желёз внутренней секреции. При переходе к активному плаванию нагрузка на сенсомоторные

отделы возросла, что привело к увеличению размеров задних мозговых отделов, а потом и к образованию IV желудочка. Эти преобразования уже не были революционными, а возникший архетип мозга сохранился у всех современных позвоночных. Вполне понятно, что проведённая реконструкция возможных этапов эволюции первичноводных позвоночных носит гипотетический характер. Однако сравнительно-морфологические и палеонтологические данные косвенно подтверждают эту точку зрения (Stensio, 1963; Schaeffer, 1981).

217

Рис. II-24. Происхождение полушарий переднего мозга позвоночных.

а — наиболее примитивное состояние переднего мозга с парными нервами, но одним полушарием; б — появление парных полушарий в результате роста центров, обслуживающих наружный хеморецептор; в — мозг современного животного и сечение через парные полушария; г — внешний вид и разрез через эвертированные полушария переднего мозга костистых рыб. Стрелками показаны пути эволюционных преобразований мозга.



218

§ 29. Формирование мозга позвоночных

Теперь попробуем предположить те события, которые могли привести к развитию описанной выше конструкции головного мозга древних первичноводных позвоночных. Жизнь в мелководной билатерали должна была иметь существенные преимущества для первых хордовых, в противном случае они бы никогда не появились. По-видимому, там небольшие и мягкотелые предки хордовых обнаружили неограниченное количество пищи, множество убежищ и идеальные условия для размножения. Надо уточнить, что перечисленные условия сохранялись достаточно долго, чтобы смогли сформироваться довольно сомнительные конкуренты беспозвоночных — предки хордовых.

Вполне вероятно, что основная конкуренция в этих неглубоких водоёмах происходила между самими примитивными хордовыми без заметного вмешательства со стороны беспозвоночных. Первые хордовые были явными фильтраторами или собирателями придонных органических осадков. Наиболее эффективные преобразования ротовой полости могли ограничиваться созданием дополнительного ускорения протока воды через ротовую полость и жаберный аппарат. Этого можно было достигнуть как путём развития скелетно-мышечной системы жаберного аппарата, так и при помощи увеличения подвижности вентральной кожной складки (см. рис. II-23, е). Описанные события могли произойти ещё до развития скелетных конструкций в

жаберной системе. Существование подобной дочелюстной системы захвата пищи или прокачивания воды могло стать причиной направленной дифференцировки тройничного, лицевого и подъязычного нервов. Основные эволюционные преобразования в этот период сводились к развитию систем, увеличивающих скорость сбора пищи и минимизирующих затраты на её поиск. Такие проблемы хорошо решаются в билатерали при помощи развития органов вкуса и обоняния. Именно эти события и предполагали формирование обоняния и его аналитического центра — переднего мозга. Параллельно формировался и орган вкуса. Первоначально это могла быть глоточная часть будущего гипофиза, а затем и специализированные ротовые и кожные вкусовые сосочки. С развитием дистантных обонятельных и вкусовых рецепторов возникла необходимость эффективно двигаться по направлению к источникам пищи. Для этого нужен мало-мальски эффективный механизм плавания. Сегментарная туловищная мускулатура беспозвоночных заложила основы для этих движений, но согласованность её сокращений сложилась вторично на базе сенсомоторных центров заднего и продолговатого мозга.

219

Любое активное движение в трёхмерной среде приводит к возникновению мозжечка или его аналога. Вполне возможно, что его зачаток возник сразу по двум причинам. Одна была связана с необходимостью плавания в трёхмерной среде, а другая могла быть вызвана возникновением первых электрорецепторных органов. Мутноватая билатераль вполне располагает к появлению подобных органов чувств, а электрорецепторные органы у беспозвоночных делают такое событие вполне вероятным. Однако описанное хордовое существо не должно было обладать ни одним из перечисленных свойств в совершенстве. Любая самая эффективная, но узкая специализация ведёт в эволюционный тупик. Далёкий предок хордовых не должен был обладать ни развитой защитой, ни сверхчувствительными органами чувств, ни мощной и дифференцированной мускулатурой для активного движения. Все, кто обзавёлся такими прекрасными приспособлениями для выживания, довольно быстро исчезли.

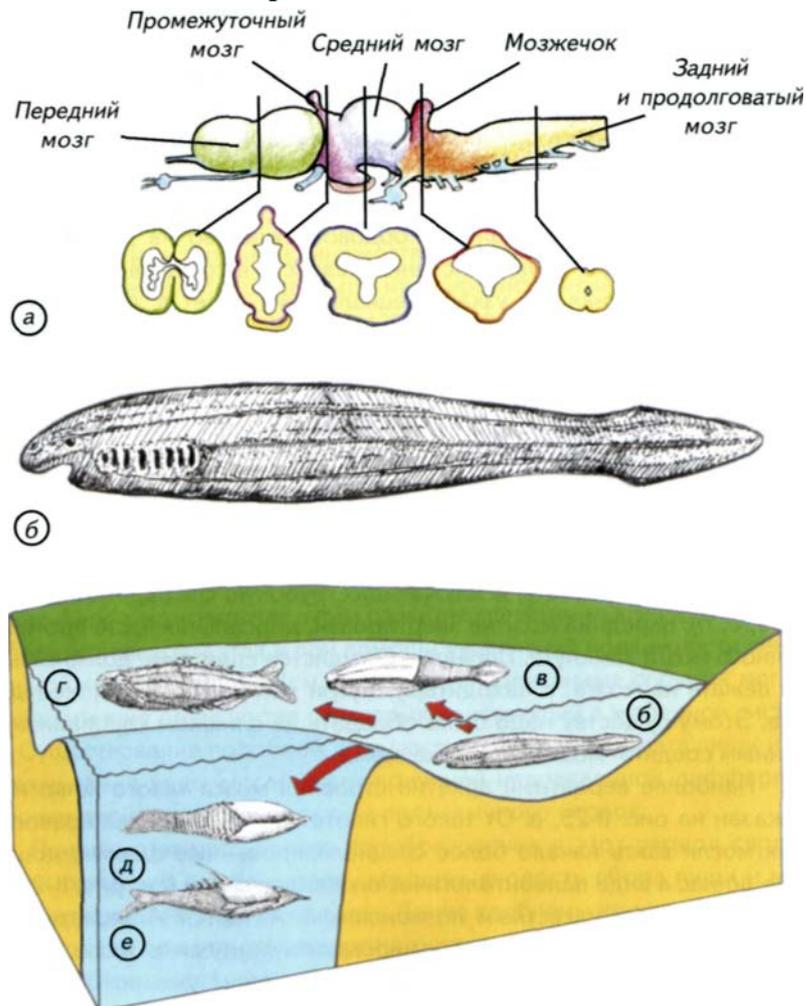
Неспециализированный предок позвоночных должен был быть своеобразным гадким утёнком с минимумом тактических адаптивных приспособлений. При этом его нервная система должна была обладать рядом свойств, исключаящих глубокую специализацию (рис. II-25, а, б): передний мозг не эвертирован, дорсальная часть промежуточного мозга замкнута. Переднее сосудистое сплетение должно было не лежать на мозге, а находиться внутри латеральных и III желудочков. Этому существу надо было обладать не слишком специализированным средним мозгом и мозжечком.

Наиболее вероятный архетип строения мозга такого животного показан на рис. II-25, а. От такого гипотетического предка позвоночных могли взять начало более специализированные формы, дошедшие до нас в виде палеонтологических свидетельств (см. рис. II-25, s). Самым древним известным позвоночным считается *Arandaspis*. Эти бесчелюстные позвоночные сформировались в ордовике около 500 млн лет назад. Однако развитые защитные пластины уже покрывали их голову и часть тела. По-видимому, это уже достаточно специализированные существа, возникшие после широкого распространения менее специализированных позвоночных. Дальнейшая эволюция привела к появлению хорошо защищённых бесчелюстных, которые успешно конкурировали с беспозвоночными в мировом океане.

Птераспидоморфные бесчелюстные были уже хорошо защищены мощными панцирями, которые полностью закрывали значительную часть их небольшого тела (см. рис. II-25, e-e). По сути дела, у бесчелюстных был аналог наружного скелета беспозвоночных, они конкурировали с беспозвоночными там, где трудно было ожидать

220

Рис. II-25. Основной план строения нервной системы и внешний вид возможного предка позвоночных.



*а — общий вид возможной нервной системы предка позвоночных; б — внешний вид гипотетического предка; в — реконструкция *Arandaspis prionotolepis* (по F. Knight); г — анаспид *Birkenia* из силура; д — цитаспид *Anglaspis* из раннего девона; е — птераспид *Pterspis* из раннего девона. Распространение бесчелюстных началось с билатерали, где они возникли. При освоении океана наиболее успешными оказались максимально защищенные формы, которые полностью исчезли.*

221

значительного прогресса. Размеры этих позвоночных были невелики (10-40 см) и сопоставимы с размерами хищных беспозвоночных. Преимущества, даваемые потенциальными возможностями большего размера тела, были ещё не реализованы. Инстинктивный набор поведенческих реакций небольшого мозга древних позвоночных не давал особых адаптивных преимуществ. Более того, защитный панцирь в передней части тела и плохо защищённый хвост существенно проигрывают полному хитинизированному наружному скелету беспозвоночных, поэтому древние бесчелюстные были неважными конкурентами беспозвоночных в водной среде. Они могли хорошо конкурировать с ними только в довольно специфической среде. Такой средой могли стать мелководные и богатые пищей прибрежные районы океана. Если плавающий в такой среде предок позвоночных был достаточно подвижен, то он мог конкурировать с менее быстрыми беспозвоночными.

При благоприятных обстоятельствах размер позвоночных мог начать увеличиваться. Впервые были реализованы те возможности увеличения размеров тела, которые даёт позвоночным внутренний скелет. Позвоночное животное могло стать таким большим, что поглощало беспозвоночное любого размера. Последствия таких эволюционных успехов легко представить. Открылась почти неограниченная пищевая база для эволюционно молодой группы. Это автоматически привело к появлению множества морфологических модификаций общего плана древних позвоночных. Однако, судя по общему плану строения, это произошло уже после появления основных отделов головного и спинного мозга.

Не исключено, что из этой мелководной билатерали одни хордовые ушли в более глубоководные части океана, а другие стали приспособливаться к жизни на границе сред (см. рис. II-25, б-е). Вполне возможно, что именно из этой группы могли появиться предки наземных позвоночных. Это отчасти объясняет отсутствие однозначных палеонтологических свидетельств существования переходных форм. На этот же вывод указывают глубокие различия в морфологии современных первичноводных позвоночных и амфибий.

222

Происхождение мозга наземных позвоночных

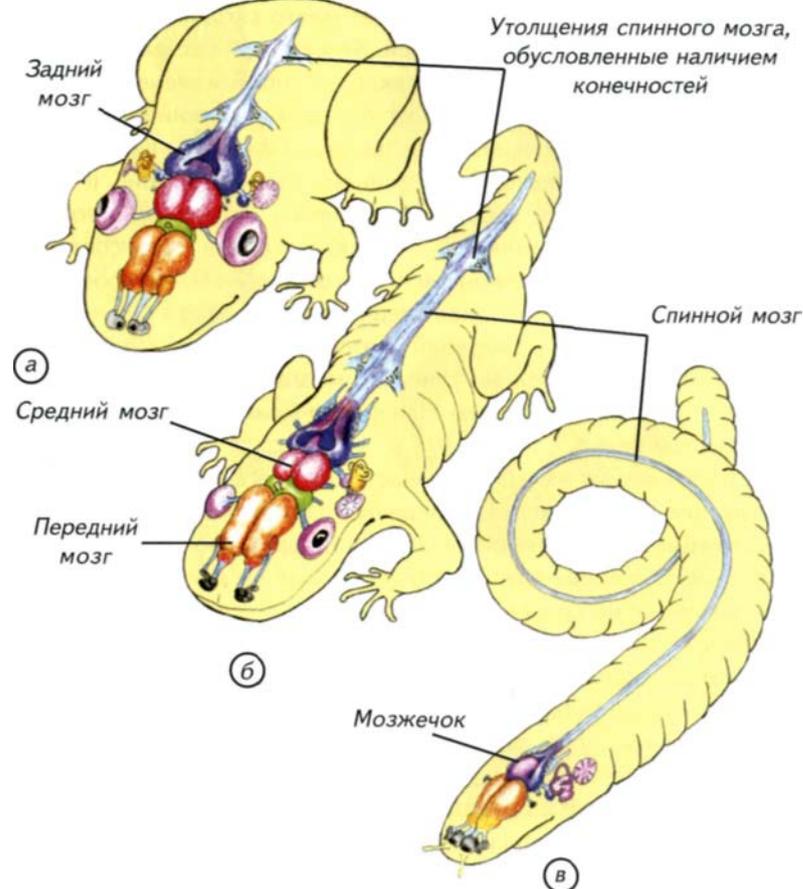
Появление наземных позвоночных стало одним из самых занимательных сюжетов в эволюции. Конечно, трудно ожидать, что сравнительный анализ мозга современных амфибий и первичноводных позвоночных даст ответы на все интригующие вопросы этой обширной проблемы. Однако некоторые спорные аспекты происхождения наземных тетрапод можно рассмотреть с неврологических позиций. Этот подход может привести к формально непротиворечивым реконструкциям происхождения нервной системы первых наземных позвоночных. Основное внимание придётся уделить особенностям строения мозга современных амфибий, поскольку палеонтологические данные в отношении их нервной системы крайне скудны и ненадёжны.

К современным амфибиям относят три относительно самостоятельные группы с довольно туманным прошлым; это хвостатые амфибии (саламандры и тритоны — *Urodela*), бесхвостые амфибии (лягушки и жабы — *Anura*) и безногие амфибии — червяги (червеобразные земноводные — *Apoda*) (рис. II-26). Хвостатые и бесхвостые амфибии внешне отличаются от рыб тем, что имеют рычажные конечности вместо парных плавников (см. рис. II-26). В личиночном состоянии почти все амфибии дышат жабрами, которые у ряда видов сохраняются в течение всей жизни. У взрослых животных обычно имеются лёгкие. Личинки амфибий развиваются в водной среде и обладают хрящевым скелетом, тогда как большинство взрослых животных обитает на земле и имеет скелет из костной ткани.

Переход от личиночной стадии к взрослому животному часто связан с выходом на сушу, что приводит к значительным изменениям скелета и внутренних органов. У лягушек исчезает хвост, развиваются лёгкие вместо жабр и формируются конечности. Этот процесс носит название метаморфоза. Некоторые земноводные становятся половозрелыми на личиночной стадии. Это явление лучше всего известно для аксолотля и носит название неотении. У современных земноводных гладкая кожа, которая легко пересыхает. Амфибии размножаются преимущественно в воде и не имеют тазовых почек, поэтому нуждаются во влажной среде и в большинстве обитают поблизости от водоёмов. Несколько обособленное положение занимают червяги, которые обитают в почве или в водной среде. Они передвигаются в почве при помощи червеобразных движений и отличаются от других амфибий полным отсутствием конечностей и хвоста. Обитая в почве, они практически лишились зрения, хотя и обладают рудиментарными глазами (см. рис. II-26; рис. II-27-II-29). Среда их обитания наложила глубокий отпечаток на строение органов чувств и головной мозг.

Рис. II-26. Общий план строения нервной системы амфибий, вписанный в контур тела представителя каждого из отрядов.

а — нервная система бесхвостых амфибий (Anura); б — нервная система хвостатых амфибий (Urodela); в — нервная система безногих амфибий (Apoela). Передний мозг и мозжечок более всего развиты у безногих амфибий в связи с почвенным образом жизни. Средний мозг наиболее совершенен у бесхвостых амфибий, а водные хвостатые амфибии сохранили признаки иннервации большинства органов боковой линии рыб. У многих безногих амфибий отсутствуют утолщения спинного мозга, маркирующие конечности, что свидетельствует об их отсутствии у предковых форм.



224

§ 30. Особенности строения нервной системы амфибий

Нервная система амфибий имеет много сходных черт с рыбами, но обладает и рядом особенностей. Хвостатые и бесхвостые амфибии приобрели конечности, что повлекло за собой изменение организации спинного мозга. Спинальный мозг лягушки короткий и оканчивается тонкой конечной ниточкой. В соответствии с числом позвонков у лягушки существует только 10 пар спинных нервов (см. рис. II-27); 2-я и 3-я пары сливаются и образуют плечевое сплетение, проводящее нервы в передние конечности, 7-я, 8-я, 9-я и 10-я пары соединяются для образования крестцово-поясничного сплетения, которое иннервирует задние конечности. Такая специализация нервов спинного мозга впервые встречается у амфибий и отсутствует у рыб. Есть ещё одно важное отличие в строении спинного мозга. У лягушки первый спинной нерв выполняет функцию XII черепно-мозгового нерва и иннервирует мышцы языка.

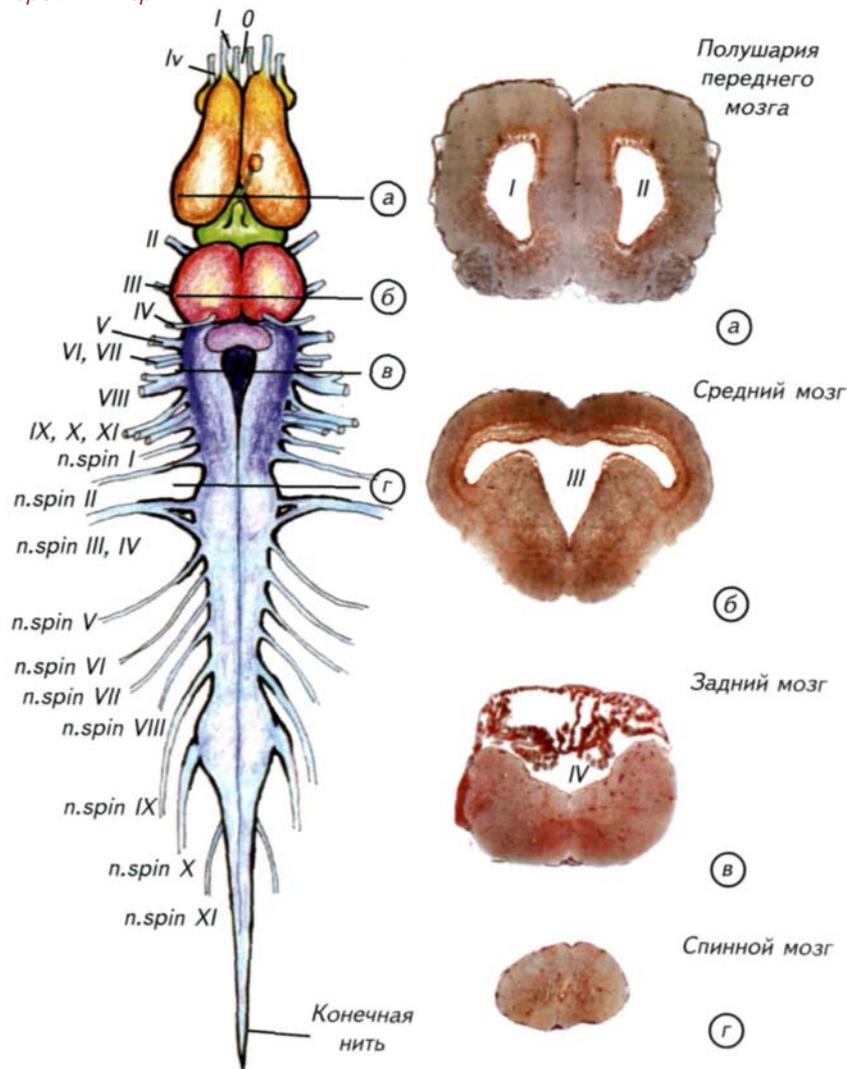
Головной мозг лягушки отличается от мозга рыб очень небольшим мозжечком, более крупным передним мозгом и хорошо заметным промежуточным мозгом (см. рис. II-26-II-28). Парные полушария переднего мозга имеют спереди крупные обонятельные луковицы, которые у бесхвостых амфибий срастаются между собой по средней линии. Промежуточный мозг расположен сразу за полушариями и имеет два дорсальных выроста, соответствующих эпифизу и парафизе. Нижний мозговой придаток промежуточного мозга — гипофиз — хорошо развит. Средний мозг амфибий представляет собой наиболее крупный отдел головного мозга. У большинства амфибий он формирует парные полусферы, в которые приходят зрительные тракты, продолжение зрительных нервов. Позади среднего мозга расположен очень маленький мозжечок. Он представляет собой небольшое дорсальное утолщение передней стенки IV желудочка. Полость IV желудочка открыта. Все черепно-мозговые нервы хорошо заметны, но XII пара отходит от центральной нервной системы вне мозгового черепа и поэтому часто ошибочно рассматривается как спинномозговой нерв. Добавочному (XI) нерву соответствует одна из ветвей блуждающего нерва (X). Блуждающий нерв иннервирует внутренние органы и гортань (производное жаберного аппарата рыб). У амфибий парасимпатические ветви блуждающего нерва начинают иннервировать лёгкие. Языкоглоточный нерв (IX) иннервирует полость рта, глотку и язык. Он

редко выходит из черепа отдельно, чаще сливаясь с блуждающим нервом. У бесхвостых амфибий тройничный нерв (V) может сливаться после выхода из мозга с лицевым и слуховым нервами (VI-VIII). Зрительный нерв (II) образует на

225

Рис. II-27. Головной и спинной мозг бесхвостой амфибии, основные нервы и микрофотографии гистологических срезов.

Слева — общий вид головного и спинного мозга амфибии на примере лягушки; а-г — гистологические срезы, соответствующие сечениям, указанным на левом рисунке. На срезах римскими цифрами обозначены мозговые желудочки, а на схеме головного и спинного мозга — черепно-мозговые нервы. Спинномозговые нервы — n.spin I-XI.



226

нижней стороне мозга срастание, напоминающее букву X, со сложным перекрёстом волокон, а у рыб это простое перекрещивание нервов. Обонятельный нерв (I) состоит из двух пучков волокон, которые у безногих амфибий разделяются и входят в мозг по отдельности. Один из них идёт от воздушного обонятельного мешка, а второй — от хеморецепторов якобсонова органа, который впервые появляется у амфибий и выполняет функции дополнительного органа обоняния (Panchen, 1967; Nilsson, 1983; Halpern, 1987).

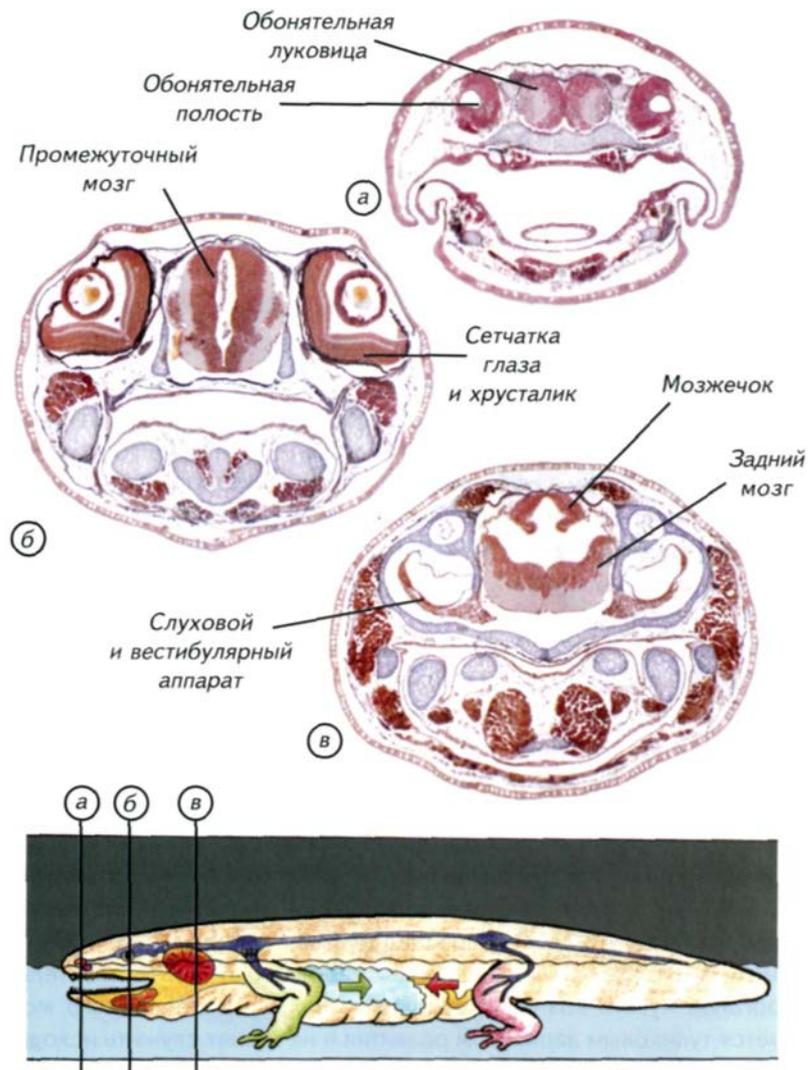
Основные органы чувств амфибий изменены в соответствии с приспособлением к жизни в новой среде. У личинок и постоянно живущих в воде видов имеется сложная боковая линия. Она состоит из нескольких рядов чувствительных лукович, которые позволяют воспринимать колебания воды. У наземных видов эти органы заменены специализированными осязательными пятнами. Органами вкуса являются луковичеобразные тельца, разбросанные в слизистой оболочке нёба и языка. Носовые мешки, имеющие две связанные камеры, способны к хеморецепции как воздуха, так и воды благодаря расположенным в них рецепторным клеткам. Они открываются ноздрей наружу и специальным отверстием — хоаной в ротовую полость. Так как вдыхание и выдыхание воздуха происходят обычно через ноздри, носовая полость амфибий не только является обонятельным органом, но и входит в состав дыхательных путей.

Глаза амфибий позволяют различать цвета предметов и движущиеся объекты. Земноводные обладают хорошим зрением. Хрусталик их глаза более выпукл, чем спереди, и в обычном состоянии установлен для зрения вдаль. Аккомодация глаза достигается сокращением лежащей вокруг хрусталика мышцы, перемещающей его по направлению к роговице. У безногих амфибий в связи с преимущественным

обитанием в почве глаза невелики или рудиментарны и спрятаны под кожей (см. рис. II-29, *д*). Орган слуха включает среднее ухо, которое впервые встречается у амфибий. Снаружи оно ограничено барабанной перепонкой, за которой лежит большое пространство — барабанная полость, соединённая с ротовой полостью короткой евстахиевой трубой. В барабанной полости расположено стремя, передающее колебания барабанной перепонки на специальное окно внутреннего уха. Колебания воздуха вызывают движение барабанной перепонки, которое передаётся посредством стремени к эластичному окну внутреннего уха с механочувствительными клетками. Соединение евстахиевой трубы с ротовой полостью позволяет выравнивать давление воздуха в барабанной полости с атмосферным. Понятно, что такой орган слуха не отличается

227

Рис. II-28. Гистологические срезы через голову кавказской саламандры (*Mertensiella caucasica*, *Urodela*).



Срезы соответствуют положению сечений на схеме (а-в). В связи с жизнью в лабиринтах сформировалась слуховая система, первоначально воспринимающая колебания воды, а затем и воздуха. Водно-воздушное обоняние также сформировалось на границе сред. Форма и положение конечностей оптимально соответствуют движениям вперёд и назад в узких лабиринтах, что предопределило форму и положение коленных суставов.

228

высокой чувствительностью и не позволяет воспринимать высокие звуки. Тем не менее способность воспринимать колебания воздуха, а не воды впервые возникла у амфибий.

Адаптация амфибий к наземному существованию повлекла за собой изменение поведения этих животных. Амфибии больше, чем рыбы, способны к индивидуальному поведению, которое координируется центральной нервной системой. Они проявляют различные формы заботы о потомстве и способности к обучению. Земноводные могут проходить простые лабиринты. В этом отношении жабы несколько превосходят лягушек, а тритоны и саламандры с такой задачей не справляются.

§31. Проблемы выхода амфибий на сушу

Переход к наземному образу жизни повлёк за собой изменение организации центральной нервной системы и поведения земноводных. Даже у наиболее высокоорганизованных амфибий преобладают инстинктивные формы поведения. Оно основано на врождённых стереотипах, которые могут быть незначительно изменены в результате индивидуального развития конкретного животного. Это принципиальный шаг в эволюции нервной системы, поскольку способность к обучению и индивидуальному изменению поведения является мерой интеллектуальных способностей животных и человека.

Выход на сушу остаётся одним из самых значимых событий в истории позвоночных. В результате многочисленных исследований этого вопроса сложилась более или менее общепринятая схема, объясняющая пути происхождения наземных позвоночных от архаичных мясисто-лопастных (*Sarcopterygii*) (Milner, 1988; Lombard, Sumida, 1992). Надо отметить, что современная латимерия плохо подходит для реконструкции строения мозга наземных позвоночных. Её передний мозг эвертирован, а другие отделы центральной нервной системы несут на себе следы необратимой специализации (Millot, Anthony, 1966). Вполне возможно, что адаптивная специализация мозгового представительства органов чувств возникла вторично, но эверсия переднего мозга остаётся тупиковым вариантом развития и не может служить исходной конструкцией для мозга амфибий.

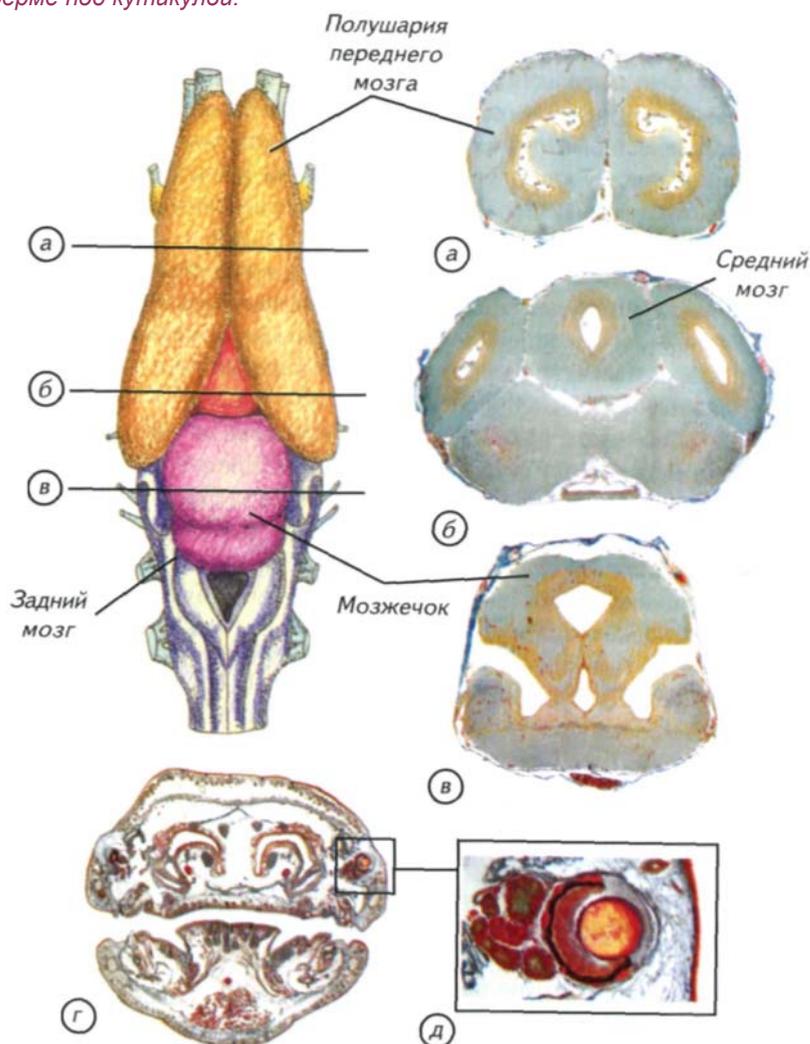
Следует рассмотреть основные предположения о происхождении наземных позвоночных, которые остаются неизменными на протяжении последнего столетия. Их можно сформулировать в виде набора морфологических аксиом, используемых для эволюционных построений. Первая аксиома гласит, что у рыбообразных предков амфибий были лёгкие, которые возникли и сформировались ещё в воде. Они представляли собой довольно развитый орган, позволявший дышать

229

Рис. П-29. Внешний вид и гистологические срезы через основные структуры мозга червяги (*Chtonerpeton viviparum*).

Буквы сечений мозга соответствуют срезам.

а — полушария переднего мозга; *б* — средний, задний и передний мозг; *в* — мозжечок и задний мозг; *г*, *д* — срез через носовые раковины и глаз червяги. На увеличенной части среза виден рудиментарный глаз, расположенный в дерме под кутикулой.



атмосферным воздухом. По мнению большинства авторов, лёгкие возникли как адаптация к жизни в бедных кислородом и пересыхающих водоёмах. Они развивались параллельно с жаберным аппаратом и постепенно брали на себя основные функции дыхания.

Вторая аксиома говорит о том, что мясистые плавники также сформировались у кистепёрых предков амфибий в воде. Они только несколько усовершенствовались при выходе на сушу и во время ползания от одного водоёма к другому.

Третья аксиома заключается в том, что сенсорные системы, водный баланс и мозг адаптировались к наземному существованию весьма постепенно и одновременно. Основным аргументом в пользу такой точки зрения является длительность этих событий и постепенность преобразований органов и систем.

Таким образом, реконструированные события выхода позвоночных на сушу выглядят следующим образом. Довольно крупные, длиной около 1 м, кистепёрые рыбы обитали в хорошо прогреваемых мелких водоёмах. У них возникли лёгкие, которые позволяли дышать атмосферным воздухом, и мясистые плавники, которые выполняли функции конечностей. К моменту пересыхания мелких водоёмов уже все основные адаптивные изменения в организме рыб произошли, что и позволило им выйти на сушу.

Появление предков наземных тетрапод в прибрежной зоне — один из наиболее проблематичных вопросов филогении позвоночных. Крупным рыбам трудно найти пищу на мелководье, куда их необходимо поместить для выработки адаптивных приспособлений к наземному образу жизни. По поводу доступной пищи в прибрежных районах девона единого мнения нет. С одной стороны, предполагают, что животной пищи на земле было мало для предков амфибий, поскольку насекомые широко распространились только в позднем карбоне. С другой стороны, по мнению некоторых авторов (Panchen, 1977), в то время уже имелось несколько групп беспозвоночных, которые могли обеспечить полноценное питание мясистопастных. Однако большинство авторов склоняются к тому, что предки амфибий питались преимущественно рыбой в воде (Кэрролл, 1992). Чтобы избежать очевидных противоречий, обычно допускают разнообразные «счастливые случайности». Например, выбрасывание рыбы на берега водоёмов, которое должно сопровождаться массовым выбеганием за ней предков наземных позвоночных из воды. По неясным причинам пища «выбрасывается», а её потребители остаются в тех же мелких водоёмах в безопасности. Казалось бы, наоборот, оказавшись в мелкой воде с недостатком пищи и малым количеством растворённого кислорода, животное начинает

231

подвергаться дополнительной опасности, поскольку лишается свободы передвижения и понижает свой метаболизм. Действительно, если в открытой воде животное может свободно двигаться в любом из трёх измерений, то на мелководье его подвижность резко ограничена. Иначе говоря, пока не установлена явная причина концентрации предков наземных позвоночных на мелководье.

Таких причин может быть несколько. С одной стороны, наиболее важный фактор — пища. Если её много, то миграция хищников обеспечена. С другой стороны, среда обитания пищи должна быть сразу доступна хищникам, иначе никакая адаптация в несколько миллионов лет им не поможет. Хищники могут только следовать за миграцией пищи, а не адаптироваться к условиям, о которых они ещё «не знают», будет там пища или нет. Кроме того, сами хищники должны быть хорошо защищены. В противном случае их движение за пищей не приведёт к отдалённым филогенетическим результатам. На мелководье эти условия соблюсти невозможно, что ставит под сомнение модель «прибрежного» происхождения наземных позвоночных.

Другая проблема общепринятой модели происхождения амфибий связана с адаптацией органов дыхания мясистопастных к условиям наземного существования. Если предковые формы наземных позвоночных все же стали по загадочным причинам жить на мелководье, то стимуляция формирования лёгких объясняется невысокой концентрацией кислорода в прогреваемой воде. Этот тезис вызывает сомнения, поскольку количество кислорода, растворённого в морской воде, при повышении температуры уменьшается незначительно. При 15°C в морской воде содержится 5,79 мл/л кислорода, а при 30°C — 4,46 мл/л. Сомнительно, что температура в прибрежных водах различалась в 2 раза, как в этом примере. Скорее всего перепад температур составлял 30-35%, а это практически не сказывается на концентрации кислорода, растворённого в воде. В связи с этим нужно искать более веский повод для возникновения лёгочного дыхания.

Все гипотезы происхождения наземных позвоночных предполагают опреснение водоёмов, в которых вырабатывались адаптации к наземному существованию, что значительно усугубляет ситуацию. В пресной воде растворено больше кислорода, чем в солёной. При температуре 30°C в пресной воде растворено 5,57 мл/л кислорода, практически столько же сколько в морской воде при 15°C. Следовательно, при переходе в опреснённые и хорошо прогреваемые водоёмы предки наземных позвоночных не почувствовали бы разницы в концентрации растворённого кислорода. Скорее наоборот, на мелководье происходит постоянная аэрация воды, что увеличивает растворимость кислорода по сравнению с показателями для равновесного состояния воды и

232

воздуха. По-видимому, при выходе на опреснённое мелководье предки наземных позвоночных должны были оказаться в среде, более насыщенной кислородом, чем на глубине. Таким образом, ни одна из основных гипотез возникновения лёгких объективно не обоснована.

Предположения о пересыхании водоёмов были бы довольно убедительны, если бы в эволюции не появились животные с нелёгочными типами дыхания. Такие специализированные виды, как *Ciarias*, *Plecostomus*, *Hoplosternum*, *Amia calva*, *Lepidosiren*, используют для дыхания оперкулярные и ротовые полости, желудок, кишечник, плавательный пузырь или лёгкие. Вторая дыхательная система встречается у многих современных сомовых, двоякодышащих и кистепёрых рыб. У двух последних групп они одновременно являются плавательным пузырём и зоной дополнительного газообмена. Не вызывает сомнений, что аналогичные лёгкие могли возникнуть у предковых форм наземных позвоночных (Piiper, Scheid, 1977). При этом никакой

связи между лёгкими, возникновением конечностей и выходом на сушу у перечисленных современных видов не предполагается. Попытки поиска причин развития лёгких при недостатке содержания кислорода в воде или при гниении в ней растительных или животных остатков не выдерживает критики. Недостаток кислорода у современных рыб обычно компенсируется увеличением площади поверхности жабр, а не появлением лёгких. Существует предположение о том, что причиной замены жабр лёгкими стала токсичность прибрежных вод. Допущение о плавном повышении токсичности среды обитания на протяжении миллионов лет весьма сомнительно. Следовательно, причины и механизмы возникновения лёгких остаются спорными.

§ 32. Появление конечностей

На первый взгляд происхождение конечностей наземных позвоночных не вызывает каких-либо логических проблем. Их появление вторично по отношению к миграции предков наземных позвоночных на мелководье и формированию эффективного воздушного дыхания. Вывод основывается на том, что у большинства рыб с воздушным дыханием конечностей нет или они используются частично. По-видимому, использование плавников в качестве конечностей началось только тогда, когда изгибание тела в горизонтальной плоскости оказалось недостаточно эффективным для движения. Представить себе такую ситуацию довольно трудно. Ископаемые *Sarcopterygii* (мясистолапастные) обладали относительно развитой мускулатурой плавников, которая позволяла передвигаться по дну или отталкиваться от субстрата. Однако это не основной, а только вспомогательный способ движения. Учитывая массу тела и размеры плавников рипидистий, можно сказать, что их применение для

233

активного передвижения сопряжено с большими трудностями. Даже если допустить, что они были точкой опоры для более эффективного изгибания и переноса веса тела, причина их трансформации в активную конечность всё равно остаётся неясной.

Возникает парадоксальная ситуация. Зачатки конечностей могли возникнуть только в контакте с дном мелководных водоёмов, где они оставались совершенно неэффективными неопределимое время. В водной среде конечности намного менее функциональны, чем плавники и туловищная мускулатура. Очевидно, что требовались своеобразные условия, в которых функционирование явно более мощной и совершенной туловищной мускулатуры стало бы менее эффективным, чем использование конечностей. В такой ситуации можно было бы ожидать, что конечности начнут быстро прогрессировать и увеличиваться, а туловищная и хвостовая мускулатура — редуцироваться. Этим условиям явно не удовлетворяет «прибрежно-мелководная» модель происхождения наземных позвоночных, где большинство двоякодышащих успешно передвигается при помощи змеевидных изгибов тела.

Палеонтологические свидетельства тоже предоставляют более чем скромную информацию на эту тему. У хорошо известных позднедевонских лабиринтодонт (*Ichthyostega*) известны уже вполне полноценные конечности и предкрышечная кость, которая могла закрывать рудиментарные жаберы. Это существо было явным хищником с развитым челюстным аппаратом и крупными зубами. Остаются открытыми вопросы о том, для чего ихтиостегам понадобились конечности и на кого они могли охотиться в конце девона. Если они охотились в воде на рыб, что наиболее вероятно, то конечности им только мешали. Вне водоёмов доступной для столь несовершенных тетрапод пищи было немного. Наземные беспозвоночные были не самыми медлительными и пассивными. Биологические причины возникновения конечностей и выход на сушу хищных ихтиостег непонятны, тем более что ясных палеонтологических свидетельств о существовании промежуточных филогенетических звеньев между рипидистиями и амфибиями пока не обнаружено.

Отдельное внимание следует уделить преобразованиям органов чувств при выходе позвоночных на сушу. По мнению многих авторов, у примитивных тетрапод был хорошо развит орган обоняния (рис. II-30). Это вступает в противоречие с предположением о существовании переходных форм в мелких водоёмах, перенасыщенных разлагающимися остатками растений и животных. Довольно трудно представить себе биологический смысл развития обонятельной системы позвоночных в зловонных девонских лужах. Развитие системы воздушного обоняния в

234

таких условиях лишено всякого смысла. Возможны два решения этой проблемы: или обоняние не развивалось, или разлагающихся остатков было не настолько много, насколько нужно для стимуляции развития лёгочного дыхания. Развитие обонятельной системы у примитивных рипидистий и примитивных амфибий не вызывает сомнений, поэтому приходится отказываться от идеи возникновения лёгких в «зловонных, лишённых кислорода и пересыхающих водоёмах».

Ещё более парадоксальная ситуация возникает при анализе слуховой системы рипидистий. По общему мнению, лабиринт у этих животных развит намного лучше, чем у их потомков. Полукружных каналов три и они очень крупные. У примитивных амфибий это также хорошо развитый орган. Он включает в себя три органа чувств: слуховой аппарат (или его кожный аналог — боковая линия), рецептор линейного ускорения (гравитационный рецептор) и рецептор углового ускорения (и торможения). Вполне справедлив вопрос о том, зачем такая совершенная система управления движением, если животное ползает в мелком водоёме или грязи миллионы лет. Если бы это было действительно так, то один из полукружных каналов редуцировался, как и у круглоротых. Поскольку этого не произошло, можно с уверенностью сказать, что обладатели такого развитого рецептора ускорения существовали в трёхмерной среде, а не барахтались в пересыхающих лужах.

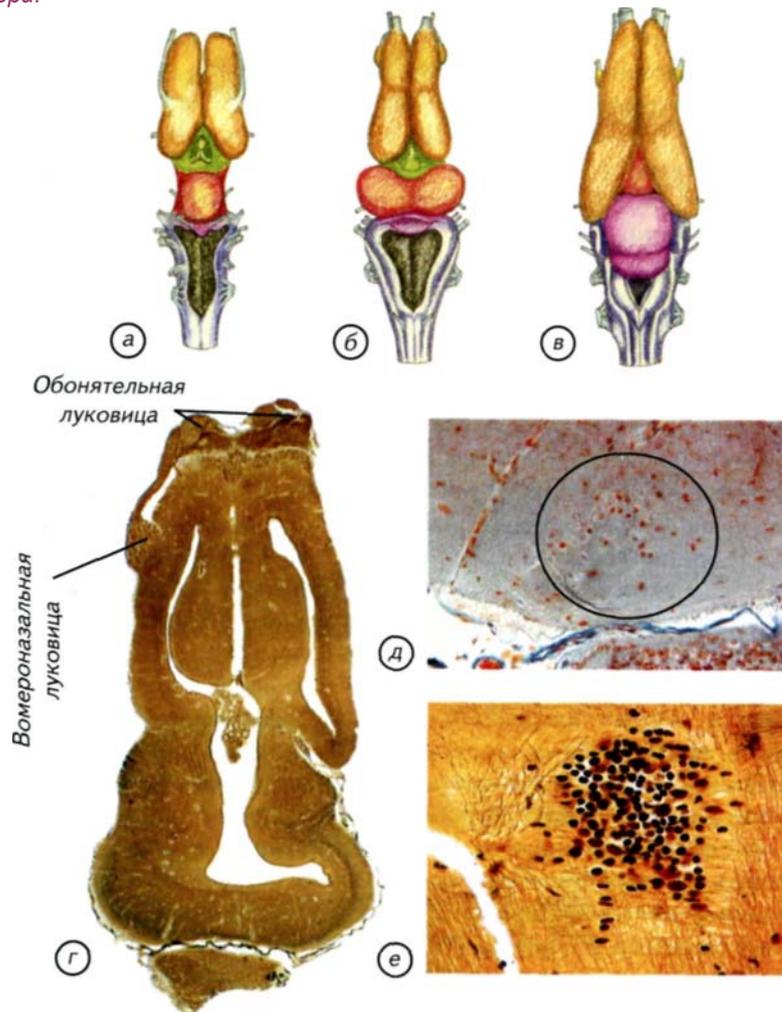
С этим выводом согласуются особенности строения специфической сенсорной системы, характерной для всех саркоптеригий. Рецепторы этой системы были расположены в поверхностных слоях покровного скелета. Под эмалеподобной поверхностью у древних рипидистий и двояко-дышащих располагается своеобразный дентин с системой поровых каналов и тонкими сенсорными порами. Найденные у рипидистий образования сходны по строению с ампулами Лоренцини и электрорецепторами современных хрящевых и костистых рыб (Thomson, 1975; Vorobyeva, 1980). Эти органы необходимы для ориентации в темноте, где другие дистантные

рецепторы малоэффективны. Акулы и костистые рыбы используют этот рецепторный орган на больших глубинах или в толще мутной воды. Учитывая совершенство морфологического строения ампулярного аппарата рипидистий, кажется вполне логичным, что порог их чувствительности был близок к порогу чувствительности отдельного рецептора в ампуле Лоренцини современных акул. Если даже его чувствительность была в несколько десятков раз ниже, это всё равно был очень совершенный орган, который позволял ориентироваться и искать добычу по искажениям электрического поля. Следовательно, саркоптеригий сформировали специализированную систему рецепции, для которой нужен довольно большой объём воды. В неглубоких и пересыхающих

235

Рис. II-30. Головной мозг амфибий и гистологические срезы через головной мозг и ретикулярные ядра среднего мозга.

а — мозг *Urodela*; б — мозг *Anura*; в — мозг *Apođa*; г — горизонтальный срез через головной мозг шпорцевой лягушки (*X. laevis*) на уровне обонятельной и вомероназальной луковиц; д, е — ретикулярные ядра у лягушки (*R. temporaria*) и когтистого тритона (*O. fisheri*); з, е — импрегнация нитратом серебра, д — окраска по Маллори.



236

водоёмах такой дистантный анализатор практически бесполезен. По сути дела создаётся взаимоисключающая ситуация: наиболее совершенный рецептор возник и усовершенствовался в условиях, где его невозможно использовать. По-видимому, этот орган сформировался и использовался *Crossopterygii* в более подходящих условиях, чем пересыхающие водоёмы.

Довольно своеобразно выглядит организация зрительной системы саркоптеригий. У них обнаружены небольшие глазницы, которые свидетельствуют о незначительном развитии зрительной системы (рис II-31). Это странная ситуация, поскольку в «мелководных и пересыхающих» водоёмах зрение должно играть доминирующую роль. Однако вопреки всем ожиданиям развитая зрительная система у рипидистий не встречается. Среди разлагающихся органических остатков абсолютно «ненужная» обонятельная система быстро эволюционирует и дифференцируется в две системы с самостоятельной иннервацией и соответствующими центрами в головном мозге. Возникли две системы водно-воздушного обоняния. У амфибий наряду с основным обоняния появилась добавочная — вомероназальная (якобсонова) система дистантной хеморецепции. Таким образом, обоняние интенсивно эволюционировало, приспособившись к воздушной среде, а зрительная система изменялась незначительно. Попробуем представить себе загадочного предка наземных позвоночных в широко признанной среде

обитания. Неглубокий, прогретый и периодически пересыхающий водоём так заполнен разлагающимися органическими остатками, что у рипидистий возникли лёгкие для воздушного дыхания. В этом водоёме при недостатке пищи находится слабовидящее животное, лишённое возможности использовать развитое обоняние, и практически глухое. Эту безрадостную картину дополняет ненужный в мелких водоёмах, но хорошо развитый рецептор ускорения и такой же ничённый, но совершенный дистантный электрорецептор. Животное обладает всем, что ему совершенно не нужно, и не имеет того, что ему просто необходимо. Все перечисленные противоречия приносятся в жертву одной идее — мелководной промежуточной среде обитания, которая считается «естественным» этапом между водной средой и сушей.

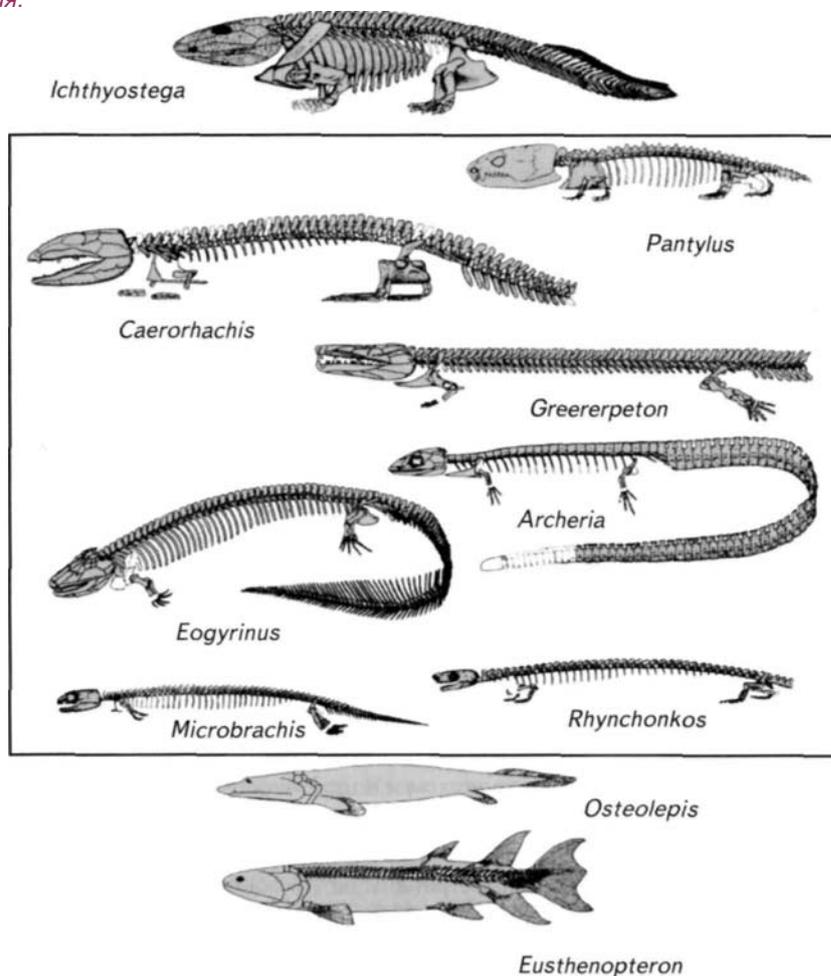
Таким образом, перечисленные особенности строения *Crossopterygii* ставят под сомнение гипотезу «прибрежно-мелководного» происхождения наземных позвоночных. Вероятность «счастливой случайности», позволившей преодолеть эти проблемы, крайне мала.

Следовательно, если мы хотим ясно представить события, приведшие к появлению тетрапод, необходимо ответить на ряд простых

237

Рис. II-31. Контуры тел и скелеты различных видов вымерших амфибий и кистепёрых рыб (по данным разных авторов).

Большинство амфибий отличаются удлинённым телом и короткими конечностями. Этот вариант организации идеально подходит для передвижения в относительно узких пещерах и лабиринтах, где небольшие и прижатые к телу конечности дают максимальный моторный эффект при минимальных затратах. Выделенные рамкой вымершие представители амфибий демонстрируют лабиринтный вариант строения.



238

вопросов. Почему предки позвоночных стали жить у побережья? Отчего возникла необходимость в воздушном дыхании? Почему слаборазвитые конечности оказались более эффективными, чем работа совершенной туловищной мускулатуры? Почему у примитивных четвероногих хорошо развиты обоняние, системы контроля движения и плохо развито зрение?

Ответы на эти вопросы легко получить, если перечислить биологические условия, для которых известная организация органов чувств и мускулатуры *Crossopterygii* и дошедших до нас останков древних амфибий (см. рис. II-30; II-31) была бы оптимальной. Водное, как и воздушное, обоняние имеет биологический смысл, если оно пригодно для поиска пищи, ориентации и размножения. Нам известно, что у амфибий впервые сформировалась добавочная обонятельная система — яacobсонов орган. В результате амфибиям стала доступна для химического анализа как воздушная, так и водная среда. Столь глубокие изменения органов

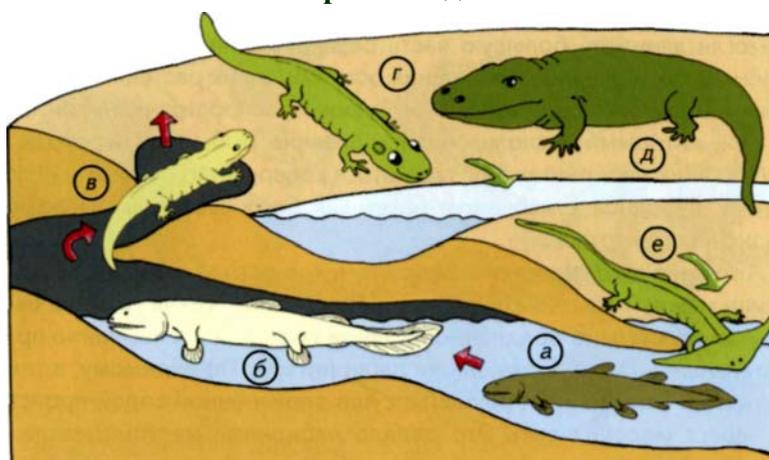
обоняния, а не зрения, говорят о том, что зрительный анализатор был явно менее эффективным в тот период, хотя, казалось бы, в пересыхающих прибрежных водоёмах должно было бы преобладать зрение. Следовательно, выход на сушу осуществлялся не через мелководные водоёмы, а в какой-то другой переходной среде.

§ 33. Выход амфибий на сушу

Наиболее вероятным биотопом перехода из воды на сушу для кистепёрых были прибрежные водно-воздушные лабиринты (рис. II-32; II-33). В них находились как морская, так и стекающая с берега пресная вода, полузаполненные воздухом и водой многочисленные камеры и связанные между собой полости. Это могло быть размытое устье реки или набор каверн, возникших по геологическим причинам. Подобные каверны широко распространены на Тихоокеанском побережье Южной Америки, на восточном побережье Африки и в Индокитае. Подходящей переходной средой для выхода на сушу являются почвенные каверны на границе мангровых зарослей или пещеристые берега заболоченных районов современного Цейлона. Ещё одной причиной появления многочисленных районов с полуводными лабиринтами могли стать растения. В период появления наземных позвоночных у большей части растений были полые стволы. Собственно говоря, почти во всех растениях этого позднего периода были полости различных размеров. Растения с полостями внутри погибали, но не разрушались, что позднее создало каменноугольные залежи и даёт представление о масштабах процесса. Толщина каменноугольных пластов в настоящее время достигает десятков метров, они распространены на огромных

239

Рис. II-32. Основные этапы происхождения наземных позвоночных.



Происхождение наземных было обусловлено существованием заполненных водой подземных лабиринтов, которые были заселены кистепёрыми рыбами (а, б). В среде с высокой влажностью они могли находиться неопределённо долго без опасности высыхания. В таких условиях у предков амфибий было достаточно времени для морфофункционального становления организма, адаптированного к наземному существованию. При этом преобладали эволюционные преобразования нервной системы, которая должна была решать совершенно иные задачи, нежели в водной среде. Глубоко изменилась система водного обоняния. Результатом этих событий стало возникновение водно-воздушного обоняния. У амфибий наряду с основным органом обоняния возникла добавочная — вомероназальная (якобсонова) система дистантной хеморецепции (е). В водно-воздушных почвенных лабиринтах постепенно сформировались защитные функции покровов. Появились развитые кожные железы и возник кожный газообмен. Параллельно формировались лёгкие, морфогенез которых не мог сложиться за короткий период времени. Только после формирования необходимого комплекса адаптации мог начаться параллельный выход на сушу амфибий многих различающихся архетипов (е). Переход из водной среды в лабиринты, а из них на поверхность земли привёл к появлению массы разнообразных видов амфибий, которые могли достигать гигантских размеров (д) или заселять водоёмы уже вторично (е).

240

территориях. Палеоботаническая летопись подтверждает, что в период появления первых позвоночных лабиринты растительного происхождения могли занимать большую часть береговой линии как внутренних водоёмов, так и океанов. Скопления остатков таких растений с полыми стволами становились обычными и широко распространёнными лабиринтами, которыми воспользовались древние рыбы для перехода на сушу. В таких лабиринтах мог сложиться совершенно особый и неповторимый биоценоз с избытком наземных беспозвоночных и водных позвоночных животных.

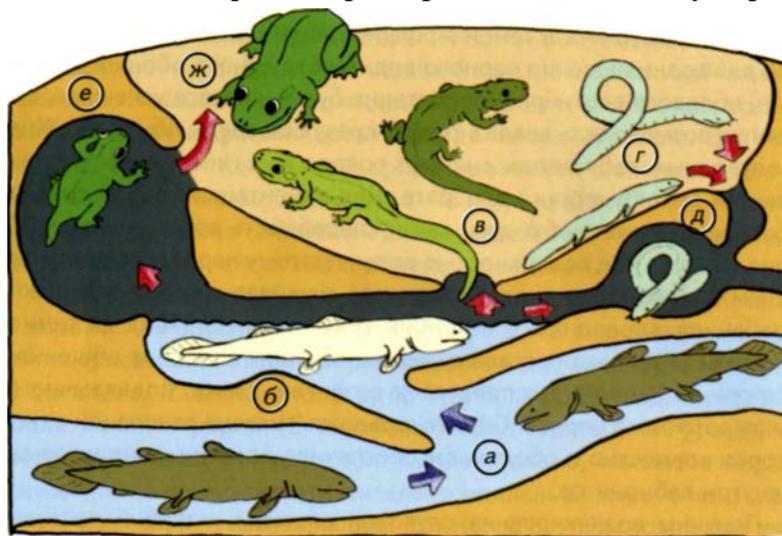
Активная эволюция начинается там, где есть плохо преодолимая граница между избытком пищи и её недостатком. Такая граница была между относительно обеднённой водной средой и чрезвычайно привлекательными водно-воздушными лабиринтами. По-видимому, в таких лабиринтах с проточной, идущей с суши опреснённой водой происходил нерест морских рыб. Это делало лабиринты местом скопления калорийной и легкодоступной пищи. Сейчас такие события можно наблюдать во время нереста сельдевых, когда прибрежные отмели становятся многотонными залежами икры, а разнообразные виды животных собираются на фантастическое пиршество.

Нерестовые лабиринты, сформированные в твёрдой почве, камне или полостях растений, могли сначала

привлекать будущих амфибий икрой, а затем и возможностью добывать нерестовую или проходную рыбу. Предки амфибий сразу после попадания в растительные или подземные лабиринты стали специализироваться как хищники. Судя по всему, лабиринты соединялись как с водой, так и с наземной поверхностью. Они были идеальным местом для эволюции хищных *Crossopterygii*. Избыток пищи и отсутствие хищников создают практически идеальные условия для появления земноводных. Скорее всего, появление древних тетрапод в полуводных лабиринтах обусловлено тремя причинами — пищей, укрытиями и возможностью эффективно размножаться. В узких лабиринтах, богатых пищей, личинкам и молодым животным было легче выжить и дорасти до периода размножения. Лабиринтная модель объясняет и эволюционную возможность появления такого уязвимого морфогенетического события, как метаморфоз. Такой процесс может проходить и совершенствоваться только в относительно защищённых условиях. Маловероятно, что метаморфоз в эпоху появления амфибий проходил несколько дней или часов, как у современных бесхвостых амфибий. Наверное, он продолжался довольно долго, что подвергало животных множеству дополнительных опасностей. В закрытых лабиринтах такой сомнительный с точки зрения гипотезы отбора процесс мог безопасно проходить довольно долго.

241

Рис. II-33. Радиация амфибий при переходе к наземному образу жизни.



Первоначальной причиной появления амфибий стал переход древних рыб к жизни в водно-воздушных лабиринтах (а). Это привело к появлению множества переходных форм (б), которые дали начало различным группам амфибий. Приспособления к жизни в водно-воздушных лабиринтах дали столь значительные преимущества их обладателям, что часть из них сразу перешла к жизни в почве (д) и осталась в этой среде. Многие из *Aroda*, по-видимому, никогда не имели конечностей и сохранились до наших дней без глубоких морфологических изменений, а другие пришли в почву вторично, после утраты конечностей (е). Хвостатые амфибии, судя по палеонтологическим данным, довольно долго вели почвенный образ жизни уже после появления всего необходимого набора адаптаций для наземного существования. Они явно много раз и независимо друг от друга выходили из почвы и эволюционировали как самостоятельные наземные группы (е). Бесхвостые амфибии морфологически сложились ещё в почвенных лабиринтах или пещерах (е). Перейдя к жизни на стенах пещер и лабиринтов, они приобрели укороченное тело, специализированные конечности и способность к прыжкам. Их выход на сушу и появление во влажных лесах были практически мгновенными, поскольку весь подготовительный период произошёл в подземных условиях (ж).

242

В темноте лабиринтов зрение не играет особой роли, а обоняние становится ведущей системой афферентации. Появляется веская причина для возникновения парного водно-воздушного обоняния. Поиск пищи, полового партнёра и ориентация будут намного успешнее, если появится возможность анализировать сразу обе среды обитания. Жизнь в полуводных лабиринтах снимает вопрос и о гипертрофированном развитии вестибулярного аппарата. Для ориентации в такой среде он просто жизненно необходим, как и способность воспринимать колебания воздуха над поверхностью воды, поэтому параллельно с сохранением боковой линии у рыб возникла слуховая система и наружная барабанная перепонка у амфибий (Fay, Porrer, 1985). В темноте звуковая сигнализация стала одним из ведущих способов общения на расстоянии. Именно это привело к развитию языка, подъязычного и языкоглоточного нервов. Сформировалась система генерации звуков, которая совместно с обонянием обеспечила коммуникационную среду внутри лабиринтов.

Причины возникновения слуховой системы амфибии постоянно вызывают дискуссии, поскольку барабанная перепонка и стремя уха стегоцефалов очень массивны. Их строение явно не позволяло воспринимать слуховые сигналы из воздуха по принципу выравнивания импедансов, как это происходит у современных амфибий. Однако можно допустить, что слуховая система всех древних амфибий сложилась как орган восприятия направлений колебания воды в узких лабиринтах. Для этого достаточно грубой чувствительности, которая должна определять колебания не воздуха, а воды. Собственно большая наружная барабанная перепонка была прекрасным анализатором колебаний воды в погруженном или полупогруженном состоянии. Её чувствительности было достаточно для определения силы и направления на источник колебаний воды. В

таких условиях барабанная перепонка была эффективнее органов боковой линии, которые для взрослых животных потеряли всякий смысл. Следовательно, барабанная перепонка и вся слуховая система могли сложиться на границе сред для анализа колебаний воды, а не воздуха. Этим объясняется кажущееся несоответствие морфологической организации барабанной перепонки и слуховой чувствительности вымерших амфибий. Они поначалу не нуждались, да и не могли воспринимать колебания воздуха. Это свойство слуховая система приобрела после длительного этапа рецепции колебаний воды в водно-воздушных лабиринтах.

Влажные лабиринты обладали ещё одним достоинством. В них можно было довольно долго пользоваться жабрами и параллельно развивать все варианты альтернативного дыхания. Для этого подходили

243

влажная кожа, плавательный пузырь и выросты пищеварительной системы, ставшие лёгкими. При высокой и постоянной влажности проблем использования несовершенных лёгких и быстровысыхающей кожи не возникало. Никакой необходимости в быстром и глобальном ароморфозе у предков амфибий просто никогда не существовало. Все события адаптации к полуводной среде протекали довольно долго в растительно-подземных лабиринтах. Покинуть лабиринты древние амфибии смогли только с готовыми для наземной жизни системами дыхания, обоняния, водно-солевого обмена и движения.

Судя по всему, жаберно-кожное дыхание вполне удовлетворяло первых лабиринтовых проамфибий. На это указывают исследования пересыхания амфибий различных видов. Для водных лягушек (*R. clamitans*, *R. septentrionalis*) потеря более 35% воды приводит к гибели. Норные формы (*S. hammondi*) могут терять до 60% воды без заметных последствий для себя. Следовательно, именно в норах и пещерах была возможна относительно медленная выработка эффективных адаптаций к пересыханию, что могло стать основой для дальнейшего перехода к наземному существованию.

Постепенность перехода от жаберно-кожного дыхания к лёгочному имела и другие физиологические причины. У рыб, как правило, почки агломерулярные, а у имеющих гломерулы скорость фильтрации крайне низкая. При существовании в опреснённых водоёмах древние предки амфибий должны были поглощать очень мало воды, иначе у них возникла бы огромная водная нагрузка. Однако представить себе рыб с абсолютно непроницаемой для воды кожей, ротовым эпителием и жабрами невозможно. Возникает неразрешимая проблема выживания предков амфибий в слабосолёных водоёмах. Дышать они могли только кожей или жабрами, которые являются идеальным местом для проникновения пресной воды в организм. Агломерулярные почки не могли выводить избыток воды из организма. Чем опреснённее водоём, тем меньше шансов выжить было у проамфибий. Эта проблема не могла разрешиться быстро. Вероятно, освоение пресных водоёмов происходило через солоноватые прибрежные лабиринты. В солоноватых водах параллельно формировалась защита кожи от переобводнения, гломерулярные почки и лёгкие. Лёгкие в отличие от жаберного аппарата уже не входили в контакт с водой, что снижало водную нагрузку и позволяло проамфибиям осваивать пресноводные водоёмы, а затем и сушу.

Лабиринты были весьма подходящим местом для возникновения конечностей. Сохранившиеся скелеты амфибий (см. рис. II-31) имеют довольно странную морфологию. Большинство амфибий обладали

244

длинным телом и удивительно короткими конечностями. В открытой водной среде движения тела намного эффективнее, чем столь скромные конечности. Однако в тесных лабиринтах от такого мускулистого тела проку немного, а небольшие конечности становятся бесценным приобретением (см. рис. II-31; II-32). Они позволяют эффективно двигаться, не затрачивая огромной энергии на сокращение мышц всего тела. При этом выглядит естественным возникновение рычажных конечностей, действующих в противоположных направлениях — задние для движения вперёд, а передние — для движения назад. Сохранив способности к изгибаниям тела и эффективному плаванию в открытой воде, амфибии стали универсальными водно-лабиринтными существами и приобрели конечности, необходимые для выхода на сушу.

Следы пребывания в почвенных пещерах сохранились в строении и современных амфибий. Наибольшее количество таких признаков встречается у *Apoda*. У них отсутствуют конечности, следы поясов конечностей, хвост, рудиментарны глаза, а под кутикулой расположены чешуйки, аналогичные чешуе рыб. Исследование их нервной системы показывает, что у ряда безногих амфибий отсутствуют какие-либо следы утолщений спинного мозга, связанные с существованием конечностей. Судя по всему, представители *Apoda*, населяющие Сейшельские острова и Цейлон, никогда не обладали конечностями ни в каком виде. Об этом свидетельствует и отсутствие красного ядра в базальной части среднего мозга. Красное ядро имеется у всех амфибий, рептилий и млекопитающих, как обладающих конечностями, так и утратившими их в процессе эволюции (см. рис. II-30). Этот центр возник у тетрапод в связи с появлением парных конечностей. Через красное ядро осуществляется интеграция согласованных сокращений мускулатуры отдельных конечностей в одну из форм «аллюра».

Часть древних *Apoda*, по-видимому, возникла на заре эволюции амфибий, ещё до появления рычажных конечностей, поэтому у них сохранилось типичное для первичноводных позвоночных строение спинного мозга. Они использовали для движения не конечности, а альтернативное червеобразное движение тела. Перебравшись из полуводных лабиринтов в почву, они специализировались и сохранились до настоящего времени. Однако не исключено, что современные безногие амфибии являются смешанной группой. В неё входят как первично-почвенные виды, никогда не имевшие конечностей, так и вторично-почвенные амфибии, которые утратили конечности уже после возвращения к почвенному образу жизни. Необходимо более тщательно исследовать эту группу для определения первичных и вторичных безногих амфибий.

245

Специализация первичных и вторичных почвенных *Apoda* привела к развитию специфических особенностей строения мозга и анализаторов. Представители этой группы имеют огромный мозжечок, сходный по строению с мозжечком многих рыб, развитую систему обоняния, совершенный вестибулярный аппарат и соматическую чувствительность. Можно предположить, что они выделились в самостоятельную группу вскоре после

появления лёгочного дыхания и первичной рудиментации глаз (см. рис. II-33). Органы чувств безногих амфибий идеально подходят для почвы, где обоняние, механорецепторы и вестибулярный аппарат совершенно необходимы для освоения и использования этой своеобразной трёхмерной среды обитания. Однако эта группа довольно плохо представлена в палеонтологической летописи. Существуют единичные находки палеоценовых безногих амфибий из палеоцена Бразилии (60 млн лет), но они уже практически не отличаются от современных представителей этой группы. По-видимому, уже к концу триаса (200 млн лет) заканчивается период формирования вторичных *Apoda*, которые произошли от ушедших в почву хвостатых амфибий. На это указывают находки *Apoda* с рудиментарными конечностями из нижней юры США. Следовательно, *Apoda* является смешанной группой, которую можно условно разделить на древних — *Paleopoda* и новых — *Neoapoda*. Палеоапода никогда не обладали конечностями и ещё на заре эволюции амфибий перешли к обитанию в почве. Неоапода обладали конечностями, но утратили их после перехода к обитанию в почве.

Судя по палеонтологической летописи, в лабиринтный период эволюции позвоночных возникло огромное разнообразие форм амфибий. Они явно конкурировали между собой и охотились друг на друга. Лабиринты предоставили естественную возможность избегать массового каннибализма, но хищничество явно было одним из основных типов питания. Можно допустить, что дальнейшее продвижение на сушу было связано с выходом из лабиринтов наиболее адаптированных животных. По-видимому, попытки выхода амфибий на сушу предпринимались неоднократно. Покидавшие лабиринты животные заметно различались по морфологическому строению, поскольку к этому моменту прошли гигантский, но относительно независимый путь адаптаций к полуводной среде.

Современные хвостатые амфибии, судя по палеонтологическим данным, довольно долго вели почвенный образ жизни уже после появления всего необходимого набора адаптации для наземного существования. Они явно много раз независимо друг от друга выходили из почвы и эволюционировали как самостоятельные наземные

246

группы (см. рис. II-32; II-33). Этим объясняются столь существенные различия между современными хвостатыми амфибиями и многими вымершими группами. Следы множественности выходов на сушу можно увидеть в довольно глубоких морфологических различиях лабиринтодонтов. Темноспондилы (*Temnospondyli*) отличаются от антракозавров (*Anthracosauria*) таким важным и консервативным признаком, как строение тел позвонков. Различия столь велики, что скорее всего эти две группы долго эволюционировали независимо и вышли на сушу каждая сама по себе, а не произошли от общего предка. Эволюция многих независимо вышедших на сушу амфибий завершилась возникновением крупных видов, которые стали примером тупикового гигантизма, а не перспективным этапом эволюции позвоночных на суше.

По-видимому, первые выходы на поверхность из лабиринтов древних тетрапод удачно завершились к верхнему девону (360 млн лет). У ихтиостег внутри лабиринтов сложились вполне развитые конечности, эффективная локомоция и вполне адаптированные к наземному существованию органы чувств. Они появились на суше, как столичная примадонна в глухом провинциальном театре, а не как местная деревенская дебютантка. Хвостатые наземные амфибии стали быстрыми и хорошо подготовленными завоевателями суши, которые дали в палеозое мощную радиацию. Она привела к появлению большого разнообразия форм амфибий и их вторичному возвращению в воду, но уже в качестве крупных и агрессивных хищников.

Бесхвостые амфибии скорее всего морфологически сложились ещё в почвенных лабиринтах или пещерах (см. рис II-33). Они заняли в пещерах воздушную нишу, перебравшись на стены лабиринтов, уменьшившись в размерах и утратив хвост. Уменьшение длины позвоночника и слияние костей конечностей сопровождалось развитием обоняния и вестибулярного аппарата. Столь специализированные амфибии почти не оставили палеонтологических свидетельств своей истории, как и многие другие пещерные обитатели. Их последующее появление во влажных лесах было практически мгновенным, поскольку весь подготовительный период происходил в подземных условиях. Этим отчасти объясняется «неожиданность» и «необъяснимость» их появления в палеонтологической летописи без каких-либо переходных форм.

Если древние проамфибии неоднократно выходили на сушу на протяжении десятков миллионов лет, то вполне закономерен вопрос о неврологическом обеспечении этого процесса. Возникшими конечностями, лёгкими и сосудами надо было согласованно управлять, что невозможно без нервной системы. Иначе говоря, у проамфибий должны были возникнуть новый дыхательный, двигательный и интегративный центры.

247

Казалось бы, что такое количество принципиально новых функций должно потребовать необычайно глубокой перестройки нервной системы. Однако этого не произошло. Моторный автоматизм, возникший в спинном мозге первичноводных позвоночных, оказался вполне достаточным субстратом для развития систем наземной локомоции. Принципиальным событием было появление скромного центра согласованного управления конечностями — красного ядра (см. рис. II-30, *д*, *е*). Этот центр сформировался в ретикулярной формации, которая простирается от продолговатого до промежуточного мозга амфибий.

Небольшое скопление крупных нейронов возникло на пересечении важнейших моторных и сенсорных путей. При этом рядом с красным ядром сформировались ещё два мозговых ядра, определяющих саму возможность пребывания на суше: сосудодвигательный и дыхательный центры. Собственно говоря, в нижней части среднего мозга сложился ретикулярный «тетраподный» центр. Он практически объединил все неврологические приобретения головного мозга, необходимые для жизни вне воды. Согласованное управление конечностями, дыханием и сердечно-сосудистой системой реализуется в этом центре через двигательные (эфферентные) выходы. Однако в этом «тетраподном» ретикулярном комплексе реализованы не только моторные, но и сенсорные достижения адаптивной эволюции. К клеткам комплекса поступает информация от гломусных клеток каротидного лабиринта, которые чувствительны к концентрации двуокиси углерода в крови. В результате обеспечивается обратная связь между дыхательной активностью и

концентрацией кислорода в крови (Piiper, Scheid, 1977). Без такой системы регуляции дыхания выход на сушу едва ли был возможен.

Сердечно-сосудистая часть этого ретикулярного центра сложилась ещё у рыб. Многие рыбы способны к рефлекторному замедлению дыхания и сердечного ритма. На этой базе и возник центр регуляции сердечной активности, который позволяет наземным животным точно приспосабливать физиологическую активность и метаболизм к конкретной ситуации. Однако сенсорным источником контроля за сердечной деятельностью являются сосудистые барорецепторы. Потребность в них возникла только с выходом на сушу и усилением кровообращения. Для рыб, находящихся в стабильной гидродинамической среде, проблемы тонкой регуляции давления крови в сосудах не существует. Описываемый ретикулярный центр обладает не только прямыми сенсомоторными связями, но и обеспечивает необходимой информацией мозжечок, крышу среднего мозга и стриарные структуры переднего мозга. Именно с ним образуются связи обонятельных и вомероназальных центров переднего мозга.

248

Следовательно, в связи с выходом на сушу у амфибий сформировался единый комплекс управления новоприобретёнными органами и системами. Он сложился на основе ретикулярного комплекса среднего, а в дальнейшем и заднего мозга. В этом комплексе было объединено простое, но эффективное управление «новыми» функциями. Это позволило приспособиться к принципиально новой среде обитания, не изменяя конструкцию мозга.

Таким образом, амфибии и их нервная система сложились и эволюционировали в прибрежных проточных лабиринтах, древесных завалах и пещерах. Это позволило за длительный промежуток времени сформировать основные адаптации к наземному существованию и уменьшить зависимость от водной среды. Выйдя на сушу из растительно-почвенных лабиринтов, амфибии оказались вполне конкурентными наземными животными, поэтому поиски переходных форм от рипидистий к амфибиям следует сосредоточить в прибрежных районах с развитой древней растительностью, где можно предположить существование лабиринтных систем. При этом следует ожидать скопления останков древнейших проамфибий в кавернах лабиринтов и стволах растений.



Глава III. Становление мозга амниот

§ 34. Репродуктивные стратегии амниот

К амниотам относят рептилий, птиц и млекопитающих. Группа объединена по эмбриологическому принципу устройства оболочек зародышей. Они принципиально отличаются от неклеточных икранных мешков или стенок икринок амфибий (Ромер, Парсонс, 1992). У амфибий размножение обычно связано с водой, а внезародышевые оболочки отсутствуют. Икринки откладываются самками амфибий в воду, где они

оплодотворяются сперматозоидами самцов. В икринках развиваются эмбрионы, которые трансформируются в личинки и переходят к самостоятельному питанию в воде (рис. III-1). Затем следует метаморфоз с выходом на сушу или половое созревание для водных и неотенических форм амфибий. Оплодотворение созревших яйцеклеток в воде является древнейшим способом размножения, характерным для первичноводных позвоночных. У многих амфибий происходит внутреннее оплодотворение, хотя эмбрионы и личинки по-прежнему развиваются в воде (см. рис. III-1; рис. III-2).

По-видимому, у лабиринтовых предков амниот размножение отличалось от архаичных рыб (Dodd, Dodd, 1985). Первоначально они могли иметь наружное оплодотворение и откладывать икру в укромных местах своих охотничьих лабиринтов. Однако риск уничтожения потомства в таких условиях очень велик. Снизить гибель потомства можно было только одним способом — носить икру с собой. Появление такой заботы о потомстве довольно обычно у костистых рыб и неоднократно происходило в процессе эволюции (Jameson, 1988). Забота о потомстве должна была неизбежно привести к появлению внутреннего оплодотворения с последующим вынашиванием развивающейся икры внутри тела (см. рис. III-1; III-2).

Переход к живорождению стал у лабиринтовых амфибий принципиальным шагом на пути адаптации к наземной среде. Размножение стало отчасти независимым от водной среды. У архаичных амфибий существовали все возможные варианты наружного и внутреннего оплодотворения, длительного или краткосрочного вынашивания развивающейся икры (см. рис. III-2, а-е). Наиболее успешными стали животные с длительным вынашиванием зародышей. Судя по всему, они могли появляться на свет уже полностью готовыми к самостоятельному существованию. При откладке икры в воду зародыш может иметь минимальный запас желтка (см. рис. III, а). Личинка рано

252

выходит из икринки и начинает питаться самостоятельно. При удлинении срока развития потребность в желтке или другом источнике питательных веществ резко возрастает.

Эта проблема решается несколькими способами. Можно использовать индивидуальный запас желтка или богатые секретом яйцеводы материнского организма. Зародыши некоторых живородящих пластиножаберных питаются стенкой яйцеводов вплоть до выхода из материнского организма. Однако чаще всего просто увеличивается индивидуальный запас желтка, в результате зародыш может долго находиться в организме матери. Он появляется на свет уже сформированным организмом, готовым к самостоятельному питанию.

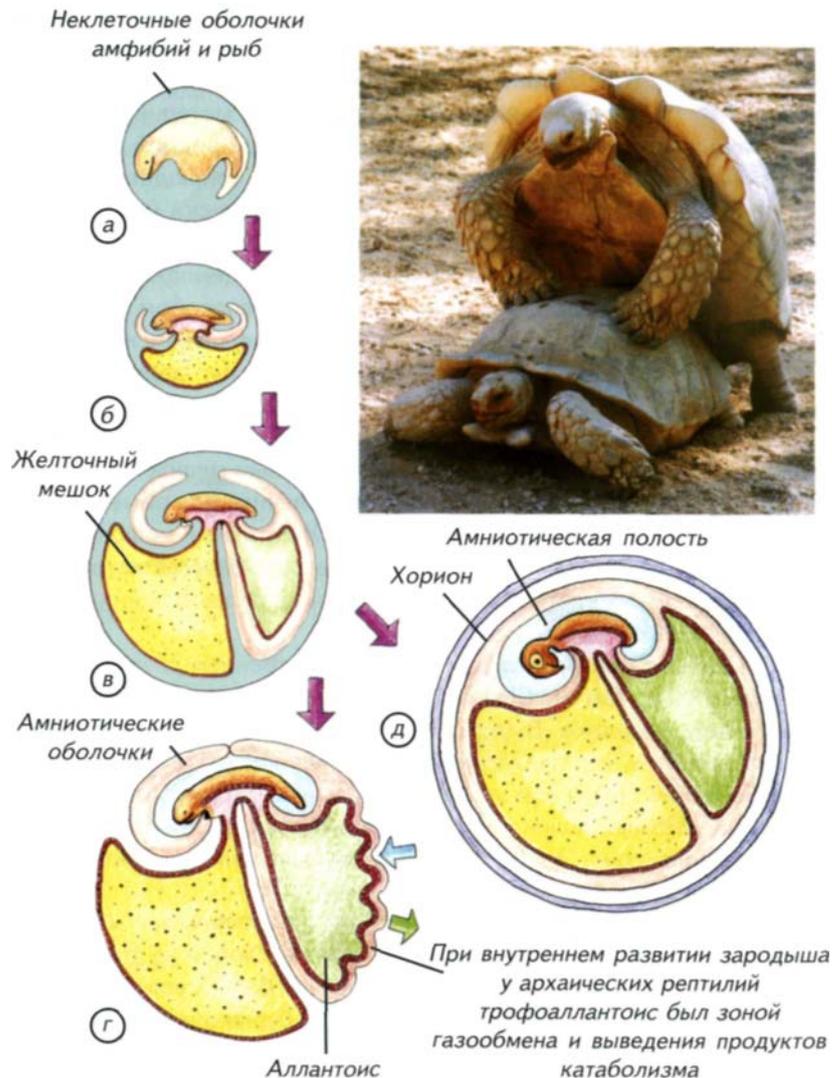
Такие варианты заботы о потомстве часто встречаются во всех группах первичноводных позвоночных. Ни к каким особым эволюционным достижениям такое внутреннее развитие, казалось бы, привести не должно. Тем не менее одна особенность биологии отличает древних амфибий от первичноводных позвоночных. Амфибийный образ жизни предусматривает пребывание на суше, где механические деформации тела под действием гравитации заметнее, чем в водной среде. Механические воздействия на репродуктивные органы, ещё не защищённые специализированными элементами скелета, неизбежно должны были привести к развитию компенсаторных демпферов — дополнительных оболочек (см. рис. III-1, б). Если бы зародыш находился вне организма матери, то никаких специальных внезародышевых оболочек не понадобилось, но на суше деформационные воздействия на органогенез внутри яйцеводов весьма велики.

Это связано с тем, что на ранних стадиях развития позиционная информация в морфогенетически активных зачатках эмбриона кодируется при помощи механогенетических процессов. Суть этого явления состоит в изменении проницаемости механозависимых ионных каналов при формообразовании. Они обеспечивают каждой клетке индивидуализированный позиционный сигнал, который биомеханически интегрирован со всем зачатком или растущим органом. Благодаря этим взаимодействиям клетка периодически получает управляющий позиционный сигнал и запускает региональные гистогенетические процессы (Савельев, 1993). Надо отметить, что этот механизм регуляции раннего эмбрионального формообразования характерен для всех позвоночных и предопределяет необходимость биомеханической защищённости развития. Понятно, что столь ненадёжный механизм весьма уязвим. Даже при незначительных статичных деформациях зародыша легко возникают множественные аномалии развития и эмбрион погибает. Любой переход к

253

Рис. III-1. Преобразования внезародышевых оболочек (показано фиолетовыми стрелками) при переходе к наземному образу жизни.

а — неклеточные оболочки икры у рыб и амфибий; б — развитие в организме матери — увеличен желточный мешок, складки амниона; в — появление аллантоиса для накопления продуктов распада; г — использование аллантоиса для обмена веществ с материнским организмом; д — схема яйца рептилий и птиц в яйцевой оболочке.



254

внутреннему развитию икринок должен предусматривать снижение механической нагрузки на зародыш. У первичноводных позвоночных сама среда создаёт биомеханически благоприятные условия для внутреннего развития икринок. Зародыш, как и материнский организм, находится в механически компенсированной водной среде.

При переходе на сушу это условие перестаёт соблюдаться. Обойтись простои неклеточной оболочкой уже практически невозможно. Неизбежно начинают формироваться внезародышевые оболочки (см. рис. III-1, а-в). Первоначально они возникают как демпферные структуры, окружающие зародыш. Самым простым способом механической защиты зародыша в яйцевом становится увеличение количества желтка и создание многослойной оболочки вокруг зародыша (см. рис. III-1, в, г). Судя по всему, амниотические оболочки и желточный мешок формировались в эволюции параллельно. Амниотические оболочки происходят из эктодермы, а желточный мешок — из энтодермы. Через амниотические оболочки обеспечивается обмен амниотической жидкости, омывающей зародыш. Желточный мешок служит для хранения питательных веществ зародыша, является источником первичных половых клеток и содержит клетки-предшественники форменных элементов крови.

Чем больше становился зародыш при внутреннем развитии архаичных рептилий, тем актуальнее становилась утилизация продуктов метаболизма эмбриона. Внутри тела матери пространство вокруг зародыша замкнуто, что требует некоего хранилища отходов или способа их выведения. На первом этапе эволюции внезародышевых оболочек эта проблема была решена просто: сформировался дополнительный мешок — аллантоис. Это энтодермальное выпячивание вентральной поверхности эмбриональной задней кишки.

При развитии зародыша в аллантоисе накапливаются мочевины, мочевая кислота и азотистые продукты

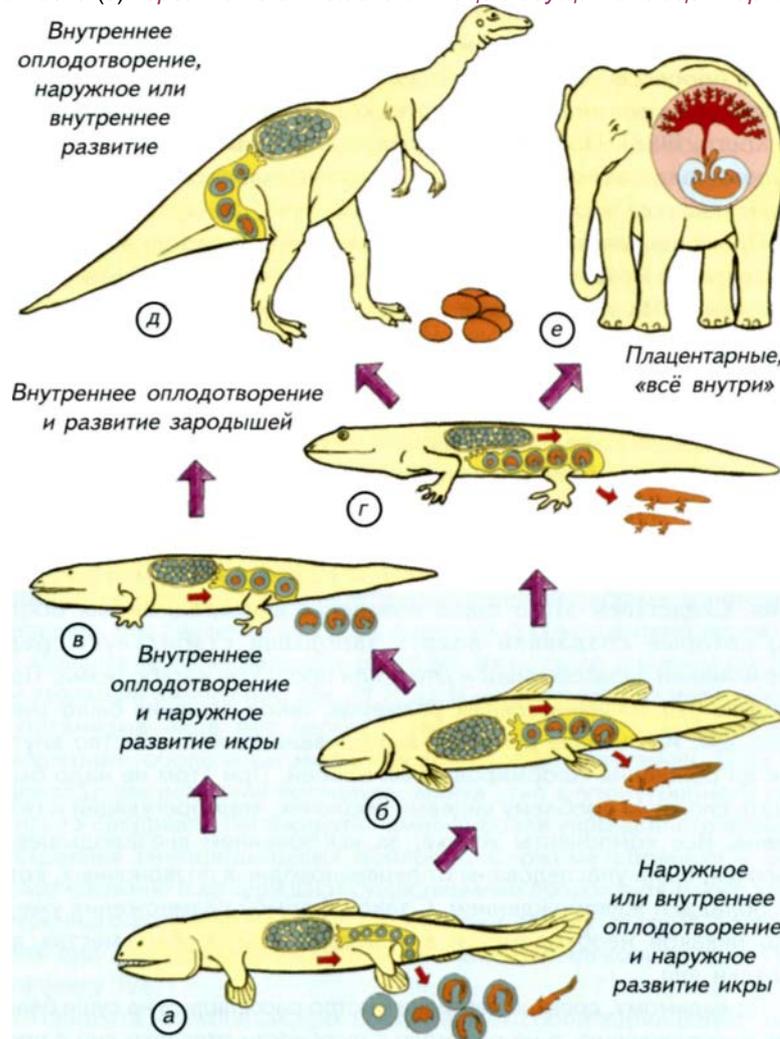
обмена. Любой из этих компонентов может летально изменить осмотический баланс вокруг зародыша, поэтому они изолированы друг от друга. Однако в аллантаисе не только накапливаются продукты жизнедеятельности зародыша. Через него у рептилий и птиц происходит газообмен при помощи специализированных кровеносных сосудов. У современных амниот все перечисленные оболочки окружены хорионом, или серозой, которая в зоне слияния с аллантаисом носит название хориоаллантаиса. Она также участвует в газообмене у современных рептилий и птиц.

Современные рептилии и птицы откладывают яйца в оболочках или обладают живорождением (см. рис. III-2, *е, д*). Дальнейшее развитие этих оболочек у млекопитающих привело к появлению

255

Рис. III-2. Возможные пути преобразования эмбрионального развития при переходе к наземному образу жизни (показано большими стрелками).

Первичным является наружное оплодотворение и внешнее развитие икры (а). Затем возникло внутреннее оплодотворение и развитие (б), которое у амфибий вернулось к исходному варианту (в). Живорождение при наземном образе жизни (г) первично по отношению к яйцекладущим и плацентарным животным (д, е).



256

хориоаллантаисной плаценты. Через неё происходит не только дыхание зародыша, но и обмен веществ, синтез гормонов и многие другие процессы (см. рис. III-2, *е*). Следует отметить, что у многих современных рептилий выявлена примитивная плацентация (Stewart, Blackburn, 1988). Она не столь совершенна, как у млекопитающих, но имеет ряд свойств, позволяющих использовать её для питания развивающихся зародышей рептилий.

Происхождение амниотических оболочек у зародышей архаичных рептилий может быть обусловлено внутренним оплодотворением и развитием. На это указывает отсутствие в палеонтологической летописи убедительных доказательств способности примитивных рептилий откладывать яйца на протяжении всего палеозоя, что позволяет допустить несколько иной вариант развития событий.

На первом этапе возник вариант внутреннего оплодотворения с непродолжительным вынашиванием икры в родительском организме. В этот период дополнительные внезародышевые оболочки были развиты слабо (см. рис. III-1, *а*; III-2, *б, в*). В среде лабиринтов удлинение времени внутреннего развития привело к различным формам живорождения. Следствием этого стало появление внезародышевых оболочек, которые создавали вокруг зародыша стабильную среду, обеспечивали запасом пищи и отводили продукты катаболизма. Пока зародыш был незначительных размеров, такое решение было очень успешным.

Архаичные рептилии вынашивали своё потомство внутри себя до рождения сформированных особей. При этом не надо было решать сложную проблему яйцевых оболочек, терморегуляции и газообмена. Все компоненты успеха, за исключением внезародышевых оболочек, были унаследованы от первичноводных позвоночных, которые обладают живорождением. С такой формой размножения уже не было никакой необходимости в водоёмах или особых местах для откладки яиц.

По-видимому, древние рептилии быстро расселились на суше благодаря живорождению, а не развитию способности откладки яиц с прочными оболочками (см. рис. III-2, г). Косвенным свидетельством в пользу этого вывода являются ихтиозавры, которые обитали в водной среде около 220 млн лет назад. Эти вторичноводные рептилии сохранили воздушное дыхание и были живородящими. Вынашивание в материнском организме крупных эмбрионов могло стать причиной появления специализированных участков оболочек, которые обеспечивали газообмен и отвод продуктов метаболизма, что известно для многих современных видов рептилий (Stewart, Blackburn, 1988). Специализированный участок

257

аллантаоиса обеспечивал газообмен, а скопившиеся продукты жизнедеятельности зародыша могли выходить в материнский организм по законам осмоса. Увеличение складчатости внезародышевых оболочек привело к повышению площади обмена, а затем и к появлению прообраза плаценты — трофоаллантаического аллантаоиса, или трофоаллантаоиса.

Трофоаллантаоис был аналогом плаценты только в отношении газообмена. Кислород поступал к зародышу, а углекислый газ выводился в материнский организм. Продукты метаболизма зародыш передавал матери через трофоаллантаоис, а питательные вещества получал из запасов желтка. Следовательно, значительная часть рептилий могла обладать смешанным желточно-трофоаллантаоисным обменом зародышей при сохранении внутреннего развития. Такой вариант давал заметные биологические преимущества архаичным рептилиям. Появлялась неограниченная возможность перемещений без привязки к местам размножения. Сформировалась дополнительная защита зародыша при его внутреннем развитии. Организм матери гарантировал активную терморегуляцию, мать могла вынашивать крупных потомков, которые становились конкурентными сразу после рождения. Внутреннее оплодотворение привело к перестройке половой системы и полового поведения, что повлекло за собой развитие особых центров мозга.

Появление яйцекладущих рептилий явно было следующим этапом эволюции амниот (см. рис. III-2, в). В независимом от материнского организма яйцо нет необходимости создавать многослойные демпферные оболочки и механически защищать зародыш. Если бы яйцекладущие рептилии появились, минуя этап внутриутробного развития, то следовало бы ожидать намного более упрощённого варианта строения внезародышевых оболочек. Сложные оболочки у всех амниот косвенно подтверждают существование продолжительного этапа внутреннего развития зародышей, который возник задолго до появления яиц с твёрдой оболочкой или плаценты млекопитающих (Van Tienhoven, 1983).

Плацента млекопитающих представляет собой вариант трофоаллантаоиса, где функции газообмена и экскреции продуктов метаболизма дополнены поступлением питательных веществ через разветвлённую сосудистую сеть. Собственно говоря, плацента является трофоаллантаоисом с расширенными функциями (Wimsatt, 1974). У большинства млекопитающих сохранён желточный мешок, хотя и в рудиментарном виде. Появление механизмов питания зародыша за счёт организма матери принципиально отличается от трофоаллантаоисного типа развития. У млекопитающих впервые с помощью плаценты были сняты ограничения, связанные с размерами зародыша. Он мог быть любого

258

размера, который смогла бы обеспечить ему мать. Источником питательных веществ стал не ограниченный желточный мешок, а активный организм матери.

Таким образом, причиной появления внезародышевых оболочек было внутреннее развитие эмбрионов у амфибий и архаичных рептилий, вышедших на сушу. Они являются биомеханической защитой ранних этапов развития, хранилищем питательных веществ и местом накопления продуктов метаболизма. У архаичных рептилий происходило внутреннее оплодотворение и развитие эмбрионов. Это стало причиной формирования трофоаллантаоисного обмена и расселения рептилий. Яйцекладущие рептилии возникали неоднократно, но уже после трофоаллантаоисного этапа эволюции. Вторично возникшая возможность не вынашивать зародыши, а откладывать яйца связана у рептилий с развитием специальных прочных наружных оболочек. Зародыши стали развиваться в замкнутой среде яйца, как в индивидуальном изолированном водоёме. Биологическая вместимость такого персонального водоёма ограничена, а зависимость от внешней среды довольно велика. По-видимому, преобладание яйцекладущих рептилий было одной из причин их вымирания. Однако из трофоаллантаоисной системы питания зародышей рептилий возникла плацента млекопитающих. С её помощью были сняты заложенные в объёме желтка ограничения на размеры зародыша и время вынашивания плода.

§ 35. Многообразие низших амниот

Объединение амниот в общую систематическую группу выглядит довольно искусственно, хотя полностью исключать их монофилическое происхождение не стоит. Наиболее вероятно предположение о полифилическом возникновении амниот от различных групп амфибий. Если попытаться выделить из них наиболее древнюю группу, то невольно придётся проводить аналогии с современными рептилиями. Однако название «рептилии» очень трудно применить даже к экзотической группе современных «рептилий». В неё входят крокодилы, черепахи, змеи, ящерицы, хамелеоны и гаттерии. Состав группы столь глубоко различается как по строению, так и по происхождению, что их систематическое объединение весьма условно. Объективно их можно было бы назвать животными, которые не являются амфибиями, птицами и млекопитающими. Тем не менее, поскольку название закреплено в систематике и истории науки, их придётся называть рептилиями или пресмыкающимися, понимая всю абстрактность этих названий.

При первом взгляде на современных пресмыкающихся заметно, что они отличаются от амфибий структурой кожи. Кожа всегда образует

твёрдые роговые чешуи, иногда с окостенениями внутри. Обычно конечностей две пары, хотя встречаются виды с одной передней парой или с одной зачаточной парой конечностей. У змей и безногих ящериц ног нет вовсе. Эта сводная группа холоднокровных амниот, традиционно называемых рептилиями, освоила огромные территории благодаря своей независимости от воды в период размножения, эффективному строению скелетно-мышечной системы, сердца, лёгких, органов чувств и мозга (Radinsky, 1987). Современные рептилии являются скромной тенью разнообразия этой группы в прошлом (рис. III-3).

Первоначально это были относительно небольшие животные — от нескольких десятков сантиметров до метра длиной. К ним относят наиболее архаичных анапсид типа *Hylonomus* (покровный череп анапсид не имеет отверстий, а кости плотно сращены друг с другом). Наиболее примитивные рептилии (капториниморфы) просуществовали относительно недолго и исчезли в конце юрского периода. За относительно небольшой период они эволюционировали в довольно крупных парейазавров. К началу верхней перми растительноядные парейазавры уже достигали 3 м и весили около тонны. Примитивные рептилии исчезли, но от этой группы сохранился интересный эволюционный след, представителями которого являются черепахи. Их панцирь оказался самым эффективным приспособлением для выживания и процветания на протяжении почти 250 млн лет. Возникнув в эпоху котилозавров, они освоили сушу и вторично завоевали водную среду. Мозг черепах является своеобразной посылкой из эпохи архаичных амниот. Надо отметить, что мозг черепах внешне мало отличается от организации мозга крокодилов, ящериц и змей, но его цитоархитектоника, по-видимому, не подверглась серьёзным морфологическим перестройкам. Совершенно иные события развивались в группе синапсид (череп синапсид имел одно отверстие, которое расположено между заглазничной и чешуйчатой костями) и эвриапсид (череп с одним отверстием, расположенным выше заглазничной и чешуйчатой костей). Синапсиды появились в позднем карбоне почти одновременно с котилозаврами. Синапсиды были относительно небольшими животными типа *Protoclepsyrops* и *Archaeothyris*, которых находят в стволах растений. Среди мелких синапсид уже в нижней перми появляются крупные хищные (*Dimetrodon*, *Ophiacodon*) и растительноядные (*Edaphosaurus*) пеликозавры. По-видимому, хищные пеликозавры — сфенакодонты дали начало терапсидам, а последних сменили млекопитающие. Однако потомков архаичных синапсид до наших дней не сохранилось.

260

Примерно такая же судьба постигла и эвриапсид. В эту группу обычно включают рептилий, населявших водную среду: ихтиозавров, плезиозавров, нотозавров и плакодонтов. Их история также начиналась с относительно небольших животных, едва ли достигавших метрового размера. Наиболее известен *Claudiosaurus*, которого позиционируют как возможного предка группы для нотозавров и плезиозавров. Архаичные эвриапсиды были небольшими полуводными существами, по-видимому, часто возвращавшимися на сушу. К началу юры они стали гигантскими водными хищниками, достигавшими 15 м (*Elasmosaurus*). Среди эвриапсид особое положение занимают ихтиозавры. Их длина превышала 12 м, они были полностью водными существами и явно живородящими. Несмотря на свою гиперспециализацию и эффективность размножения, ихтиозавры исчезли, как и все эвриапсиды.

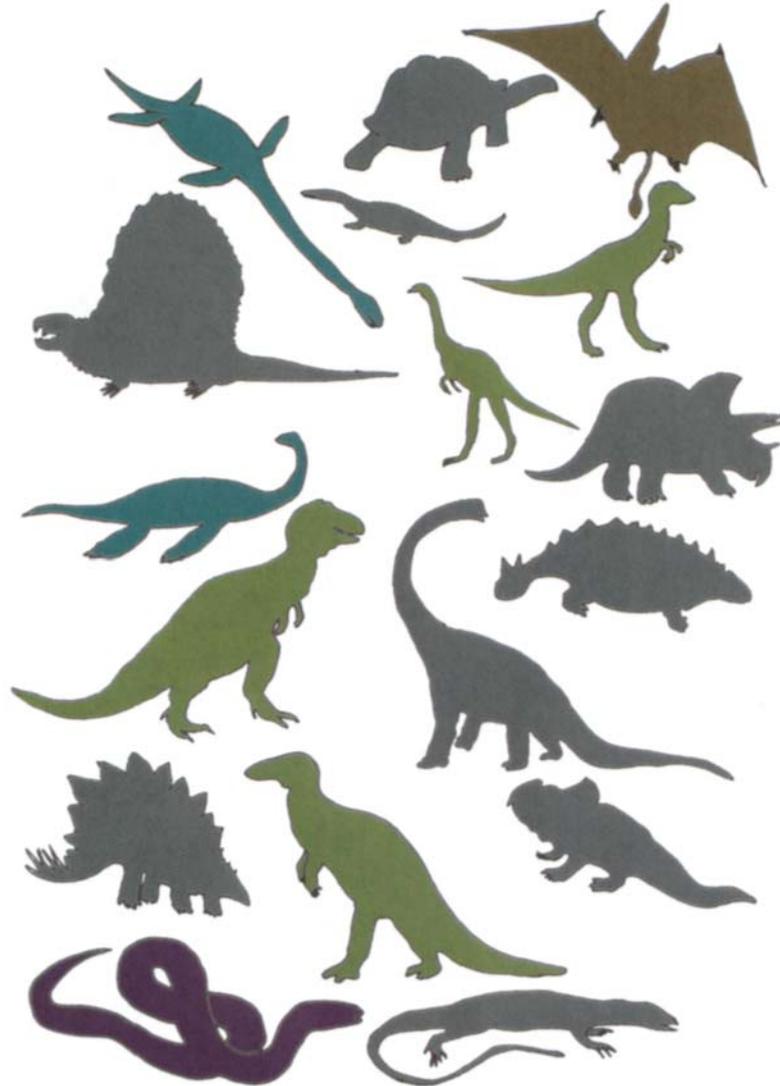
Среди архаичных амниот выделяется обширная группа диапсид (диапсиды имеют в черепе два височных отверстия с каждой стороны выше и ниже чешуйчатой и заглазничной костей). К диапсидам относят архозавров и лепидозавров, представители которых сохранились до наших дней. К архозаврам относят летающих ящеров, динозавров и крокодилов, а к лепидозаврам — мозазавров, ящериц и змей. Диапсиды появились в позднем карбоне и к началу юры стали доминирующей группой. Начало эволюции диапсид, как и других архаичных амниот, было более чем скромным. Наиболее древний представитель этой группы *Petrolacosaurus* был похож на ящерицу и явно не превышал в длину полуметра. Однако диапсиды оказались весьма удачливой группой, которая дала массу ветвей рептилий и бесчисленное количество вариантов морфологического строения. Останавливаться на изменчивости ящеротазовых и птицетазовых динозавров не имеет смысла, поскольку им посвящена обширная научная и популярная литература. Следует остановиться только на тех особенностях, которые могут пролить свет на пути эволюции нервной системы рептилий.

Именно среди динозавров встречались наиболее крупные наземные позвоночные. При массе тела 18 т мозг ящеротазового динозавра *Diplodocus* весил всего 90-160 г. Ещё более крупный брахиозавр (*Brachiosaurus*) длиной более 22 м и массой около 40 т имел мозг около 200 г. Следовательно, у самых крупных животных отношение массы головного мозга к массе тела составляло примерно 1:150 000-1:200 000. Не исключено, что такая пропорция массы тела и мозга сохранялась и у более крупных форм, которые известны только по фрагментам скелетов или следам (*Ultrasaurus*, *Breviparopus*,

261

Рис. III-3. Появление первых амниот привело к невероятному разнообразию жизненных форм.

За относительно непродолжительный период были освоены суша, воздушная и водная среда обитания. Такой прогресс смогли обеспечить совершенный набор физиологических адаптаций и головной мозг с новыми принципами организации. Контуры тел исчезнувших и современных рептилий дают представление о видовом разнообразии этой группы.



262

Seismosaurus). При размерах тела более 40 м и массе около 100 т эти животные обладали головным мозгом не больше мозга современной крупной собаки.

Основные физиологические проблемы этих гигантов решались не головным, а спинным мозгом, на уровне автономной нервной системы. Приблизительные оценки массы спинного мозга показывают, что его размеры и масса намного превышали аналогичные показатели головного мозга. По-видимому, у крупных (более 5 м) рептилий головной мозг не превышает 1/10-1/15 массы спинного мозга. Примерно треть массы спинного мозга приходится на плечевое и поясничное утолщения, которые хорошо развиты у современных рептилий (рис. III-4). Вполне допустимо предположить, что у большинства динозавров спинные и поясничные утолщения имели терминальные желудочки, как у современных птиц и медведей. Это позволяло эффективнее осуществлять метаболизм в наиболее функционально активных участках спинного мозга.

Однако спинной мозг является исполнительной частью нервной системы. Он только осуществляет набор автономных программ, но не принимает решения. Вся поведенческая активность контролируется головным мозгом. У архаичных рептилий он имел невероятно скромные размеры, но позволял им находить пищу, размножаться и конкурировать с другими видами. Проводя глобальные аналогии, можно сказать, что относительная масса мозга динозавров была намного меньше, чем у современных насекомых. То же заключение можно сделать и в отношении амфибий. Однако они не смогли достигнуть уровня расцвета рептилий. Это позволяет сделать вывод о принципиальном эволюционном изменении в конструкции мозга при появлении древних амниот.

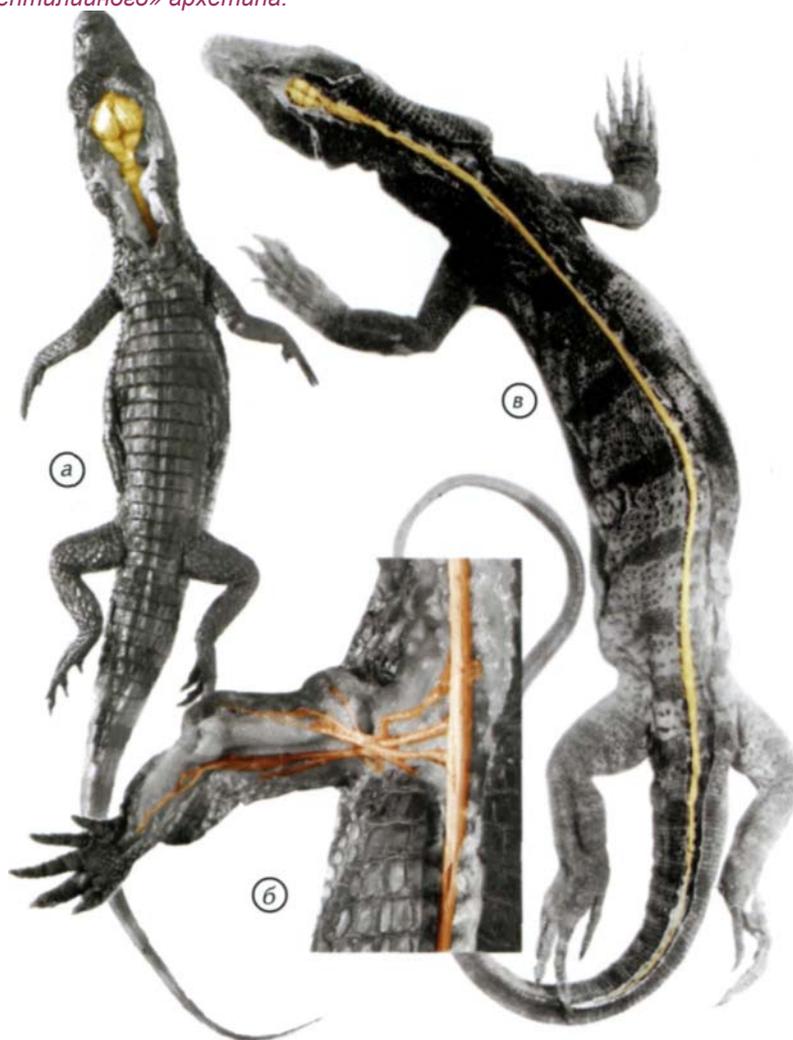
Таким образом, разнообразие форм исчезнувших и современных рептилий практически не имеет аналогов в истории позвоночных. На этом фоне однотипность строения их мозга выглядит парадоксально. Принципы его конструкции практически не изменялись как у архаичных, так и у современных рептилий. Анатомические

различия внешнего строения мозга в основном связаны с количественными, а не качественными изменениями. В соответствии с адаптацией к конкретной среде обитания может преобладать тот или другой отдел мозга, но принципы его строения сохраняются неизменными, а количественное (макроанатомическое) представительство анализаторов или моторных центров варьирует в широких пределах. Эти изменения меньше отражаются на внешней форме мозга, чем у первичноводных позвоночных (см. рис. III-4). Стабильность конструкции головного мозга рептилий говорит о ряде

263

Рис. III-4. Внешний вид головного, спинного мозга и плечевого нервного сплетения рептилий на примере современных диапсид.

а, б — аллигатор; в — варан. Оба вида принадлежат к различным группам диапсид: аллигатор относится к архозаврам, а варан к лепидозаврам. Конструкция их головного и спинного мозга принципиально не отличается от «рептилийного» архетипа.



264

принципиальных приобретений, которые оказались настолько универсальны, что не нуждались в качественной перестройке миллионы лет. Новые по сравнению с амфибиями свойства мозга рептилий дали этой группе значительные эволюционные (поведенческие) преимущества, позволившие освоить всю сушу, воздушную и водную среду.

§ 36. Общий план строения нервной системы рептилий

При масштабном освоении суши мозг рептилий изменился. Однако его морфологические перестройки, на первый взгляд, не были столь принципиальными, как у амфибий. Поверхностный анатомический анализ показывает, что древний «амфибийный» архетип строения центральной нервной системы не подвергся радикальным изменениям (см. рис. III-4; рис. III-5; III-6). Этот поверхностный взгляд на морфологию нервных центров рептилий может ввести в заблуждение. Только рептилии смогли эффективно освоить сушу, доминировать в воде, подняться в воздух и стать первой доминирующей группой позвоночных. Основой для такой широкой и полиморфной радиации был не только бесконечный пищевой ресурс, но и эффективная система управления организмом — мозг. При появлении рептилий произошёл ряд существенных перестроек нервной системы, которые затем стали базовыми для всех амниот. По-видимому, эти изменения были схожими, хотя и могли возникать совершенно независимо. Основная трудность состоит в том, что первичный

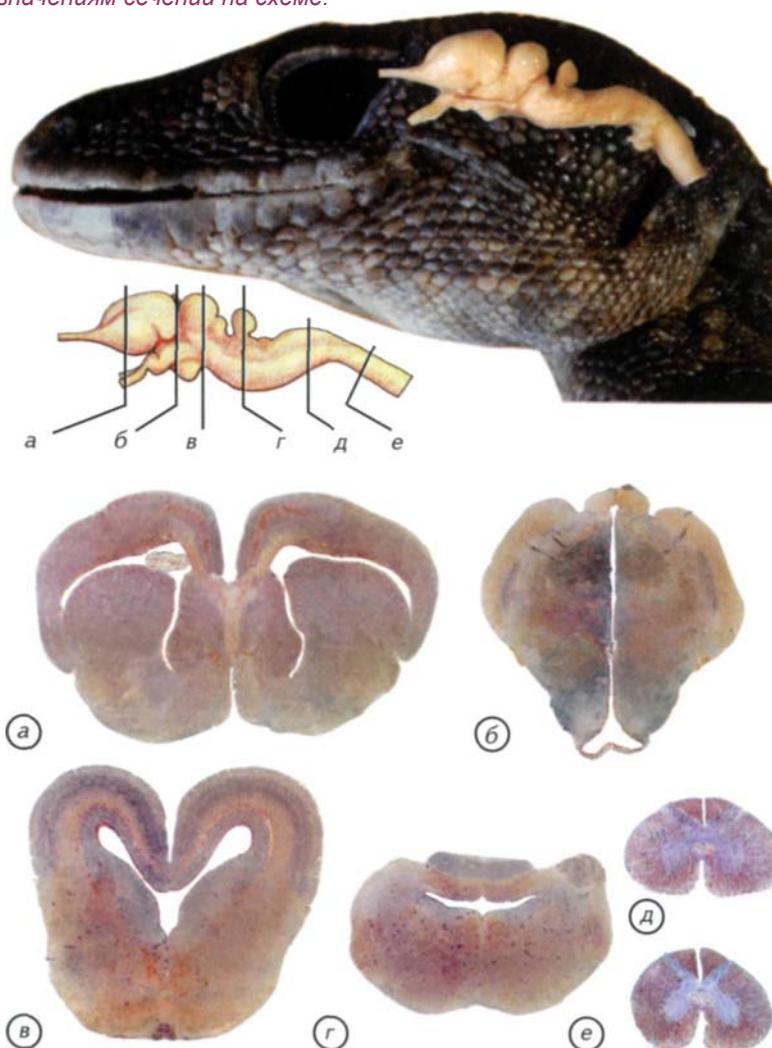
архетип строения нервной системы был замаскирован дальнейшими адаптивными специализациями. Его реконструкция возможна только при выделении ключевых и повторяющихся структурных элементов в организации мозга рептилий. К сожалению, современные рептилии скромно представлены довольно специализированными видами. Это несколько затрудняет поиск древних конструкций мозга, принадлежавших их далёким предкам.

Рассмотрим общий план строения нервной системы рептилий. Их нервная система развита значительно лучше, чем у амфибий и первичноводных позвоночных. Спинной мозг имеет цилиндрическую форму с плечевым и поясничным утолщениями, соответствующими поясам конечностей. Сзади спинной мозг продолжается, постепенно сужаясь, в начало хвостового отдела позвоночника. Головной мозг более широк и массивен, чем у амфибий, особенно у крокодилов и черепах. Для рептилий характерны изгибание ствола и стремление крупных полушарий надвинуться на лежащие позади промежуточный и средний мозг (см. рис. III-6; рис. III-7; III-8). Полушария переднего мозга без резких границ переходят в обонятельные луковицы, от которых начинаются обонятельные нервы.

265

Рис. III-5. Голова геккона (*Gekko gekko*) с вписанным в неё головным мозгом и гистологические срезы через основные отделы.

а — полушария переднего мозга; б — промежуточный мозг; в — средний мозг; г — задний мозг; д — каудальный конец продолговатого мозга; е — спинной мозг. Срезы соответствуют уровням расположения и обозначениям сечений на схеме.



266

Увеличение размеров полушарий переднего мозга связано с появлением зачатков коры — одного или нескольких слоёв клеток, расположенных под поверхностью мозга (см. рис. III-7, а). В этой зоне переднего мозга осуществляется вторичный анализ информации, поступающей от органов обоняния. Промежуточный мозг почти совсем закрыт сверху передним мозгом, так что на дорсальную поверхность выходит только париедальный (парапинеальный) орган. У многих ящериц этот орган сохраняет строение неинвертированного глаза беспозвоночных (см. рис. III-5-III-8). Как и у других позвоночных, промежуточный мозг рептилий имеет воронку, переходящую в гипофиз. Средний мозг представлен хорошо развитым двуххолмием, которое выполняет функции зрительных центров (см. рис. III-5; III-6). Однако у змей зрительное двуххолмие несколько редуцируется и впервые появляются небольшие парные задние бугорки — среднемозговые центры слуха (у рыб и личинок амфибий они обслуживали органы боковой линии). Двигательные отделы включают в себя

задний и продолговатый мозг. Это крупный комплекс мозга с почти закрытым IV желудочком. Он прикрыт сверху мозжечком, который может иметь вид полоски, треугольника или овала, как у крокодилов (см. рис. III-6).

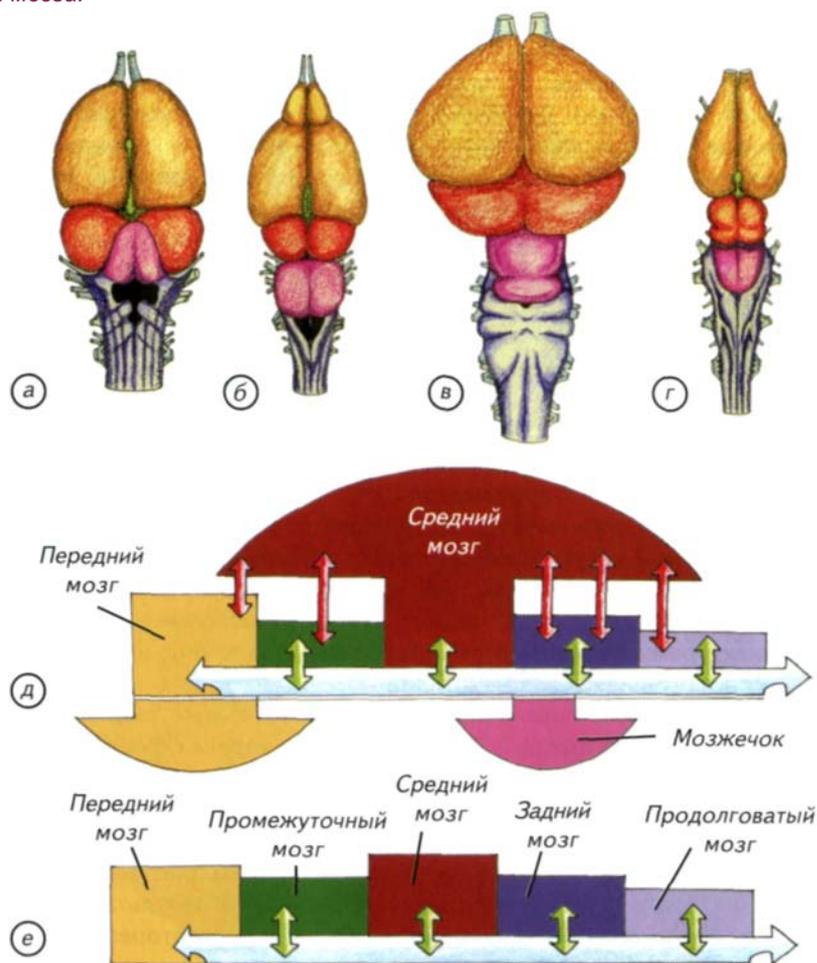
Черепно-мозговые нервы представлены 12 парами, которые преимущественно обособлены друг от друга. Большинство нервов рептилий не связаны друг с другом и выходят из мозга по отдельности. Только у змей лицевой нерв иногда тесно связан с узлом тройничного нерва. Обонятельный нерв (I) снабжает своими ветвями обонятельный мешок и яacobсонов орган (см. рис. III-8, в). Расположенный рядом терминальный нерв (0) иннервирует этмоидную часть головы. Зрительные нервы (II) образуют в основании черепа перекрест, называемый хиазмой, при этом у ящериц волокна одного зрительного нерва проходят сквозь щель другого. Лицевой нерв (VII) представляет небольшую, слабо развитую ветвь. Блуждающий нерв (X) является одним из наиболее длинных черепно-мозговых нервов. Это обусловлено тем, что сердце, желудок и лёгкие сильно удалены от головы. К блуждающему нерву прилежит добавочный нерв (XI), а подъязычный нерв (XII), начинаясь несколькими корешками от передней части спинного мозга, выходит из черепа через одно или несколько специальных отверстий.

Органы чувств рептилий обладают рядом уникальных особенностей, связанных с ороговением покровов. Несмотря на ороговение, в чешуйках кожи многих рептилий найдены осязательные пятна, а под чешуйками существует развитая сеть осязательных телец с нервными окончаниями. Специализация нервных окончаний, иннервирующих

267

Рис. III-6. Головной мозг современных рептилий различных систематических групп и схема мозга анамний и холоднокровных амниот.

а — хамелеон (Chamaeleo lateralis); б — красноухая черепаха (Pseudemys scripta); в — аллигатор (Alligator mississippiensis); г — сетчатый питон (Python reticulatus); д — схематическое изображение мозга рептилий; е — схема мозга амфибий. Голубые и зелёные стрелки показывают связи между отделами мозга. Грибовидные расширения над двойной полосой обозначают ассоциативный центр, а под полосой — адаптивное увеличение размеров отдела. Красные стрелки показывают связи ассоциативного отдела с другими отделами мозга.



268

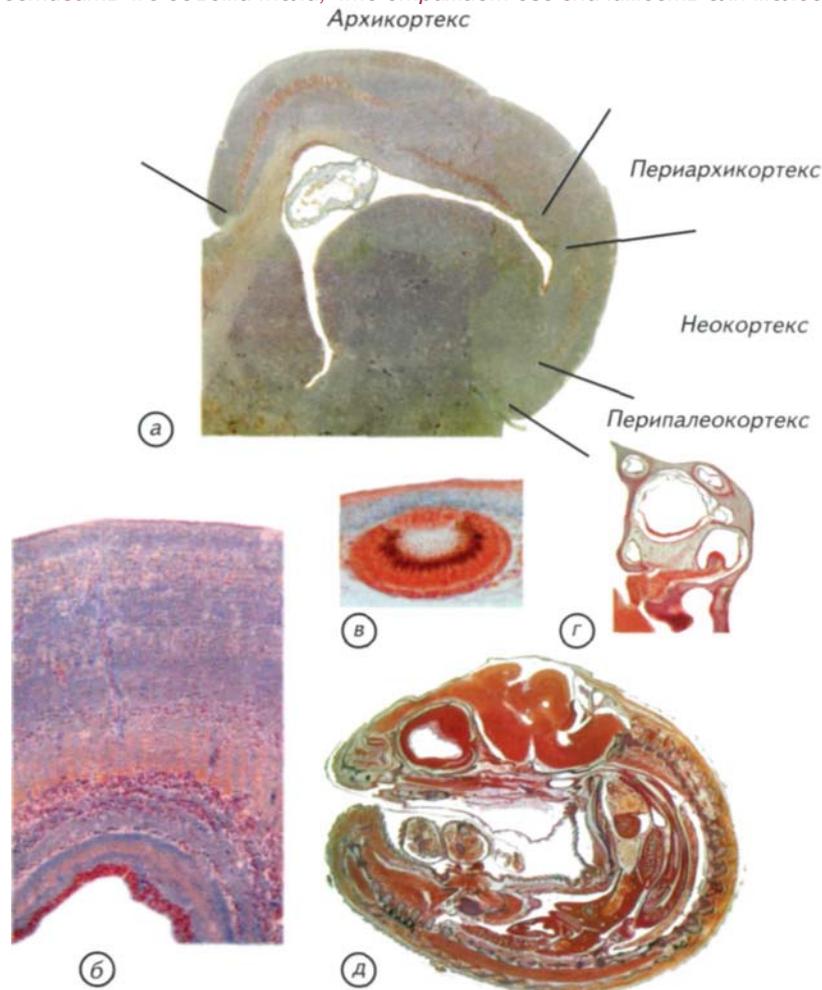
кожу, является прообразом развитых соматических рецепторов млекопитающих (Spearman, Riley, 1980). Огромное значение как осязательный орган имеет язык. У многих змей и ящериц он постоянно находится в движении. Вкусовыми органами служат луковичеобразные тельца в слизистой стенке языка и нёба. Орган обоняния у рептилий представлен двумя системами: основной (обонятельный эпителий носовых мешков) и

добавочной (якобсонов орган) (см. рис. III-8). Носовая полость парная, сообщается с ротовой и глоточной полостью через хоаны. У ящериц и змей часто встречается парная полость, лежащая книзу от носовой и открывающаяся особым отверстием в ротовую полость. На дне полости расположены хемочувствительные карманы — якобсонов орган, в который рептилии вкладывают раздвоенный на конце язык (Halpern, 1987). Слуховой аппарат рептилий состоит из внутреннего и среднего, а иногда и из зачатков наружного уха. Лабиринт более развит, чем у амфибий (см. рис. III-7, *в*, III-8), а у крокодилов появляются признаки улитки. У некоторых змей имеются терморцепторы очень высокой чувствительности. Они могут улавливать с расстояния 15 см инфракрасные волны от мыши, температура тела которой выше, чем температура окружающей среды. Так как терморцепторы расположены в лицевых ямках, гремучие змеи могут определять направление на источник теплового излучения. Глаза рептилий обычно несколько крупнее по отношению к голове, чем у амфибий. Глазное яблоко шаровидной формы, а вокруг роговицы у многих ящериц и черепах формируется склеротикальное кольцо из костяных пластинок. Аккомодация у большинства рептилий достигается при помощи мышцы, расположенной вокруг хрусталика. Эта мышца сжимает хрусталик, делая его толще, и тем самым даёт возможность рассматривать близко расположенные предметы. Только у змей аккомодация происходит в результате перемещения хрусталика, как у амфибий. В цветных фоторецепторах (колбочках) рептилий и птиц находятся специальные цветные масляные капли, которые сужают кривые спектральной чувствительности рецепторов и уменьшают их взаимное перекрытие. Масляные капли в 2-5 раз увеличивают число различимых цветовых оттенков (Levine, 1985). Многие черепахи обладают хорошим цветовым зрением. В сетчатке одного из исследованных видов (*Pseudemys scripta*) было найдено несколько типов фоторецепторов, отвечающих за восприятие цвета и освещённости: палочки, красные колбочки, красно-зелёные двойные колбочки, одиночные красные и зелёные колбочки. Фоторецепторы работают в различных условиях освещённости фона и объекта, что позволяет черепахам использовать 4 механизма цветовосприятия.

269

Рис. III-7. Гистологическое строение рептилий и ассоциативных центров головного мозга.

а — фронтальный срез через полушарие переднего мозга с основными ассоциативными кортикальными структурами, расположенными между маркерами границ; *б* — срез через многослойную крышу среднего мозга геккона; *сагиттальный срез через теменную глаз (в) и лабиринт (г) Lacerta agilis*; *д* — сагиттальный срез через эмбрион *L. agilis* перед вылуплением. Объём головного мозга новорождённой ящерицы может достигать 1/5 объёма тела, что отражает его значимость для молодого животного.



Поведение рептилий построено на врождённых реакциях, которые заметно индивидуализируются в процессе жизни. Этому способствует продолжительность приобретения индивидуального опыта. Крупные черепахи живут до 150-250 лет, змеи и ящерицы — 7-25 лет, а крокодилы — до 70-80 лет. У многих рептилий очень большую роль играет обучение. Они легко приручаются и быстро осваивают лабиринт или зрительные условные сигналы. Черепахи, принадлежащие к древнейшим анапсидам, могут вторично узнать фигуру, нарисованную сплошной линией, даже если она очерчена пунктиром или повёрнута на небольшой угол. Ящерицы и змеи способны к некоторому прогнозированию развития событий. Это позволяет им преследовать добычу уже после того, как она скрывается из виду. Однако водяные ужи, обученные правильно проходить Т-образный лабиринт, после линьки всё забывают. Аналогично ведёт себя шипохвост, который, привыкнув к новой территории, забывает её после кратковременного охлаждения. Крокодилы проявляют довольно изошрённую заботу о потомстве. Они готовят кучи из земли, листвы и веток, куда откладывают яйца. Пока зародыши развиваются, крокодилы косвенными способами контролируют температуру и охраняют кладку, а затем выкапывают вылупляющихся потомков.

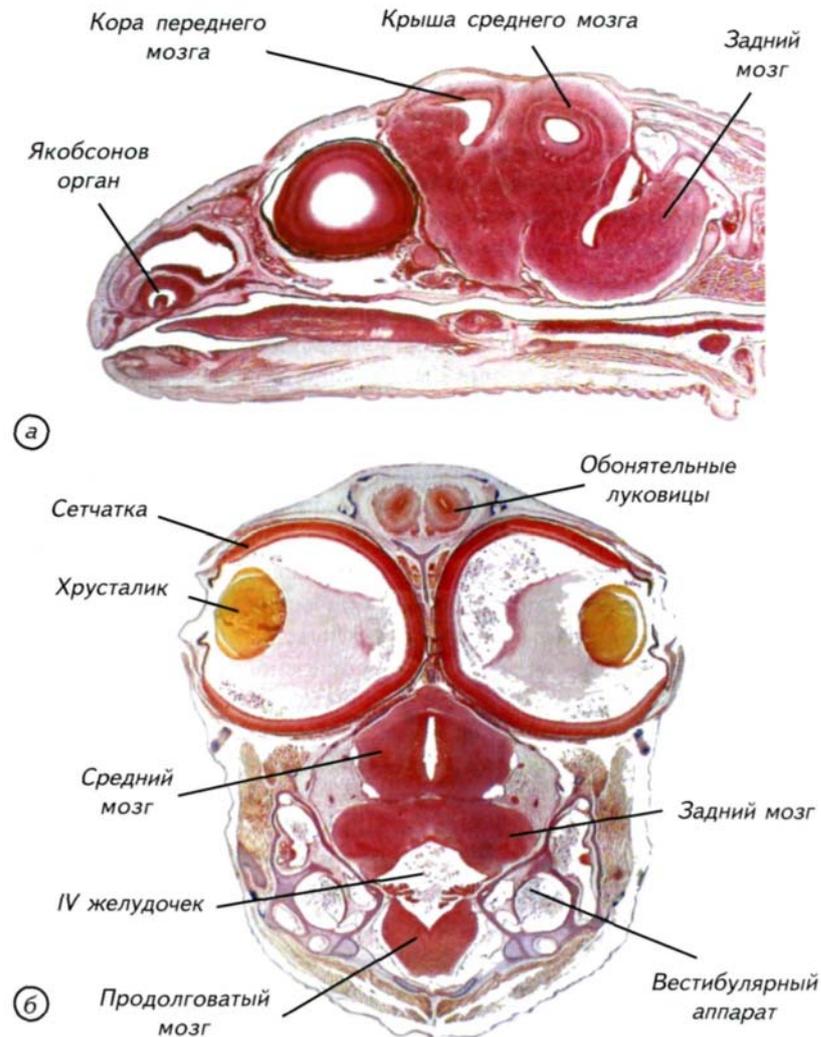
У рептилий известна иерархическая организация компактных групп. Доминирующей игуане уступают место не только на своей территории, но и на соседних, когда она направляется на охоту в общие нейтральные зоны. Иерархия у гигантских черепах Галапагосских островов выражается в строго установленном порядке следования друг за другом во время миграций. Групповая организация рептилий является одной из сложных форм общественного поведения, которая была достигнута у холоднокровных животных. Перечисленные особенности современных животных только косвенно отражают зоопсихологические достижения вымерших рептилий. Однако всё разнообразие их поведения базируется на головном мозге общего архетипа, который заслуживает отдельного рассмотрения.

§ 37. Ассоциативный центр мозга рептилий

Рассмотрев общий план строения нервной системы, следует отдельно остановиться на новых принципах организации и работы мозга, впервые реализованных у рептилий. Нервная система архаичных амниот стала логическим развитием строения удачной амфибийной конструкции. Однако мозг амфибий практически выполнял функцию сложного рефлекторного аппарата, а его интеллектуальные возможности остались невостребованными. Эволюция амфибий решалась мышцами, зубами, линейными размерами и масштабами

Рис. III-8. Сагиттальный (а) и горизонтальный (б) гистологические срезы через голову ящерицы (*Lacerta agilis*) в конце эмбрионального развития.

Относительный размер мозга в несколько раз больше, чем у амфибий. К моменту выплупления рептилии обладают эффективным вестибулярным аппаратом, зрением, слухом и обонятельной системой.



272

размножения. Шло элементарное освоение пищевых ресурсов, где для развития сложного поведения не было ни места, ни биологической необходимости. Со следами этого периода эволюции позвоночных мы сталкиваемся, пытаясь выработать условные рефлексы у различных представителей современных амфибий. Крайне низкая обучаемость и отсутствие долговременной памяти для накопления индивидуального опыта показывают, что сложных поведенческих задач перед древними амфибиями никогда в их эволюции не стояло.

Особенности развития органов чувств и признаки сложного поведения рептилий базируются на особенностях структурной организации головного мозга. Мозг рептилий отличается от мозга амфибий как в количественном, так и в качественном отношении. До появления амниот стратегии поведения или реакция на конкретный раздражитель выбирались по принципу доминантности (см. рис. III-6, e). Этот принцип состоит в том, что выраженного крупного ассоциативного центра мозга у многих первичноводных позвоночных или амфибий нет (см. рис. III-6, e). Выбор формы поведения происходит на основании сравнения активностей примерно равноценных отделов мозга, обслуживающих различные органы чувств. Решающее значение играет уровень возбуждения мозговых аналитических центров одного из анализаторов. Представительство органа чувств, достигшее в мозге наибольшего возбуждения, и становится основной областью для принятия решения. После выбора одной из инстинктивных реакций происходит её поведенческая реализация. Этот процесс осуществляется под контролем того же простого сравнения доминантностей. Если в процессе осуществления реакции возникает новое раздражение, которое изменяет соотношение возбуждений органов чувств, то поведенческая реализация инстинктивного процесса останавливается. Каждая конкретная ситуация отличается от предыдущей, но задействуется тот же набор органов чувств. Если наибольшее возбуждение достигается в той же сенсорной системе, то поведение сохраняется, а если в другой, то изменяется. Поскольку абсолютно идентичные условия в естественной жизни практически не встречаются, поведение даже самых примитивных анамний будет бесконечно разнообразно. Следовательно, поведение каждой особи будет индивидуальным с довольно высокой динамической адаптивностью.

Первые признаки ассоциативного центра появились ещё в мозге амфибий. У них таким центром мог стать средний или промежуточный мозг. Для этого были все основания. В промежуточном мозге находятся нейроэндокринные центры, контролирующие половое поведение, миграции и энергетический баланс организма ананний. Через

273

активизацию центров промежуточного мозга запускаются инстинктивные программы поведения, которые контролируют работу других отделов мозга. Казалось бы, промежуточный мозг мог стать аналитическим центром поведения ананний, а затем и амниот. Однако в этом случае система реализации поведенческих реакций состояла бы не только в работе нервной системы. Каждый раз любое поведенческое событие приводило бы к стимуляции работы нейроэндокринных центров. Гормональная регуляция поведения реализуется долго, а неврологическая — быстро. При быстрой смене форм поведения наступал бы конфликт между инертными гормональными и динамичными нейральными программами поведения. У насекомых этот конфликт был решён в пользу нейрогормональных центров и чисто инстинктивного поведения.

С первичноводными позвоночными и амфибиями сложилась довольно нестабильная ситуация. С одной стороны, роль гормонально-инстинктивной регуляции поведения у амфибий очень велика и явно доминирует при выборе стратегий поведения. С другой стороны, нейроморфологический субстрат развит вполне достаточно для небольшой индивидуализации поведения при реализации этих стратегий. Возникла оригинальная система гормонально-доминантного выбора форм поведения из стандартного инстинктивного набора. У амфибий стратегия поведения определяется нейрогормональным состоянием особи. При реализации выбранной формы поведения она адаптируется к конкретным условиям при помощи сравнения доминантностей, которое было описано выше. В такой схеме контроля поведения ананний не остаётся места для ассоциативного центра. Он мог бы понадобиться только тогда, когда возникла бы потребность в быстрой адаптивной индивидуализации поведения. Такая ситуация может сложиться только в том случае, когда последовательная реализация инстинктивных форм поведения будет прямо зависеть от постоянно меняющейся ситуации.

В таких нестабильных условиях окружающей среды оказались архаичные рептилии. По-видимому, требования к быстрой индивидуализации поведения и памяти возросли, а реализация гормонально-доминантного принципа выбора из стандартного инстинктивного набора форм поведения стала неэффективной. Возник совершенно новый тип принятия решений, который сохранился в мозге современных рептилий, принадлежащих к отдалённым систематическим группам. Их всех объединяет одно принципиально новое качество мозга — выраженный ассоциативный центр (см. рис III-7).

274

Основной ассоциативный центр рептилий сформировался в крыше среднего мозга (см. рис. III-5, в; III-6; III-7, б). Он возник на базе нескольких органов чувств, которые имели представительство в этом отделе головного мозга. Основную часть крыши среднего мозга занимает представительство зрительной системы. Зрительные нервы после прохождения хиазмы перекрещиваются и поднимаются к крыше среднего мозга. Аксоны ганглиозных клеток сетчатки оканчиваются на нейронах крыши среднего мозга, которые организованы в стратифицированные структуры (см. рис. III-5, в; III-7, б). Существует чёткая топографическая связь между определённым участком сетчатки и зоной крыши среднего мозга. При этом соблюдаются форма изображения и взаимное расположение его элементов. Довольно долго переднюю часть крыши среднего мозга считали исключительно мозговым центром зрительного анализатора. Однако функционально-морфологические исследования показали, что это далеко не так.

Наряду с представительством зрительной системы в крышу среднего мозга приходят информация о соматической (кожной) чувствительности, двигательном анализаторе, вестибулярные и слуховые сигналы (см. рис. III-6, д). Слуховой анализатор у рептилий значительно увеличивает своё представительство в этом центре. В результате у многих рептилий в задней части крыши среднего мозга появляются малозаметные парные выпячивания — задние или нижние бугорки. Крыша среднего мозга становится не однородным анатомическим образованием, как у ананний, а четверохолмием. В ней сосредоточивается представительство практически всех основных дистантных и контактных анализаторов. Даже обонятельная система имеет своё представительство в крыше среднего мозга. За исключением обонятельной системы, практически все сенсорные проекции в крышу среднего мозга рептилий носят топологический характер. Это означает, что информация от каждого конкретного участка тела представлена в строго определённом участке крыши среднего мозга. Сохраняется принцип карты тела, которая точно переносится в мозг.

Таким образом, в крыше среднего мозга рептилий сосредоточена разнообразная информация о состоянии собственного организма и окружающего мира, которая объединена по топологическому принципу. Рассмотрим, что происходит в крыше среднего мозга, если передняя правая конечность рептилии просто стоит на необычной поверхности. При оценке такой ситуации в крыше среднего мозга осуществляется сравнительный анализ соматической, сенсомоторной, слуховой и зрительной информации. Это легко сделать, поскольку все сигналы концентрируются в одном центре, а зачастую и друг над

275

другом, как в слоистом пироге. Средний мозг проводит комплексный анализ многих факторов одного явления, что позволяет выбрать наиболее адекватную реакцию. Для этого идеально подходит стратифицированная структура крыши среднего мозга.

Предельно упрощая реальную ситуацию, можно сказать, что в крыше среднего мозга представительство различных сенсорных систем расположено на условных «этажах», организованных в горизонтальной плоскости. Каждый этаж занимает своеобразная карта. Она может быть сиюминутной информационной картой рецепторных сигналов от поверхности тела, изображением на сетчатке или акустическим полем. Все эти карты ориентированы на своих «этажах» так, что отражают примерно одно и тоже направление в пространстве. Слуховой сигнал от передней правой конечности лежит под её зрительной картой и над соматическим сигналом от кожи стопы. Специализированные «этажи» соотнесены между собой при помощи

вертикальных связей, которые позволяют быстро оценить конкретную ситуацию и принять адекватное решение. Эта схема работы крыши среднего мозга позволяет понять рефлекторное быстрое действие мозга рептилий. По-видимому, именно это быстрое действие стало основной причиной эволюционного успеха архаичных рептилий.

Появление у рептилий совершенного рефлекторного центра принятия решений привело к нескольким важным последствиям. С одной стороны, возможность быстрого выбора решений бессмысленна, если общий уровень метаболизма будет оставаться на прежнем уровне. Следовательно, развитие среднего мозга сопровождалось повышением обмена. С другой стороны, увеличение размеров крыши среднего мозга создало необходимый клеточный субстрат для развития памяти. Индивидуальный опыт животного стал базой для сравнения событий, разнесённых во времени. Переоценить это событие трудно. Впервые возникли реальные основы для индивидуализации поведения, построенной на сравнении различных событий. Надо отметить, что эти нейробиологические преимущества мозга рептилий обычно даже не рассматриваются при реконструировании ранней эволюции амниот (Carroll, 1982).

Архаичные рептилии вслед за развитием центра рефлексологического анализа получили материальный субстрат для запоминания различных событий. Им стало доступно воспроизведение индивидуального опыта, что служит основой обучения. С самообучаемыми архаичными рептилиями амфибии уже не могли конкурировать. Гормонально-инстинктивные принципы поведения амфибий, рыб и беспозвоночных сделали их кормом для рептилий с развитым рефлекторно-ассоциативным средним мозгом.

276

Все перечисленные преимущества строения головного мозга рептилий не могли возникнуть сами собой. Для столь глубокой качественной перестройки мозга должны были сложиться крайне жесткие и неординарные условия. Архаичные рептилии должны были оказаться в своеобразной среде с очень высокими требованиями к аналитическим свойствам мозга и индивидуальной памяти.

§ 38. УСЛОВИЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ МОЗГА РЕПТИЛИЙ

Ассоциативный мозговой центр не может возникнуть случайно. Энергетические затраты на содержание ассоциативного центра мозга и цена смены стратегий поведения всегда очень высоки (см. главу I). Должна быть причина для подобных биологических затрат, которые могут привести вид на грань исчезновения. Иначе говоря, морфофункциональная адаптивная эволюция основных систем организма должна быть полностью исчерпана в данной конкретной ситуации. Тогда могут начаться качественные преобразования нервной системы как крайне рискованный, но и чрезвычайно эффективный способ решения многих биологических проблем. При эволюционной перестройке нервной системы в первую очередь начинают трансформироваться органы чувств и сенсомоторная система. Поведенческие адаптации сначала обеспечиваются на количественном уровне и путём развития периферической части анализаторов. У рептилий есть все свидетельства этого этапа эволюционной адаптации. Их зрительная, слуховая, вестибулярная, обонятельная и сенсомоторные системы развиты в несколько раз лучше, чем у амфибий (Northcutt, 1981). Надо отметить, что развитие периферических анализаторов рептилий принципиально не отличается от аналогичных систем птиц и млекопитающих. По-видимому, уже у архаичных амниот органы чувств достигли высокой организации, свойственной современным рептилиям и в дальнейшем мало изменились (см. рис. III-8). Иначе говоря, на заре появления рептилий органы чувств быстро достигли пределов своего морфофункционального совершенства. Их дальнейшее развитие было возможно только за счёт аналитических мозговых центров. Аналогичные изменения произошли и в эффекторных системах.

Все глубокие адаптивные перестройки органов чувств, управления скелетной мускулатурой и развитые мозговые центры не могли сформироваться без настоятельной необходимости. Такая необходимость могла возникнуть только в условиях жесточайшей конкуренции, когда ресурсы были ограничены, а возможности скелетно-мышечных и метаболических адаптаций исчерпаны. Судя по всему, архаичные рептилии начали свою эволюцию не с растительной пищи и не с охоты за беспозвоночными.

277

Эта разнообразная группа сформировалась в результате истребления амфибий и архаичных рептилий. Они конкурировали друг с другом в охоте на амфибий, а затем и на ближайших исторических родственников. Только при агрессивной и бескомпромиссной охоте на себе подобных могли начать эволюционировать мозг и дистантные органы чувств.

Первые архаичные амниоты, по-видимому, сложились к концу карбона, около 280 млн лет назад. На протяжении примерно 30 млн лет до этого момента происходили события, приведшие к появлению столь успешной группы. Вполне правомерен вопрос о причинах появления амниот.

Подходящей средой для формирования нервной системы рептилий могли стать хорошо известные гигантские каменноугольные завалы, состоящие преимущественно из плаунов (*Stigmaria*, *Sigillaria*), хвощей (*Calamites*) и папоротников (*Medullosa*, *Psaronius*) (рис. III-9). В таких многометровых завалах из прогнивших или полых стволов деревьев могли сложиться идеальные условия для эволюции рептилий. Современные залежи каменного угля прямо свидетельствуют о том, что такие завалы из стволов деревьев были очень широко распространены и могли стать масштабной переходной средой амфибий к рептилиям. На это указывает и размер архаичных рептилий самых различных групп. Они в большинстве случаев были менее метра. Для животных таких размеров многометровые завалы из полых стволов деревьев представляли прекрасное место для укрытия, размножения и охоты.

Чтобы воспользоваться биологическими преимуществами древесных завалов, требовалось приобрести несколько специфических качеств.

Во-первых, было необходимо научиться хорошо ориентироваться в трёхмерной среде. Для амфибий это непросто, поскольку их мозжечок весьма небольшой. Даже у специализированных древесных лягушек, которые являются тупиковой эволюционной ветвью, мозжечок намного меньше, чем у рептилий.

Кроме развитого мозжечка, необходимы чувствительный вестибулярный аппарат, соматическая чувствительность, эффективное зрение и совершенная сенсомоторная координация движений. Эти эффекторные и рецепторные системы получили преимущественное развитие в мозге рептилий. У всех рептилий хорошо развиты мозжечок, вестибулярная система и её мозговое представительство. Высокое развитие этих центров было бы невозможно без перехода к активной жизни в трёхмерной среде древесных завалов.

Во-вторых, трудно представить себе среду обитания, где бы пропорционально возросли требования к развитию зрения, слуха и

278

обоняния. Обычно развитие слуха и обоняния сопровождается редукцией зрения или наоборот. Однако в глубине нагромождения стволов деревьев или в самих стволах почти всегда были сумерки, а на поверхности день сменялся ночью. Эти условия одинаково влияли на развитие обоняния, зрения и других органов чувств. Деревья хорошо проводят звук и колебания, что стало хорошим стимулом для развития соматической и слуховой чувствительности.

§ 39. Происхождение неокортекса

Обоняние играло в жизни архаичных рептилий из карбоновых лесных завалов почти такую же роль, как и зрение, а зачастую и преобладало над другими органами чувств. В безопасной глубине нагромождений стволов папоротников, плаунов и хвощей обоняние вполне могло стать ведущей системой среди анализаторов. Особое развитие обоняния связано у рептилий с якобсоновым органом, или вомероназальной системой. Она впервые возникла в связи с выходом древних амфибий на сушу. Первоначальное появление дополнительной обонятельной системы было обусловлено необходимостью одновременного анализа химических сигналов как в воде, так и в воздухе, как описано выше. Вомероназальная система является «наземным» хеморецепторным органом, который играл важную роль при выходе амфибий на сушу через почвенные или древесные лабиринты.

По достижении независимости от водной среды разделение обонятельной системы на воздушный и водный рецепторы формально отпало. Вомероназальная обонятельная система архаичным рептилиям стала не нужна. Казалось бы, это недавно появившееся эволюционное новообразование должно было редуцироваться и исчезнуть. Однако этого не произошло. За свою недолгую историю вомероназальный орган приобрёл одно дополнительное свойство, которое и решило его дальнейшую судьбу. Он стал специализированной системой половой хеморецепции. В условиях лабиринтов или многослойных лесных завалов роль полового обоняния трудно переоценить. Оно позволяет находить партнёра, заранее определять его готовность к спариванию, идентифицировать конкурирующих особей и следы других животных. По-видимому, став органом полового обоняния, вомероназальная система не потеряла способности к анализу высокомолекулярных органических соединений. Это позволило архаичным рептилиям использовать её для поиска добычи, миграции и дополнительной пространственной ориентации.

Подобная двухэтапная контактная хеморецепция достигается у многих современных рептилий при помощи языка. Его раздвоенный кончик захватывает молекулы и переносит их в парные вомероназальные ямки,

279

Рис. III-9. Переходная среда, в которой могли появиться древние амниоты.



*Средой для формирования древних амниот стали гигантские многометровые завалы из полых или частично разрушенных каменноугольных плаунов (*Sigillaria*), хвощей (*Calamites*) и папоротников (*Medullosa*). Они были широко распространены в карбоне и стали удачным местом для укрытия, размножения и охоты архаичных рептилий. Для передвижения в трёхмерной среде должны были сложиться сложная система управления движением и чувствительный вестибулярный аппарат. В таких условиях необходимо в равной степени использовать зрительную, слуховую, обонятельную и соматическую чувствительность, что стало причиной её быстрого развития. В столь сложной среде возникла необходимость в быстром и глобальном анализе всей информации, поступающей от различных анализаторов. Такой эффективный аналитический центр сложился на базе многослойной (стратифицированной) крыши среднего мозга. Увеличение количественного обеспечения рефлекторных процессов в среднем мозге привело к появлению возможности накопления индивидуальной информации и её адаптивного использования. Результатом этих процессов стало появление ассоциативного среднемозгового центра рептилий, который позволил этой группе доминировать миллионы лет.*

280

открывающиеся в ротовую полость. Таким образом, вторая обонятельная система трансформировалась в половой рецептор, способный к анализу высокомолекулярных соединений. Однако сам по себе дополнительный хеморецептор не даст никаких особых преимуществ, поэтому возникло реальное основание для развития дополнительной обонятельной луковицы и вторичных обонятельных центров в переднем мозге. Они сложились только у архаичных рептилий. Аналитический аппарат вомероназального органа формировался на базе уже имеющейся обонятельной системы.

В переднем мозге возникла парадоксальная ситуация. Сложилось два аналитических центра хеморецепции, которые выполняли различные функции. Их совмещение в одних и тех же структурах головного мозга было невозможно. У архаичных рептилий стали развиваться дополнительные центры переднего мозга, обслуживающие вомероназальную систему. В этот процесс были включены как древние обонятельные ядра базальной части переднего мозга, так и структуры нового плаща.

Отдалённые последствия этих событий мы видим у современных рептилий. Если сравнить фронтальные гистологические срезы переднего мозга амфибий и рептилии (см. рис. II-27, а; III-5, а), то первое очевидное отличие мозга рептилий связано со структурами, отделёнными от прижёлудочкового серого вещества прослойками волокон. Таких цитоархитектонических элементов нет даже в гипертрофированных полушариях переднего мозга безногих амфибий (см. рис. II-29, а). Вынесенные к наружной стенке полушария переднего мозга нейроны образуют находящие друг на друга пластинки, расположенные на дорсальной стороне полушария. Они относятся к эволюционным приобретениям рептилий и являются прообразом коры большого мозга млекопитающих. Слоистые структуры переднего мозга разделяют по цитоархитектоническим признакам на 5 основных зон: старую кору (архикортекс), межзачаточную периархикортикальную кору (периархикортекс), новую кору (неокортекс), межзачаточную перипалеокортикальную кору (перипалеокортекс) и древнюю кору (палеокортекс). Эти зоны расположены в полушарии переднего мозга в порядке их перечисления (см. рис. III-7, а). Медиальнее лежат старая кора и её дериваты, а вентролатеральнее — неокортекс, палеокортекс и переходные зоны (Филимонов, 1963, 1974).

Источником возникновения кортикальных структур переднего мозга рептилий стала обонятельная и вомероназальная система. Отростки клеток из основной и вомероназальной луковицы рептилий широко распределены между различными отделами переднего мозга. Различ-

281

ными методами установлены связи между дополнительной обонятельной луковицей вомероназальной системы, миндалевидным ядром и латеральной корой переднего мозга (Lohman, Smeets, 1993). Эти связи обнаружены у большинства рептилий, включая змей (Lanuza, Halpern, 1997). На латеральной поверхности мозга рептилий сосредоточены три основные структуры. В базальной части мозга расположено

миндалевидное ядро, которое переходит в палеокортекс. Несколько выше лежит небольшая переходная зона — перипалеокортекс, которая краем подстилает зачаток неокортекса.

Неокортекс является самой латеральной частью стенки переднего мозга (латеральная кора), а его основные афферентные волокна, через вторичные центры, приходят из обонятельных луковиц. У современных рептилий зачаток неокортекса получает вторичные обонятельные проекции из нескольких источников. Большая часть волокон приходит из переднего обонятельного ядра, которое связано как с основной, так и с добавочной (вомероназальной) обонятельной луковицей. Прямые проекции из основной и добавочной обонятельной луковицы немногочисленны. Однако в расположенном рядом с неокортикальным зачатком миндалевидном ядре заканчивается до 80% волокон добавочной луковицы. По-видимому, у архаичных рептилий прямые проекции вомероназальной системы были намного мощнее.

Следует отметить, что уже у рептилий существуют прямые связи между передним обонятельным ядром и латеральным зачатком коры переднего мозга, расположенным в противоположном полушарии. Следовательно, имеется опосредованная межполушарная интеграция корковых зачатков, которая стала прообразом мозолистого тела млекопитающих (Lohman, Smeets, 1993). Таким образом, латеральная кора архаичных рептилий обладает всеми свойствами интегративного центра. Она расположена на пересечении связей переднего мозга и служит своеобразной надстройкой над другими специализированными отделами. Преобладающими источниками афферентных связей зачаточного неокортекса являются обонятельный и вомероназальный центры. Связи с отдалёнными отделами нервной системы гарантируют быструю адаптацию полового поведения к изменяющимся условиям внешней среды. Это поведенческое преимущество предопределило репродукционный успех рептилий, но заложило самое чудовищное противоречие в структуру поведения млекопитающих.

Таким образом, возникновение неокортикального зачатка обусловлено обонятельной и вомероназальной системой. В дальнейшем основные аналитические функции вомероназальной системы стало выполнять миндалевидное ядро, которое связано с древними

282

стриарными структурами и гипоталамусом. Эти связи сохранены не только у рептилий, но и у млекопитающих (Martinez-Garsia, Martinez-Marcos, Lanuza, 2002). Однако рептилии не воспользовались потенциалом кортикальных структур переднего мозга, поскольку дальнейшее совершенствование вомероназальной системы прекратилось. Неокортикальный зачаток стал активно развиваться только у млекопитающих (Nieuwenhuys, 1998).

Появление кортикальных зачатков переднего мозга, обслуживающих аналитическую систему вомероназального органа полового обоняния, изменило ход неврологической истории позвоночных. Появился не гормональный, а нейральный центр управления поведением, связанный с репродуктивной активностью. Это приобретение дало важнейшее преимущество своим обладателям — пластичность стратегий полового поведения. Глобальный контроль за репродукцией остался в гормональных центрах промежуточного мозга. Однако впервые в истории позвоночных появилась возможность его адаптации к изменяющейся ситуации. Такая адаптивность репродуктивного поведения была возможна только на базе центров, интегрирующих половые обонятельные сигналы с остальными органами чувств. Небольшие кортикальные центры идеально подходят для этих целей. Они находятся между слоями нервных волокон, что делает их легкодоступными для отростков нервных клеток, расположенных в других отделах мозга.

Исследование этих связей неокортекса показало, что в скромных зачатках коры имеется представительство почти всех крупных ядер центральной нервной системы рептилий. Аксоны вставочных нейронов из сенсорных центров заднего мозга, мозжечка, крыши среднего мозга, тегмента, таламуса и нейроэндокринных центров промежуточного мозга оканчиваются в кортикальных структурах переднего мозга рептилий (Ulinski, 1990). Нисходящие, эффекторные связи менее развиты, но они затрагивают в основном сенсорные центры и ассоциативные области среднего мозга. Следовательно, специализированное половое представительство вомероназального органа переднего мозга превратилось в своеобразный центр сосредоточения информации от разнообразных органов чувств. Эффекторные сенсорные связи указывают на способность этой интегративной системы непосредственно воздействовать на двигательную активность рептилий. Такой эффективной неврологической системы контроля и ситуационной коррекции полового поведения у позвоночных ещё не существовало.

Ситуация становится неординарной в поведенческом плане, если для обнаружения полового партнёра необходимо использовать спе-

283

циализированный орган обоняния. По-видимому, в условиях древесных завалов существовала жёсткая половая конкуренция, а поиск репродуктивной особи противоположного пола был очень затруднён. Такое предположение подкрепляется как значительным цитоархитектоническим развитием переднего мозга, так и нервными связями новообразованных центров. По сути дела, на базе системы управления половым поведением сложился интегративный комплекс, аналогичный среднему мозговому ассоциативному центру рептилий. Если среднему мозговому центру решал в основном адаптивные задачи, связанные с работой органов чувств, то переднему мозговому — проблемы размножения. Поведение рептилий оказалось под контролем двух интегративных систем. Одна связана с адаптивной специализацией, а другая — с репродукцией.

Ассоциативные центры среднего мозга не могли долго конкурировать с половыми интегративными центрами переднего мозга. Половое поведение поддерживается гормонами, которые могут легко подчинить себе работу всего мозга. Влияние гормонов всегда генерализованное, их воздействию подчиняется не только мозг, но и другие системы органов. В репродуктивный период животное может довольно долго игнорировать пищу и обычные формы поведения, поэтому в период размножения роль основного интегративного центра переходит от крыши среднего мозга к зачаточной коре переднего мозга рептилий. Маловероятно, чтобы в условиях карбоновых завалов была заметна смена времён года или действовал другой сезонный механизм регуляции половой активности. Архаичные рептилии могли размножаться в любое время, за исключением

периода созревания.

Последствия такой половой стратегии сказались на приоритетах развития ассоциативных центров головного мозга. Ассоциативное доминирование половых переднемозговых центров становилось не периодическим, а постоянным. Средний мозг стал использоваться как вторичный ассоциативный центр, а затем как носитель видоспецифического инстинктивного поведения. Ассоциативные функции постепенно полностью перешли к переднему мозгу, что привело к появлению млекопитающих. Архаичные рептилии могли заложить основы «рассудочной» эволюции ассоциативных центров на базе среднего мозга. Этого не произошло, а мышление птиц и млекопитающих сформировалось на базе древних половых центров.

Следовательно, в карбоновых древесных завалах сложились условия для появления архаичных рептилий. Там были подходящие условия для становления «рептилийных» органов чувств и их мозгового представительства. Остаётся открытым вопрос об объектах питания

284

древних амниот. По-видимому, это были в основном различные беспозвоночные, небольшие амфибии и сами древние рептилии. Часть архаичных рептилий могла специализироваться на растительной пище, количество которой было практически неограниченным. Однако наибольшего прогресса в карбоновых растительных завалах следовало ожидать от мозга всеядных или хищников. Карбоновые завалы или иные лабиринты стали для рептилий своеобразным полем бескомпромиссной битвы за выживание. На протяжении десятков миллионов лет эти существа оттачивали своё мастерство. В таких условиях вполне вероятно жесточайшая конкуренция, без которой невозможно представить себе столь быструю эволюцию мозга рептилий. Финал этого драматического периода истории позвоночных начался тогда, когда совершенные по тем временам хищники стали распространяться из среды своего становления (рис. III-10).

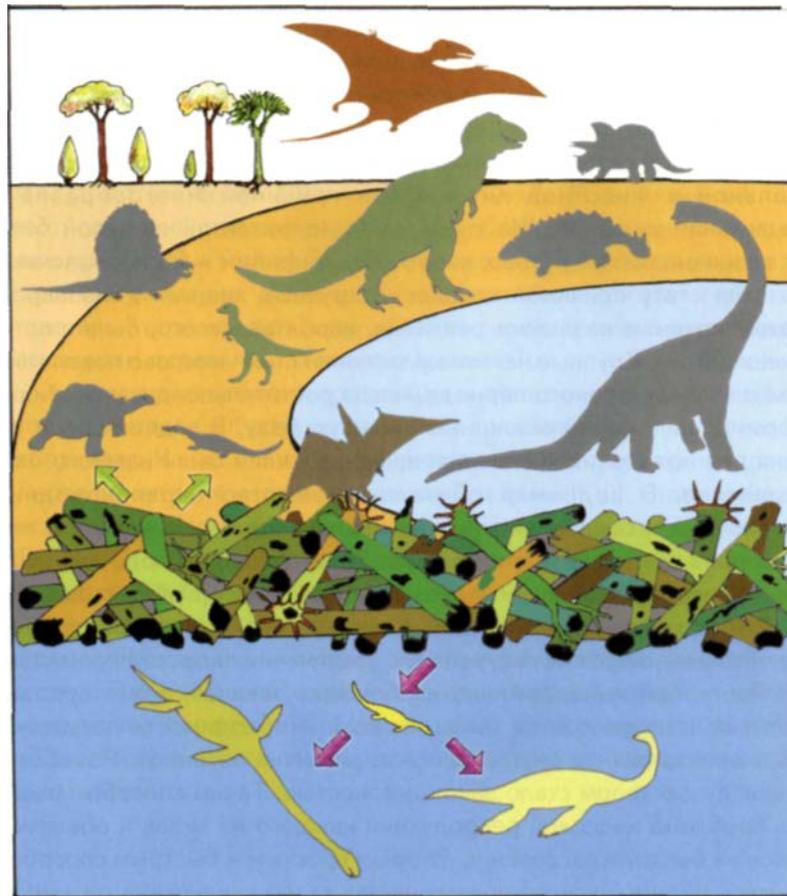
§ 40. Адаптивная радиация архаичных рептилий

Небольшие хищные и всеядные рептилии, эволюционировавшие в агрессивной среде растительных завалов, не были самыми крупными животными того времени. В конце карбона размер их тела обычно не превышал нескольких десятков сантиметров. В то время жили и намного более крупные хищники. Достаточно упомянуть о существующих доныне акулах или позднекарбонских антракозаврах (*Pteroplax*), которые достигали несколько метров. Распространение архаичных рептилий не было связано с какими-либо преимуществами в линейных размерах. Расселяясь по суше или возвращаясь в воду, они могли рассчитывать на новые качественные приобретения органов и систем.

В отличие от рыб и амфибий мозг древних рептилий был способен быстро решать многоплановые рефлекторно-инстинктивные задачи и понемногу накапливать индивидуальный опыт. Для этих целей использовался ассоциативный центр среднего мозга, который мог обрабатывать и сравнивать информацию, поступающую от различных органов чувств. Дополнительное преимущество давала совершенная система контроля полового поведения, которая могла сочетаться с внутренним оплодотворением и развитием. Зачаточный ассоциативно-половой центр переднего мозга позволял полностью перенаправлять активность животного на репродуктивное поведение, что давало неоспоримые преимущества в новых средах обитания. С таким багажом древние рептилии быстро стали доминирующей группой позвоночных на планете. Достигнутые неврологические преимущества рептилий оказались столь значительными, что поставили эту группу позвоночных практически вне конкуренции. Беспозвоночные, рыбы и амфибии стали пищевой базой для агрессивных и совершенных хищных рептилий того периода.

285

Рис. III-10. Условия возникновения мозга и вероятная адаптивная радиация архаичных рептилий.



Первые рептилии были небольшими животными, которые быстро эволюционировали в агрессивной среде гигантских завалов из карбоновых плаунов, хвощей и папоротников. После возникновения совершенного рефлекторно-инстинктивного комплекса, а затем и ассоциативных центров на уровне среднего мозга они получили гигантские поведенческие преимущества перед первичноводными позвоночными и амфибиями. Это послужило основой для быстрой адаптивной радиации и освоения всех доступных сред обитания. Дальнейшая эволюция заключалась преимущественно в увеличении размеров тела, смене типов питания и размножения.

286

Преимущество минимальной памяти и инстинктивно-ассоциативного принципа работы мозга оказалось безграничным. Это привело к тому, что в середине мезозоя рептилии стали доминировать на всей планете и во всех средах обитания. По-видимому, ограничения расселения рептилий были связаны только с низкими температурами. В остальных случаях практически неограниченные ресурсы растительной и животной пищи стали причиной многообразия и процветания рептилий. На суше не было развитой пищевой базы для возникновения крупных хищников. Амфибии и беспозвоночные не могли стать причиной появления крупных хищных динозавров. Первые крупные наземные рептилии, вероятнее всего, были растительноядными. Крупные наземные хищники стали массово появляться только к концу юрского периода, когда растительноядные рептилии сформировали собой обширную пищевую базу. В водной среде условия для появления крупных хищных рептилий были намного благоприятнее. В водоёмах обитало множество первичноводных позвоночных и беспозвоночных животных, поэтому крупные ихтиозавры появились уже в триасе (*Cymdospondylus*), а к юре это были одни из совершеннейших обитателей водной среды (*Ophthalmosaurus*).

Тем не менее биологический успех того периода состоял в быстром освоении пищевых ресурсов и в увеличении скорости размножения. Рептилиям, вышедшим из карбоновых завалов, при отсутствии реальных конкурентов не было никакой необходимости поддерживать энергозатратное внутриутробное развитие потомков. Появление яйцекладущих форм стало закономерностью. Таким способом решалась проблема массовой репродукции каждого из видов и обеспечивалось их быстрое расселение. Вторым простым и быстрым способом добиться биологического преимущества стало увеличение размеров. В конце концов большая часть архаичных рептилий пошла именно по этому пути. Спустя несколько миллионов лет на суше и в воде стали доминировать хищные и травоядные гиганты, которые были обречены на вымирание.

Самой любопытной с нейроморфологической точки зрения группой были летающие ящеры. По-видимому, они эволюционировали в условиях невысокой конкуренции. Вполне возможно, что птерозавры появились в верхнем ярусе карбоновых лесных завалов как планирующие животные (см. рис. III-10). В соответствии с изменениями в биологии птерозавры пользовались преимущественно зрением, а не обонянием. Следствием

такой специализации стало относительное увеличение размеров зрительных центров среднего мозга и снижение

287

роли обоняния. Полёт птерозавров был явно эффективен только при небольшом размере животных. Однако в исключительных случаях они достигали довольно крупных размеров. Известны находки, говорящие о существовании 10-килограммовых летающих ящеров с 8-метровым размахом крыльев (*Pteranodon*). Самое крупное летающее позвоночное также принадлежит к птерозаврам. Кальцекоатль (*Ouetzalcoatlus*) имел массу тела более 80 кг и размах крыльев 12 м. Активный полёт животного таких размеров требовал высокого совершенства в управлении крыльями и телом. Остаётся только догадываться, каких относительных размеров достигали сенсомоторные центры мозга этих гигантских птерозавров. Такая крайняя специализация не позволила птерозаврам пережить закат эпохи рептилий.

Аналогичные события произошли и с рептилиями, вернувшимися в воду. Их мозг был специализирован по зрительному типу, как и у птерозавров. Из небольших хищников они за короткое время превратились в гигантских морских рептилий (см. рис. III-10). Став гигантами, они достигли высокой специализации, которая оказалась столь же губительной для дальнейшей эволюции, как и размеры наземных архозавров. Наземным рептилиям повезло несколько больше. Среди них оказались не только гиганты, но и мелкие формы. Архаичные рептилии небольших размеров оказались пигмеями среди гигантов мезозоя. Однако у них сохранилось одно преимущество их предков — отсутствие выраженной специализации. Эта группа стала источником эволюционных экспериментов, приведших к появлению птиц и млекопитающих.

288

Возникновение мозга птиц

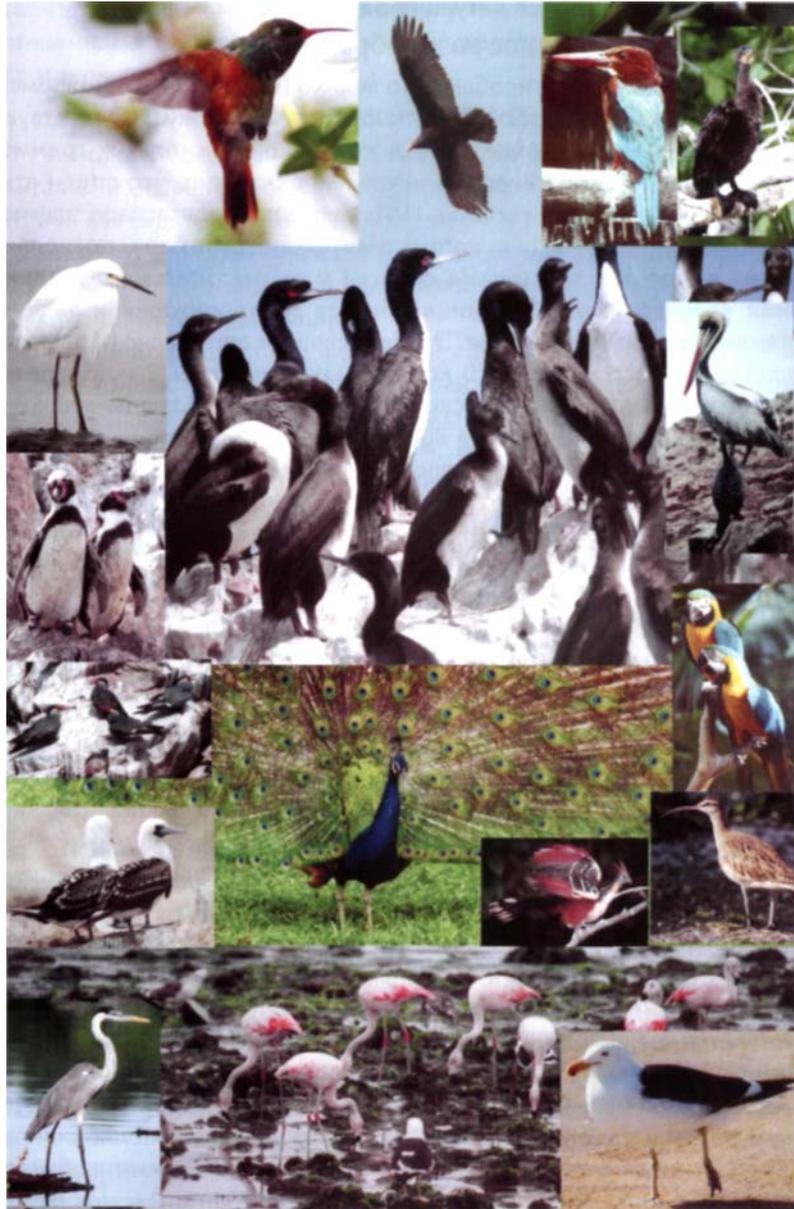
Птицы представляют собой обособленный класс теплокровных, двуногих и обычно летающих амниот. Они покрыты специализированными роговыми придатками — перьями. Современные птицы лишены зубов, но обладают удлинёнными челюстями, которые образуют клюв. Наземное передвижение обеспечивают парные задние конечности. Передние конечности видоизменены в крылья, приспособленные для полёта. Большинство птиц способны летать. Они могут находиться в воздухе очень долго и перелетать на большие расстояния. Сезонные миграции могут составлять несколько тысяч километров. В стабильном климате многие птицы не мигрируют или перемещаются на небольшие расстояния.

Летают не все птицы. Пингвины, киви и страусы не обладали этой способностью или утратили её вторично. Птицы — яйцекладущие животные. Все птицы откладывают яйца, но не все их насиживают и заботятся о птенцах. Для нормального развития зародышей необходима контролируемая температура окружающей среды. Это достигается насиживанием яиц, устройством защищённых гнёзд или созданием специальных конструкций, где температура поддерживается за счёт химических реакций распада. Поведение птиц крайне сложно и разнообразно, как и их внешний вид (рис. III-11). У птиц в разных пропорциях встречается инстинктивное и ассоциативное поведение и сохраняется способность к обучению на протяжении всей жизни. Многие птицы обладают хорошей памятью и могут осуществлять несложную инструментальную деятельность. Они легко обучаются решать простые задачи и подражать человеческому голосу. «Слова», произносимые птицами, являются эмоциональным символом ситуационного настроения, в котором они их запомнили, а не результатом рассудочной деятельности.

В отличие от всех рассмотренных выше групп животных, птицы любят играть друг с другом или с различными предметами. Они первые среди животных смогли заниматься деятельностью, не приносящей непосредственной биологической выгоды. Мозг птиц обеспечивает возможность предвидения событий. Они рассчитывают своё поведение на несколько шагов вперёд, что уже характерно для высших млекопитающих и человека. Это сходство сложного поведения с поведением млекопитающих свойственно относительно небольшой группе попугаев, врановых, хищных и некоторых других видов. Поведение большинства птиц контролируется преимущественно врождёнными

289

Рис. III-11. Разнообразие птиц.



290

инстинктами, хотя они могут адаптировать инстинктивные формы поведения к изменяющейся ситуации окружающей среды. §41. Биологическое разнообразие птиц. Разнообразие птиц необычайно велико (см. рис. III-11). Современные птицы достигают массы 165 кг (африканский страус). Существуют и необычайно мелкие виды, едва достигающие нескольких граммов (колибри). Палеонтологическая летопись показывает, что среди птиц встречались настоящие гиганты. Найденные на Мадагаскаре элементы скелета эпиорниса (*Aepyornis*), или слоновой птицы, позволяют сделать вывод, что при высоте около 3 м он достигал массы 600 кг. Самая крупная летающая птица обитала на территории нынешней Аргентины в позднем миоцене. Это был хищный аргентавис (*Argentavis magnificens*) массой около 70 кг и размахом крыльев 7 м. Диапазон размеров птиц впечатляет несколько менее, чем размеры млекопитающих и рептилий. Разница в 300 000 раз по массе среди вымерших и современных, летающих и нелетающих форм очень велика. Среди птиц, способных к полёту, разница по массе тела в 35 000 раз также убеждает в большом биологическом успехе этой группы. Эти летающие теплокровные позвоночные заняли доминирующее положение в воздухе, лесах, степях и на поверхности океана.

В настоящее время класс птиц (*Aves*) разделяют на два подкласса: *Arhaeorornithes* и *Neornithes*. В последнем подклассе принято выделять три надотряда, в которые входят все современные птицы: *Odontognathae*, *Palaeognathae*, *Neognathae*. Чаще используется несколько иная систематика, в которой класс птиц делят на надотряд пингинов (*Impennes*) и новонёбных, или типичных птиц (*Neognathae*). Это огромная группа, в которой 39 отрядов объединяют около 9000 видов птиц.

Среди птиц выделяются бескрылые нелетающие формы. Их крылья практически не развиты или не приспособлены для полёта. Современные наземные нелетающие птицы включают в себя африканских страусов, нанду, казуаров и киви. Их обычно называют бескилевыми птицами (*Ratitae*). Если их объединяют с разнообразными исчезнувшими видами, то всю группу обычно называют палеогнатами (*Palaeognathae*).

Нелетающие наземные птицы имеют множество признаков, указывающих на то, что они обладали способностью к полёту. В раннемеловой период палеогнаты ещё имели развитую грудину с килем и явно умели летать. Однако в условиях изоляции и при отсутствии хищников способности к полёту у крупных птиц быстро утрачивались, что приводило к появлению таких гигантов, как эпиорнис, моа или михиранги. Неспособны к полёту пингины и пингиноподобные птицы, вымершие в северном полушарии. Короткие крылья

291

пингинов специализированы для плавания, но непригодны для полёта. Нельзя исключить, что пингины никогда не были летающими птицами. На это указывает строение их перьев, видоизменённых крыльев и нижних конечностей.

§ 42. Морфологические особенности строения птиц

Биологическое разнообразие, использование различных типов питания и освоение всех мало-мальски пригодных для жизни территорий выглядят как большой эволюционный успех птиц. Парадоксально, что эти преимущества были достигнуты птицами при крайне ограниченных возможностях однотипной и специализированной морфофункциональной организации.

Специализация птиц видна при самом поверхностном взгляде. У птиц тонкая подвижная шея, компактное обтекаемое тело, крылья и удлинённые парасагитальные задние конечности. Покровы птиц представлены тонким эпидермисом, который утолщается только на задних конечностях. Кожа практически лишена желёз, поэтому эпидермис постоянно слущивается. Однако у куриных есть небольшая сальная железа у наружного слухового прохода и у большинства птиц — крупная надхвостовая железа. Она представляет собой комплекс трубчатых желёз, открывающихся в парную или непарную полость. Птицы выдавливают клювом из полости секрет желёз и растирают его по поверхности перьев. Надхвостовая железа и смазывание перьев особенно развиты у водоплавающих птиц. Это позволяет им предохранять оперение от намокания. Надхвостовой железы нет у страусов, дроф и некоторых других птиц. Такая кожа весьма уязвима и без роговых перьев существование птиц было бы невозможно. Пуховые и контурные перья расположены зонально, но покрывают всю поверхность тела птицы. Они выполняют защитные, терморегуляционные, маскировочные функции и являются одним из основных приспособлений для полёта.

Способностью птиц летать обычно объясняют почти все особенности их морфологического строения. В первую очередь привлекает внимание облегчённость скелета. Значительная часть костей птиц срастается, образуя непрерывные и однородные элементы. Этим достигаются максимальная компактность и конструкционная жёсткость скелета птиц. Практически все кости могут содержать полости, через некоторые из них проходят специальные воздушные мешки. Пневматичность костей птиц очень широко распространена, но киви (*Apteryx owenii*) не имеет полых костей, но обладает воздушными мешками, характерными для всех птиц.

292

Однако похожие по морфологии зачатки воздушных мешков встречаются у рептилий. Они наиболее развиты у хамелеонов. Воздух проникает в воздушные мешки через довольно длинную трахею и парные бронхи. Ветви бронхов, проходя через небольшие лёгкие, дают множество ветвей и оканчиваются в воздушных мешках. Мешки различаются по расположению и форме у представителей разных видов птиц. Чаще всего они расположены парами на шее, в грудной и брюшной областях. Прилежащие к костям мешки проникают в полости, не занятые костным мозгом, через специальные отверстия. У пеликанов воздушные мешки проходят под основание дермы и окружают основания перьев. Дыхание птиц за счёт мешков организовано таким образом, что обогащённый кислородом воздух проходит через лёгкие как на вдохе, так и на выдохе (Liem, 1988).

Строение пищеварительной системы отражает тип питания птиц, но имеет явные признаки адаптации к полёту. Ротовая полость переходит в глотку, а затем в пищевод. У птиц нет зубов, хотя у вымершего археоптерикса (*Archaeopteryx*), ихтиорниса (*Ichthyornis*) и гесперорниса (*Hesperornis*) мелкие зубы располагались на верхней и нижней челюсти. Несколько позднее существовали крупные рыбающие птицы с ложными зубами (*Pseudodontornis*), которые представляли собой ряды костных выступов и служили для эффективного удержания добычи. У современных птиц зачатки зубов не возникают даже в эмбриональный период.

Для добывания пищи птицы часто используют язык, покрытый жёсткими щетинками и сосочками. У попугаев он крупный и мягкий, а у страусов и пеликанов рудиментарный. Пищевод обычно имеет простое расширение или значительный боковой выступ — зоб. Проглатывание крупных фрагментов пищи требует обильной смазки пищевода. Чаще всего смачивание пищи происходит при помощи нижнечелюстных, угловых и нёбных слюнных желёз. Пройдя пищевод, пища попадает в железистый, затем — в мышечный желудок. У хищных птиц сильнее развита первая, а у растительноядных — вторая часть желудка. У рыбающих и многих хищных птиц пищеварительные ферменты настолько активны, что могут растворять кости жертв. В мускульном желудке птиц находится несколько групп мышечных волокон, покрытых защитным железистым слоем. В этом участке пищеварительной системы птиц часто присутствуют песок и мелкие камешки, служащие для перетирания пищи. Тонкая кишка птиц короче, чем у млекопитающих, но имеет слепые кишки. Они впадают в тонкую кишку птиц в зоне перехода тонкой кишки в толстую. Слепые кишки у некоторых видов могут отсутствовать, но обычно их две или

293

одна. Дополнительные слепые кишки свидетельствуют об определённом типе питания.

У большинства позвоночных, особенно растительноядных, пища подвергается ферментативной обработке в желудке. У птиц ферментация пищи проходит не в желудке, а в тонкой кишке и дополнительных слепых кишках. Толстая кишка короткая и переходит в объёмистую клоаку, с которой связаны парные мочеточники.

Они открываются на спинной стороне клоаки и выделяют концентрированную мочевую кислоту. Важным приспособлением к активному полёту считается отсутствие у птиц мочевого пузыря. Надо отметить, что мочевой пузырь развит у большинства рептилий, а у черепах он даже содержит жидкую мочу.

Кровеносная система птиц также обладает рядом особенностей, связанных с полётом. Сердце птиц расположено довольно далеко от головы, как и у рептилий. Если у рептилий правый и левый желудочки соединяются между собой, то обе половины сердца птиц полностью разобщены. Однако в обоих классах есть и исключения. У крокодилов перегородка желудочка полная, а у хорошо плавающих и ныряющих птиц есть овальное отверстие в перегородке предсердий. Следует отметить оригинальное артериальное кровоснабжение головного мозга птиц. У большинства птиц от аорты отходят два артериальных ствола. Один ствол является подключичной артерией, которая снабжает кровью крыло птицы. Второй артериальный ствол является сонной артерией, кровоснабжающей голову и шею. Очень часто сонная артерия у птиц непарная. Одна или две сонные артерии обычно расположены в углублении или специальном канале на вентральной (брюшной) поверхности шейных позвонков. Это положение сонных артерий у неплавающих птиц может заметно варьировать.

С кровеносной системой непосредственно связана лимфатическая система птиц. Лимфатические сосуды есть и у амфибий и рептилий. У хвостатых амфибий небольшие лимфатические «сердца» расположены между сегментами туловищной мускулатуры. У черепах и крокодилов появляются расширения лимфоидных сосудов, но крупные лимфатические цистерны или мешки возникают только у птиц. Для рептилий самым совершенным способом перемещения лимфы является работа сердца. У кайманов расширения лимфоидных стволов ассоциированы с сердцем. Сокращения сердца заставляют двигаться как кровь, так и лимфу. Птицы отчасти сохранили эту систему перемещения лимфы. Более того, у казуаров и некоторых других птиц обнаружено своеобразное лимфатическое сердце. Это мускульный мешок, расположенный у основания хвоста.

294

Столь подробное описание морфологических особенностей строения продиктовано уже упомянутой парадоксальной специализацией птиц. Скелет, покровы, кровеносная, выделительная и дыхательная системы имеют столько специфических особенностей, что их вполне хватило бы для гарантированного исчезновения любой другой группы позвоночных. Исключение составляет нервная система птиц. Во всех систематических группах птиц она построена удивительно однотипно. Анатомически различия обычно сводятся к размерам головного мозга (рис. III-12), а видовые особенности выявляются только на citoархитектоническом уровне. Она столь же специализирована, как и другие органы, но обладает уникальным архетипом строения, который оказался пригодным для всех форм адаптивного поведения и сред обитания.

§ 43. Нервная система и органы чувств птиц

Нервная система птиц состоит из центрального и периферического отделов. Головной мозг птиц крупнее, чем у любых современных представителей рептилий. Он заполняет полость черепа и имеет округлую форму при небольшой длине (см. рис. III-12). Самый крупный отдел — передний мозг. Он состоит из двух полушарий с гладкой поверхностью или слабо обозначенными продольными углублениями. Эти углубления не являются истинными бороздами, а отражают границы слоёв внутренних ядер (рис. III-13, а, е). Только у попугаев можно заметить небольшое морфологическое обособление височной доли полушарий. Основной объём полушарий занимают подкорковые ядра, кора имеет рудиментарное строение и занимает небольшую часть верхней стенки мозга. Полушария переднего мозга простираются назад до контакта с мозжечком. Следствием разрастания переднего мозга назад, а мозжечка — вперёд является то, что промежуточного мозга снаружи совсем не видно, хотя его можно определить по выросту эпифиза. Эпифиз у птиц развит незначительно, а гипофиз достаточно крупный. Средний мозг сильно развит, но из-за бокового расположения имеет нехарактерную внешнюю морфологию. Передние выпячивания крыши среднего мозга сдвинуты латерально. Их часто называют зрительными долями (Lobi optici). Мозжечок состоит из массивной средней части (червя), пересекаемой обычно 9 извилинами, и двух небольших боковых долей, которые гомологичны клочку мозжечка млекопитающих. Задний и продолговатый мозг имеет два резких изгиба, обусловленных ориентацией и подвижностью головы птиц.

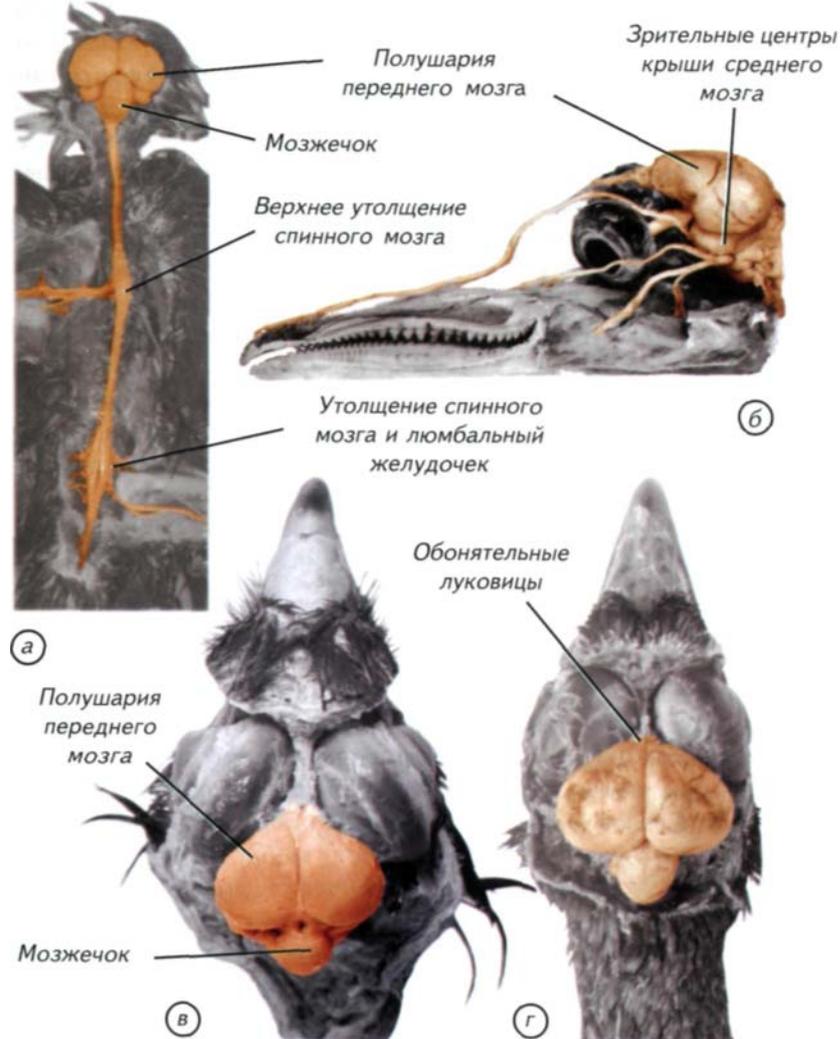
Гистологическое строение головного мозга птиц существенно отличается от такового у других групп позвоночных. Уже у амфибий можно выявить старый и древний стриатум, септум и в зачаточном виде базальные ядра переднего мозга. У рептилий появляется новый

295

Рис. III-12. Головной и спинной мозг птиц.

Головной мозг птиц обладает крайне стабильной анатомией. Он укорочен в rostroкаудальном направлении, а на его поверхности видны только парные полушария переднего мозга, крупный мозжечок и передняя часть крыши среднего мозга. Внешняя форма головного мозга практически не отличается даже у отдалённых видов.

а, в — хохлатый осоед (*Pernis ptilorhynchus*); б — серый гусь (*Anser anser*); г — павлин (*Pavo cristatus*).



296

стриатум, который становится доминирующей структурой переднего мозга (см. рис. III-12; III-13, а). Важно подчеркнуть, что новый стриатум возникает у птиц вопреки развитию зачаточного неокортекса рептилий. Иначе говоря, у рептилий получили значительное развитие структуры стриатума и септума переднего мозга. Они расположены в базальных частях переднего мозга птиц и развиты намного лучше, чем у рептилий (см. рис. III-13, а). Однако рептилии приобрели и зачаточные корковые структуры переднего мозга, которые сформировались в результате развития дополнительной (половой) обонятельной системы. Эти структуры стали выполнять у рептилий функции нового интегративного мозгового центра на базе переднего мозга. Казалось бы, дальнейшее развитие корковой системы переднего мозга гарантировало бы птицам необходимые поведенческие преимущества. Тем не менее этого не произошло. У птиц корковые структуры, впервые появившиеся в переднем мозге рептилий, носят откровенно рудиментарный характер.

Эволюция корковых структур переднего мозга рептилий полностью остановилась у птиц. Зачатки палео-, архи- и неокортекса практически не играют роли в контроле поведения, поскольку обоняние у птиц развито намного меньше, чем у рептилий. У большинства современных птиц нет развитого обоняния, а вомероназальная система полового обоняния у них вообще отсутствует. По-видимому, в период отделения предков птиц из общего рептилийного ствола обоняние перестало играть для них какую-либо роль. Крупный передний мозг остался функционально невостребован и стал морфологическим субстратом для возникновения ассоциативных центров. Зачаточные корковые структуры не могли играть существенной роли на фоне «освободившихся» от своих функций огромных ядер стриатума и септума. Невостребованная нейронная система этих структур надолго обеспечила мозг птиц резервами памяти и возможностями развития сложного адаптивного поведения.

Следы кортикальных структур переднего мозга птиц расположены только в дорсальной зоне полушария, а большую часть мозга занимают стриатум, септум и неостриатум. Функции ассоциативного центра в переднем мозге птиц выполняют чрезвычайно развитые структуры стриатума (рис. III-14, а). Однако историческое

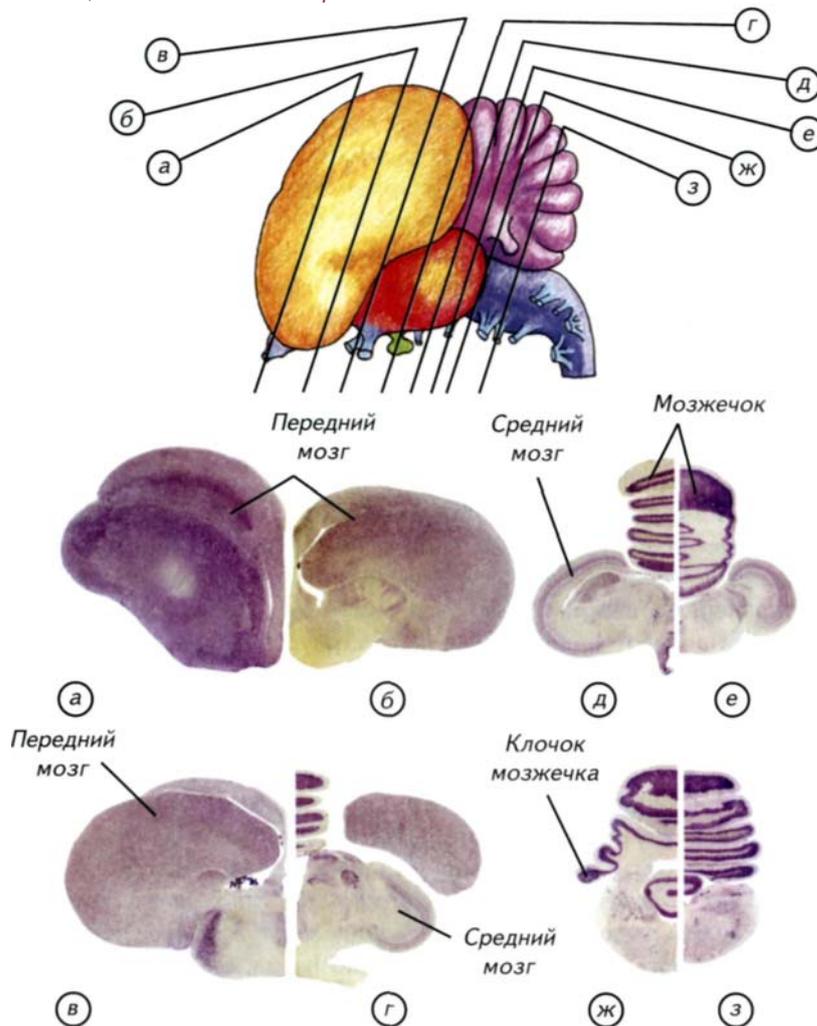
название «гиперстриатум» не отражает реального происхождения этого центра птиц. Ранее считалось, что гиперстриатум возник из стриатума и является его гомологом. Специальные исследования кинетики пролиферации и миграции нейробластов у птиц позволили установить, что гиперстриатум состоит из нейронов различного происхождения.

297

Рис. III-13. Цитоархитектоника головного мозга птиц на примере обыкновенной неясыти (*Strix aluco*).

Буквы сечений на схеме мозга соответствуют обозначениям гистологических срезов.

Микрофотографии гистологических срезов сделаны в соответствии с линиями, показанными на цветной схеме мозга с латеральной поверхности. Оранжевый цвет — передний мозг, красный — средний мозг, фиолетовый — мозжечок, синий — задний и продолговатый мозг.



298

Они по большей части мигрируют из латеральной (*paleopallium*) и новой коры (*neopallium*). Особенностью развития стриатума стало формирование структур ядерного типа, а не стратифицированных корковых образований. У птиц и рептилий разрастание стриатума приводит к экспансии дорсального внутримозжечкового бугорка, который практически полностью занимает полость латеральных желудочков (см. рис. III-14, а). Гиперстриатум птиц (рептилии имеют его признаки) выполняет функции новой коры. Он представляет собой высший ассоциативный центр, который определяет принятие решений и является основной зоной хранения индивидуального опыта. Через стриатум осуществляются контроль за двигательными функциями и связь с лимбической системой (Northcutt, 1981).

Спинальный мозг птиц развит очень хорошо. Он образует большие утолщения в плечевой и поясничной области, откуда отходят нервы передних и задних конечностей (см. рис. III-12, а). В поясничном утолщении верхняя стенка спинного мозга расходится, и центральный канал расширяется в ромбовидный синус, покрытый сверху только мозговыми оболочками. Спинномозговые нервы соединяются у птиц корешками ещё в канале позвоночного столба и выходят между дугами или через отверстия слившихся позвонков. В плечевом сплетении обычно участвуют 4 нерва, реже 3, а у страусов — только 1 нерв. Для управления задними конечностями у птиц существует два сплетения: поясничное и седалищное, или крестцовое. Поясничное сплетение обычно состоит из 3, но у страусов может включать и 5 нервов. Седалищное сплетение у всех птиц состоит из 4 крестцовых нервов.

Черепно-мозговые нервы у птиц представлены 12 парами, которые начинаются по отдельности.

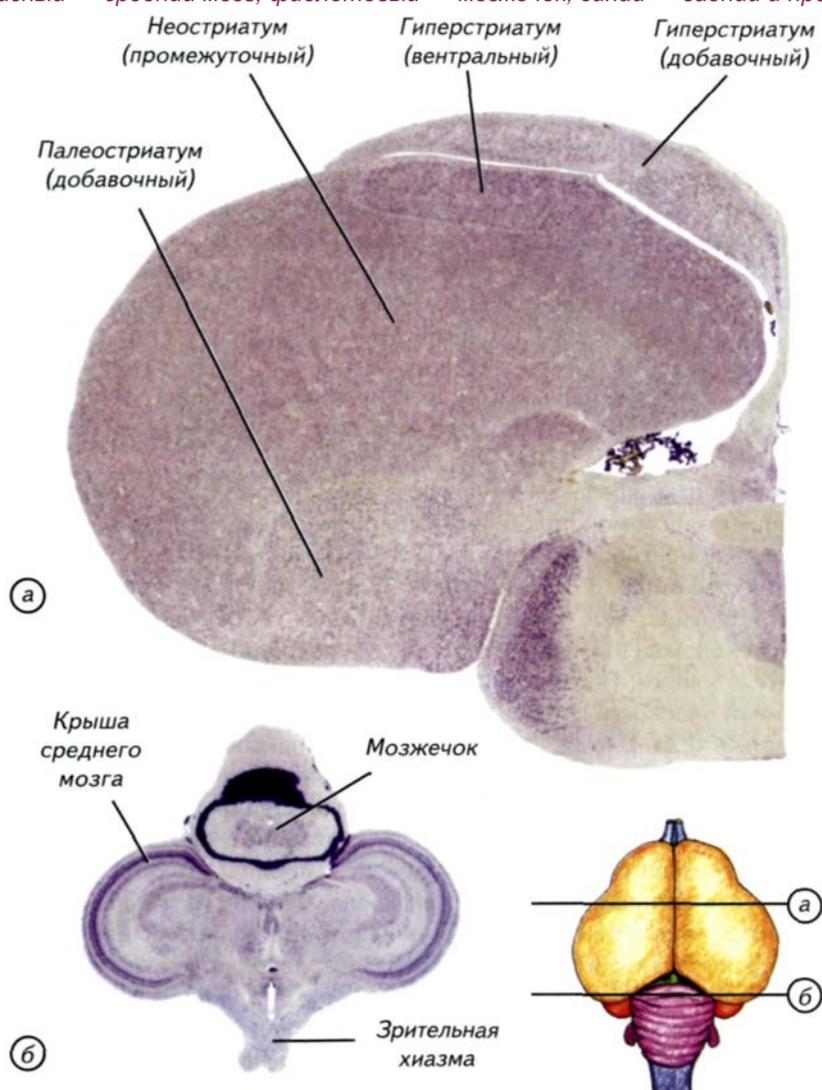
Обонятельный нерв (I) идет от нижней поверхности обонятельной доли, которая спереди и снизу примыкает к полушариям переднего мозга. Зрительные нервы (II) после хиазмы плавно переходят в средний мозг, а блуждающий нерв, как и у рептилий, идёт из черепа далеко назад, иннервируя сердце, лёгкие, пищевод и желудок. В отличие от рептилий, добавочный нерв (XI) представлен тонкой веточкой блуждающего нерва, а подъязычный (XII) нерв имеет корешки, отходящие как от продолговатого, так и от спинного мозга (Савельев, 2001).

Симпатическая нервная система птиц построена по общему для всех позвоночных принципу. Однако у птиц в шейной части расположен большой симпатический нерв, часто называемый пограничным стволом. Он лежит в канале, образованном двукорневыми началами поперечных отростков позвонков. Участок этого нерва прилежит к сонным артериям, а далее кзади симпатический нерв находится в

299

Рис. III-14. Строение полушария переднего мозга и зрительных долей среднего мозга птиц на примере обыкновенной неясыти (*Strix aluco*, а) и сизого голубя (*Columba livia*, б).

Микрофотографии соответствуют линиям, показанным на цветной схеме мозга. Оранжевый цвет — передний мозг, красный — средний мозг, фиолетовый — мозжечок, синий — задний и продолговатый мозг.



300

канале, образуемом головками и бугорками рёбер, и только в поясничной области он лежит свободно.

По строению органов чувств птицы имеют несколько отличий от остальных животных. Осязание многих птиц (кулики, утки) сосредоточено в челюстном аппарате, где расположены специализированные механорецепторы (тельца Гранди и Хербста). Осязательные тельца расположены в коже у основания крупных перьев и сконцентрированы в восковице, покрывающей основание клюва. Совы обладают особыми осязательными перьями, расположенными вокруг клюва. У дятлов, дроздов, попугаев и глухарей осязательные функции выполняет язык, весьма богатый нервными окончаниями; в нём присутствуют преимущественно различные типы механорецепторов, а не вкусовые сосочки. Птицы пользуются языком как органом осязания. Вкусовые рецепторы у большинства птиц развиты плохо, поскольку птицы обычно заглатывают пищу, не измельчая её в клюве.

Зрение птиц чрезвычайно острое. Глаз способен к аккомодации и обладает рядом морфологических

особенностей, позволяющих эффективно ориентироваться, успешно охотиться и издалека определять качество пищи. В сетчатке глаза птиц плотность фоторецепторов намного больше, чем у других позвоночных. В центральной части глаза расположен наклонный гребень, где сосредоточены светочувствительные клетки. Поскольку оптическая проекция растягивается на наклонной плоскости гребня, птицы видят эту часть изображения увеличенной в 0,25-1,2 раза. Дополнительным приспособлением, улучшающим цветовосприятие, являются масляные капли в колбочках сетчатки. Они функционируют, как цветные фильтры, что позволяет различать больше оттенков в световом диапазоне электромагнитных волн. Зрительная система птиц позволяет воспринимать объекты, излучающие в ультрафиолетовом диапазоне, и поляризованный свет. Некоторые перелётные птицы могут непосредственно воспринимать направление электромагнитных полей, что позволяет им ориентироваться в любой точке на поверхности Земли.

У птиц отлично развит слух. Орган слуха состоит из внутреннего, среднего и зачатков наружного уха. Птицы воспринимают звуковые сигналы очень широкого диапазона. В этом отношении они могут намного превосходить многих млекопитающих как по диапазону, так и по чувствительности к слабым звукам. У птиц хорошо развит вестибулярный аппарат. Он состоит из полукружных каналов, отвечающих за рецепцию, связанную с угловым ускорением, и гравитационного рецептора (рецептора линейного ускорения). Все эти компоненты есть и у рептилий. Однако у птиц появился совершенный мозговой центр анализа вестибулярных и кинестетических сигналов — мозжечок.

301

§ 44. Условия возникновения мозга птиц

Если обратиться к морфологии птиц, то условия их специализации станут довольно очевидны. Основным сенсорным органом архаичных птиц было зрение. Этмоидное осязание, прекрасно развитое у рептилий, возникло у современных птиц уже вторично, а вкусовой рецепторный аппарат практически редуцирован. По сравнению с рептилиями у птиц получили дальнейшее развитие вестибулярный аппарат и слуховая система. Обонятельные луковицы, составляющие до 1/3 объёма полушария переднего мозга у рептилий, не превышают 1/40 у современных птиц. Только немногие виды птиц (альбатрос, попугаи) способны хорошо анализировать запахи и использовать их для навигации и оценки качества пищи. Обоняние явно играло второстепенную роль у рептилийных предков птиц, а вомероназальная система редуцировалась. Невостребованность вомероназальной системы говорит о том, что даже половое обоняние утратило для этой группы значение. Однако нельзя утверждать, что вомероназальная система у предков птиц вообще отсутствовала. В доральной части полушарий переднего мозга находится небольшой участок, содержащий все основные фрагменты архи-, палео- и неокортекса. Это говорит о том, что предками птиц, безусловно, были довольно совершенные архаичные рептилии. Они явно обладали всем набором признаков, характерных для наиболее продвинутых представителей рептилий. По-видимому, выделение предков птиц в обособленную специализированную группу произошло к середине триаса, около 230 млн лет назад.

Вполне вероятно, что летающие, планирующие и бегающие птицеподобные рептилии с перьями возникали в этот период неоднократно. На это указывают находки археоптерикса (*Archaeopteryx*) и энантиорниса (*Enantiornithes*). Обе группы явно специализированы и скорее возникли независимо друг от друга и от предков настоящих птиц (Choudhury, 1995). Единственным кандидатом на роль потенциального предка настоящих птиц может быть протоавис (*Protoavis texensis*), который уже существовал в позднем триасе. Это значит, что все события, связанные с появлением птиц, происходили в начале или середине триаса. Надо отметить, что протоавис уже обладал достаточно крупным мозгом «птичьего типа» и имел особенности строения скелета, свойственные современным птицам. Это указывает на его явную специализацию, которая должна быть биологически обоснована.

Рассмотрим нейробиологические характеристики и условия возникновения мозга настоящих птиц. Архаичные птицы не пользовались обонянием, вкусовым анализатором и развитыми этмоидными рецепторами рептилий. Слуховая система рептилий была сохранена,

302

но не получила на первом этапе эволюции птиц существенного развития. Зато птицы приобрели феноменальное зрение, которое позволяло тонко различать цвета и оттенки, воспринимать ультрафиолетовую автофлуоресценцию и различать детали предмета примерно в 15 раз лучше читателя (Levine, 1985).

Параллельно происходило интенсивное развитие вестибулярного аппарата и системы координации движений. Следствием интенсивного развития координационных сенсомоторных центров стало появление крупного мозжечка птиц со стратифицированной поверхностью и настоящими складками — бороздами и извилинами (см. рис. III-12; III-13, б). Мозжечок птиц стал первой структурой головного мозга позвоночных, которая имела кору и складчатое строение (Nieuwenhuys, 1998). Это произошло ещё до появления коры переднего мозга млекопитающих. Появление развитого мозжечка птиц таит в себе скрытое противоречие. Полёт в воздухе без такого мозжечка невозможен, а вне трёхмерной среды мозжечок возникнуть не мог. Таким образом, стратегическим приобретением мозга птиц стали две гипертрофированных структуры: зрительный участок крыши среднего мозга и мозжечок. Один анализаторный аппарат был направлен на то, чтобы увидеть добычу, а другой — на точную координацию движений при её поимке.

Ещё одним неврологическим парадоксом является координация движения крыльев. Она не могла возникнуть из планирующего полёта животных типа археоптерикса. К движению передних конечностей в условиях активного полёта предъявляются требования, совершенно необычные для наземных животных. Если бы активный полёт возник из планирования и лазанья по деревьям, то должны были бы сформироваться дополнительные сенсомоторные структуры в ретикулярной формации заднего мозга. Возникла бы своеобразная «полётная» сенсомоторная надстройка над системой управления четырьмя совершенными конечностями, приспособленными для лазанья по деревьям. Аналогичные события при выходе амфибий на

сушу привели к появлению красного ядра, управляющего движениями конечностей. Однако у птиц принципиально новые структуры не возникли.

Центральной нервной системе вполне хватило структур, доставшихся предкам птиц от рептилий. На это указывает относительно небольшой размер заднего и продолговатого мозга. Количественные перестройки заднего и продолговатого мозга не затронули «рептилийных» принципов организации сенсомоторных отделов. Единственным исключением стал уже упомянутый мозжечок, координирующий работу всей сенсомоторной системы, а не только одних крыльев. Это

303

говорит о том, что развитие специализированной иннервации передних конечностей происходило эволюционным, а не революционным путём. По-видимому, они долго были относительно небольшими и использовались как вспомогательный, а не основной орган движения. Продолжительная функциональная второстепенность передних конечностей предков птиц освободила их неврологический субстрат для новой специализации. Морфофункциональная невостребованность передних конечностей стала одним из основных условий для создания системы управления движением в полёте. Это означает, что архаичные нелетающие птицы были двуногими зрительными хищниками, которые ловили добычу клювом и почти не пользовались передними конечностями. Если бы так продолжалось долго, передние конечности трансформировались бы во что-то подобное лапам тиранозавриды или орнитисхии (*Camptosaurus*).

Следует допустить, что плавное изменение нервного аппарата передних конечностей могло быть связано с их использованием для каких-то необычных функций. Этими функциями не мог быть активный полёт или пассивное планирование. Вместе с тем крылья не могли возникнуть и совершенствоваться, если на них сразу было невозможно летать (Tarsitano, 1985). Орган начинает морфологически изменяться, если он постоянно используется в соответствии с одной из потенциальных функций. Невозможно представить, что передние конечности архаичных рептилий эволюционировали в крылья, которыми долго было невозможно активно пользоваться. Для планирования легко приспособляются почти любые покровы и перепонки на теле амфибий, рептилий и млекопитающих, что хорошо известно из сравнительной анатомии. Однако ни у одного современного вида животных не возникли крылоподобные структуры для планирования.

Иначе говоря, оснований для подтверждения развития крыльев из адаптаций к планирующему полёту относительно немного. Совершенно иная ситуация с перьевым покровом. По-видимому, он неоднократно возникал в связи с активной терморегуляцией организма. Причиной могли быть как слишком низкие, так и слишком высокие температуры. Многочисленные находки нелетающих оперённых рептилий в Китае подтверждают эту возможность. Однако развитое оперение, в котором маховые перья были бы асимметричны и приспособлены для активного полёта, без серьёзных причин возникнуть не могло (Курочкин, 2001).

Странность эволюции птиц состоит в том, что параллельно с формированием «дополётных» крыльев и оперения совершенствовалось сложнейшее, но совершенно ненужное для нелетающих животных

304

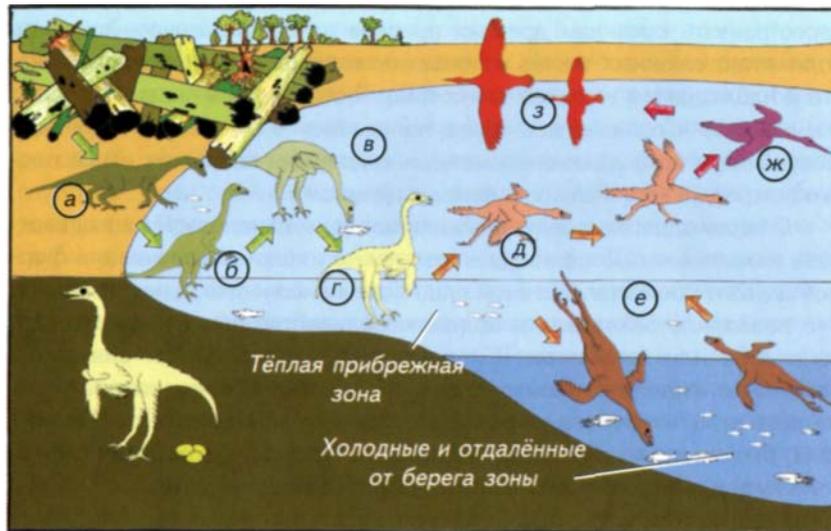
дыхание. При этом птицы беспричинно приобрели теплокровность, а кости их скелета стали лёгкими и полыми. Следует предположить существование довольно необычных условий для появления странноватого набора высокоспециализированных морфофункциональных свойств. Такие масштабные перестройки организма предшественников птиц должны были иметь очень веские причины. Наиболее важными причинами для любой эволюции позвоночных могут быть пища и размножение. Биологическая привилегированность, связанная с избытком пищи и возможностью бесконечно размножаться, является основным фактором, стимулирующим морфологические изменения. Каким именно образом осуществлялся отбор наиболее благоприятных признаков, не очень существенно. Намного важнее причины, вынудившие ту или иную группу животных изменить тип питания, поведения и размножения.

Наиболее действенной причиной смены поведенческих и экологических пристрастий является обширный источник пищи. Самым вероятным источником пищи предков птиц стала рыба, обитающая на мелководье. На это указывают редукция зубов, удлинение этмоидного отдела и формирование клюва. Они явно ловили рыбу, кальмаров или других животных в неглубоких прибрежных зонах, используя длинную шею, удлинённые нижние конечности и хорошо развитый хвост, который выполнял функции балансира (рис. III-15, а, б). Для питания такого типа необходимо иметь развитое зрение и хорошую сенсомоторную координацию. При охоте в прибрежных водах обоняние не имеет никакого значения. Если предки архаичных птиц обитали по берегам водоёмов, то разлагающиеся остатки животных и растений создавали сомнительный фон как для половой, так и для коммуникационной хеморецепции. Неудивительно, что обоняние предков птиц осталось невостребованным, а передний мозг стал материальной базой для эволюции поведения. Предки птиц, практически утратив обоняние, приобрели огромный нейронный ресурс, который стал основой для становления памяти и ассоциативно-эмоционального поведения. Развитие памяти требует только увеличения числа нейронов, участвующих в запоминании (см. § 15). Этот ресурс в переднем мозге птиц огромен (см. рис. III-11). Передний мозг был использован птицами для развития памяти и ассоциативных центров. Однако у современных птиц развиты не только стриатум и септум. На базе этих структур сформировался описанный выше неостриатум, который отсутствует у рептилий (см. рис. III-14, а).

Питание архаичных птиц рыбой подтверждается строением их челюстного аппарата. Зубы древних предков птиц играли только функции

305

Рис. III-15. Реконструкция наиболее вероятных событий, приведших к возникновению мозга современных птиц.



Первичной причиной специализированного развития мозга птиц стал переход рептилий, обитавших в карбоновых лесных завалах, к охоте в прибрежных водах (а). Основным типом питания стала ловля добычи на мелководье, что привело к хождению на двух задних конечностях (б). Такой способ питания привёл к редукции передних конечностей (в). Необходимость в передних конечностях возникла при переходе к нырянию и плаванию, что позволило освоить значительные пищевые ресурсы (г, е). При плавании и нырянии произошли облегчение скелета, развитие дыхательных мешков и изменение системы кровообращения мозга. Плавание и ныряние позволили птицам достигнуть богатых пищей, но холодных вод. Следствием охоты в холодных водах стали переход птиц к откладке яиц и становление теплокровности. Способность к полёту возникла в несколько этапов. Передние конечности первоначально складывались как вспомогательный орган для ныряния в воде (е). Затем они использовались как аэродинамическое крыло при «беге по воде» до места кормёжки и обратно (д). Это позволило птицам долго совершенствовать систему управления крыльями, которая стала основой для планирования и активного полёта (ж, з).

306

фиксатора пищи в клюве. Они были непригодны для разрывания или разжёвывания пищи, поэтому наиболее вероятно, что небольшая добыча заглатывалась целиком. В такой ситуации не надо было радикально перестраивать организм древних предков птиц, достаточно увеличить количество слюнных желёз и повысить активность желудочного сока, что и наблюдается у современных птиц. В этом случае пища прекрасно смачивалась и ослизнялась перед попаданием в пищевод. Активность желудочного сока даже современных видов птиц позволяет им без остатка переваривать мелких животных целиком.

С переходом на ловлю рыбы пищеварительная система подверглась изменениям. Дополнительные слепые кишки обеспечивали ферментацию глубоко заглоченной пищи уже в кишечнике, а не в желудке. Это позволяло захватывать большое количество пищи и удерживать её в зобе или кишечнике. С адаптацией к ловле рыбы связано и изменение выделительной системы. Накопление мочи, которая утяжеляла птиц и требовала дополнительных расходов на согревание тела, было непозволительной роскошью. Произошла редукция мочевого пузыря, которая сохранилась и у современных птиц.

Надо отметить, что бипедальность среди архаичных рептилий была тривиальным событием и возникала в истории неоднократно. Двунюгость птиц легко возникла вследствие необходимости приподниматься над неглубокой водой при ловле рыбы. Хождение в мелкой воде на задних конечностях и ловля добычи удлинёнными челюстями снимали функциональную нагрузку с передних конечностей будущих птиц (см. рис. III-15, б-г). Передние конечности надолго стали помехой, а их неврологический субстрат оказался невостребованным. В этот период истории будущие крылья, по-видимому, значительно уменьшились и стали поджиматься к телу архаичных птиц. Можно предположить, что их основная функция сводилась к дополнительной терморегуляции тела. Для мелководной охоты не нужен особо развитый вестибулярный аппарат, хотя активная двунюгость предъявляет повышенные требования к этой системе анализа положения тела в пространстве. Рецепторы линейного и углового ускорения совершенствовались одновременно с развитием кинематики движения шеи и клюва. Наверное, в этот период истории птиц произошла постепенная рудиментация хвоста. Для охоты в мелкой прибрежной воде помехой становятся передние конечности, не говоря уже о хвосте, находящемся над водой.

В этот период существования птиц ничто не обещало им радужного будущего. Довольно небольшая группа бипедальных рептилий с очень специализированным зрением, рудиментарным обонянием и привязанная к определённому пищевому ресурсу была обречена на

307

быстрое вымирание. Однако странноватые прибрежные рыболовы не исчезли. Развитие памяти, способности обучаться и ассоциативные возможности архаичных птиц позволили им выжить и освоить новую среду обитания. Эти животные сохранились благодаря тому, что специализировались ещё в большей степени, чем

можно было ожидать.

Вполне возможным этапом освоения водной среды стал переход предков птиц к питанию на глубоководных участках билатерали (см. рис. III-15, е). Основной причиной, как обычно, стала пища. В более глубоких зонах океанов пищи было значительно больше или она была доступнее. Предкам птиц потребовалось или перейти к нырянию на глубину, или исчезнуть с лица земли. Вероятнее всего, большая часть прибрежных рыболовов исчезла, а незначительная приспособилась к плаванию и нырянию. Допустив такое развитие событий, мы получим эволюционно перспективную ситуацию. Длинноногие и глазастые рептилии были вынуждены перейти к нырянию за пищей, находящейся в воде. Такой переход можно было совершить, начав использовать для плавания передние конечности, тем более что они долго не участвовали в активном движении. Этот ресурс был задействован для ныряния и непродолжительного плавания. Действительно, даже маленькие крылоподобные передние конечности пригодны для эффективного плавания. На них ещё нельзя взлететь, но с ними можно отлично нырнуть за добычей. В настоящее время огромное количество птиц способны как к полёту, так и к плаванию при помощи крыльев. Пингвины южного полушария, по-видимому, отделились от основной ветви птиц именно в этот момент. Они полностью перешли к плаванию и никогда не летали.

Вода намного плотнее воздуха, но плавательные движения под водой мало отличаются от полёта. Требования гидро- и аэродинамики к крыльям и перьевому покрову птиц практически идентичны. В плотной водной среде нагрузка на грудную мышцу предков птиц была очень велика, что стимулировало быстрое увеличение её размеров. Параллельно развивалась и гидродинамика перьевого покрова. В жёстких условиях водной среды асимметрия перьев крыла могла возникнуть намного быстрее, чем в воздухе. С нырянием предков птиц связано изменение в положении и морфологической организации сонных артерий. Редукция сонных артерий обусловлена тем, что при нырянии основное сопротивление воды приходится на голову и шею животного. В этой ситуации сердце должно прокачивать кровь к голове, преодолевая давление воды, движущейся навстречу. Длинная шея предков птиц усложняла эту гидродинамическую задачу до предела. В результате произошли редукция числа сонных артерий и их перемещение в углубление или специальный канал на вентральной (брюшной)

308

поверхности шейных позвонков. Вместе с ними изменил своё положение и симпатический нерв.

Ныряние предков птиц стало стимулом для развития центральных механизмов координации движений в трёхмерной среде. Сформировался огромный и сложный мозжечок, появление которого может быть связано с интеграцией кинематики движения всего тела в трёхмерной среде. В этих условиях остаток хвоста стал довольно существенной гидродинамической помехой. Хвост не участвовал в плавании, но создавал турбулентность, тормозящую движение, поэтому при дальнейшем развитии ныряния и плавания исчез окончательно.

Плавание и ныряние предков птиц предъявляли дополнительные требования к газообмену и массе тела. Появление полых костей привело к повышению плавучести и уменьшению массы тела. Дыхательная система птиц уникальна, поскольку лёгкие снабжаются не обеднённым кислородом воздуха как на вдохе, так и на выдохе. Такая система вполне могла возникнуть в результате адаптации к условиям ныряния в водной среде. Запас воздуха ограничивал пребывание под водой, что и привело к столь неординарному решению проблемы. Сформировались дополнительные дыхательные мешки и специальная система циркуляции воздуха. Ныряние и плавание у предков птиц постепенно создали сенсомоторную и метаболическую базу для воздушного полёта.

Охота в воде позволяет пролить свет на происхождение теплокровности птиц. На хорошо прогреваемом мелководье температура воды и воздуха была примерно одинакова, и добыча рыбы не вызвала особых физиологических проблем. При переходе к нырянию и плаванию архаичные предки птиц могли попасть в холодные воды, где было гораздо больше пищи (см. рис. III-15). Изобилие пищи в холодных водах стало достаточно веским стимулом развития теплокровности, тем более что холоднокровные предки птиц должны были предельно сокращать время пребывания в холодной воде. Только значительный запас воздуха и интенсивная моторная активность становились гарантией возвращения на тёплое мелководье. Краткосрочные, но энергичные ныряния в холодную и богатую пищей воду стали причиной развития мощной мускулатуры передних конечностей будущих птиц. Она не нуждалась в долговременном энергетическом обеспечении. Птицеподобным существам было достаточно непродолжительных, но мощных гребков крылоподобными передними конечностями. Для таких усилий нет необходимости развивать мускулатуру на основе красных мышечных волокон с большой концентрацией миоглобина, связывающего кислород. Вполне достаточно простого увеличения количества традиционной

309

для рептилий мускулатуры, содержащей быстрые фазические гликолитические волокна. Мощные гликолитические волокна грудины птиц имеют очень высокую скорость сокращения, но быстро устают. Это происходит вследствие того, что АТФ продуцируется за счёт гликолиза, а в мускулатуре возникает кислородная задолженность, которая медленно восполняется. Грудная гликолитическая мускулатура сохранилась и у современных птиц. Надо отметить, что птицы, способные к дальним перелётам, обзавелись и быстрыми фазическими окислительными волокнами, которые могут долго сокращаться и используют окислительное фосфорилирование для синтеза АТФ.

Мускулатура передних конечностей, адаптированная к плаванию под водой, стала отправной точкой для перехода к активному полёту. Причин для использования крыльев, возникших как приспособление для эффективного плавания, было несколько.

С одной стороны, продолжительное ныряние в холодной воде и возвращение всплыв к удалённому берегу были энергетически слишком затратны. Достигнуть места кормёжки можно намного экономичнее, если использовать мощные крылья в воздухе. Если допустить, что примитивные маховые движения сочетались со своеобразным «бегом по воде», то такой способ достижения кормовых зон выглядит вполне вероятным.

Современные водоплавающие птицы часто используют интенсивные движения крыльями в сочетании с пробежками по воде. По-видимому, такой «бег по воде» был фазой аэродинамической поддержки тела над водой при переходе к полёту. С другой стороны, оперение, приспособленное для плавания, могло быть с успехом использовано и в воздухе. Воздух намного менее плотная среда, чем вода, поэтому динамическая нагрузка на перьевой покров в воздухе стала бы намного меньше. Переход к «бегу по воде» закрепился в поведении архаичных птиц вскоре после начала ныряния и плавания. Однако часть птиц продолжала специализироваться на водном образе жизни и никогда не использовала «бег по воде». Эти пингвиноподобные архаичные птицы были широко распространены в позднем миоцене северного и южного полушария.

Надо отметить, что переход к активному полёту был относительным упрощением силового плавания и ныряния в холодной воде при помощи крыловидных передних конечностей. Такой вывод косвенно подтверждается более мощным развитием мускулатуры «водных крыльев» у современных пингвинов, чем у летающих птиц. Перейдя к «бегу по воде», птицы стали использовать в воздухе те же движения крыльями, что и в воде. Кинематика движений в обеих средах очень похожа, что значительно упрощало задачу. Однако потребовалось довольно много

310

времени для адаптации крыльев к движениям в менее плотной среде. «Бег по воде» стал длительным биомеханическим этапом постепенного совершенствования специализированной мускулатуры и неврологических механизмов управления полётом птиц.

Параллельно со становлением системы дыхания, кровообращения и мускулатуры передних конечностей у архаичных птиц возникла и теплокровность. Основной причиной её появления стала охотничья среда предков птиц. Значительное преимущество получали те животные, которые могли максимально долго пребывать в холодной воде (см. рис. III-15). Понятно, что теплокровность стала огромным достижением для птиц. Пребывая в холодной воде дольше, чем их конкуренты, они повышали вероятность добывания пищи и снижали общие энергетические затраты. С нырянием и плаванием в холодной воде, по-видимому, связан и тотальный переход предков птиц к откладке яиц. При этом способе размножения животные избавлялись от необходимости согреть и носить с собой своих будущих потомков. Это позволяло уменьшить массу тела животного, повысить плавучесть и снизить энергетические затраты при плавании и нырянии. Насиживаемые или охраняемые кладки яиц можно было увеличивать постепенно. Самки могли откладывать более крупные яйца, что привело к увеличению размеров молодых животных.

Переход к плаванию и нырянию предопределил появление крыльев, развитых грудных мышц, исчезновение хвоста и развитие хвостовых желёз птиц. Перья, которые позволяли сохранять тепло при плавании и нырянии, нуждались в специальной защите от намокания. В противном случае архаичным птицам приходилось подолгу сушить своё оперение, как и некоторым современным птицам. Не исключено, что хвостовая железа появилась в эволюции птиц довольно поздно. Однако высока вероятность того, что это произошло одновременно с переходом к плаванию.

Следовательно, птицы возникли в несколько этапов. На первом этапе это были небольшие оперённые рептилии, перешедшие к питанию рыбой на мелководье. В связи с новым типом питания протоптицы стали двуногими, а передние конечности долго оставались неустойчивыми. Обоняние было в значительной степени утрачено, а зрение стало доминирующим дистантным анализатором. На втором этапе переход к плаванию и нырянию привёл к развитию машущих передних конечностей и мощных грудных мышц. Охота в холодных водах и продолжительное ныряние стали стимулом для развития сложного дыхания, теплокровности и внеорганизменного развития эмбрионов. Передний мозг, утратив функции обонятельного анализатора,

311

стал структурной базой для развития памяти, обучения и ассоциативного мышления птиц. Сложные движения в трёхмерной среде стали причиной развития мозжечка птиц как сенсомоторного центра координации движений. На третьем этапе архаичные птицы перешли к «бегу по воде» при активной работе крыльев. Такой способ быстрого перемещения над водой стал предтечей свободного полёта и создал переходные условия для медленного становления неврологических систем контроля полёта. Свободный полёт возник после увеличения размеров крыльев и изменения геометрии маховых перьев.

§ 45. Адаптивная радиация птиц

В довольно разнообразную группу современных птиц входят летающие и нелетающие птицы. Считают, что перья, пневматичный скелет, воздушные мешки, теплокровность и другие морфологические отличия птиц сформировались в связи с адаптацией к активному полёту, поэтому бескилевые нелетающие птицы и пингины чаще всего рассматриваются как вторично специализированные группы. Предполагается, что первоначально они были летающими, а затем утратили способность к полёту после перехода к жизни в водной среде или на земле.

По-видимому, ситуация с появлением пингинов и нелетающих птиц намного более запутанная, чем представлялось ранее. Все современные птицы имеют нервную систему чрезвычайно сходного строения. Это говорит о том, что предками птиц была одна общая группа рептилий. Они были уже настолько неврологически специализированы, что дальнейшие преобразования мозга становились модификационными. Достигнутого уровня адаптивной специализации нервной системы архаичных птиц было достаточно для успешного освоения любой доступной среды обитания.

Опираясь на строение нервной системы, можно предположить следующее развитие событий. Первоначальный архетип нервной системы птиц сформировался у нелетающих рептилий при охоте на мелководье (рис. III-16, а-в). Это событие произошло задолго до начала активного полёта. Крупный мозг, утративший обонятельные функции и специализированный по зрительно-ассоциативному типу, стал базовой

структурой для появления вполне конкурентных, но не летающих животных. Вполне возможно, что часть таких архаичных птиц вернулась к жизни на поверхности земли. Они стали наземными насекомоядными или всеядными животными, которые никогда не были способны летать. Такие реверсии в эволюции птиц происходили неоднократно, но достоверно говорить о современных следах этих событий весьма затруднительно. Скорее всего единственным примером такого рода

312

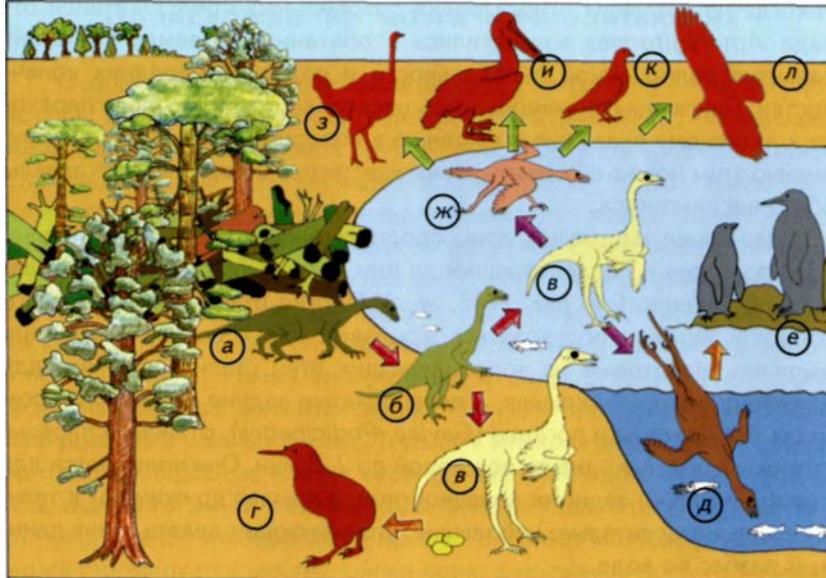
может стать киви (*Apteryx australis*), который не имеет пневматичных костей, киля и рулевых перьев. У киви на всю жизнь сохраняются первичные перья, которые равномерно распределены по всему телу. Зато у этой птицы 4 пальца задних конечностей и хорошо развитое обоняние, которым она пользуется для поиска пищи. Следовательно, предки киви могли никогда не летать, а стали реверсивной группой в период прибрежной специализации архаичных птиц (см. рис. III-16, г).

Нельзя полностью исключить подобный вариант эволюции для некоторых казуаров, нанду и страусов. Страусы (*Struthioniformes*) с двупальными задними конечностями, примитивным строением перьев и закрытым тазом являются вполне возможными кандидатами для до-полётной реверсии от предковой линии птиц. Однако строение их мозга свидетельствует о том, что это произошло явно позднее, чем отделение предковой линии киви. Страусы сохранили намного меньше следов рептилийной обонятельной системы и почти ей не пользуются, поэтому равновероятен как реверсивный выход на сушу в дополётный период (см. рис. III-16, в), так и вторичная специализация после перехода к «бегу по воде» или полёту (см. рис. III-16, в, ж, з).

Пингвины, по-видимому, возникли после перехода архаичных птиц к активному использованию передних конечностей для плавания и ныряния (см. рис. III-16, д, е). На это указывают развитая грудина и грудные мышцы. Их развитие у пингвинов даже несколько больше, чем у летающих птиц. Это косвенно подтверждает предположение о том, что переход к плаванию и нырянию мог предшествовать активному полёту. Однако современные пингвины являются крайне специализированной группой. Их подключные мышцы, поднимающие крыло, развиты больше, чем мускул, опускающий крыло, тогда как у летающих птиц соотношение обратное. Архаичные пингвины, судя по всему, никогда не были летающими. Они сохранили практически все особенности строения нервной системы птиц «дополётной» эпохи. Интересно отметить, что ни анатомическое строение, ни цитоархитектоническая организация неостриарных центров мозга пингвинов практически не отличается от других птиц. Этим подтверждается предположение о сформированности мозга к моменту начала плавания и ныряния. В отличие от мозга цевка пингвинов носит следы примитивной организации и состоит из трёх отдельных плюсневых костей. Кости пингвинов не пневматичные, как и у киви. Оперение пингвинов состоит из небольших перьев, имеющих преимущественно широкий осевой ствол. Перья пингвинов и киви равномерно распределены по телу и не имеют выраженных зон, как у настоящих птиц. Они плотно покрывают тело пингвинов и сменяются сформированными новыми перьями, которые выдавливают своих предшественников.

313

Рис. III-16. Происхождение основных групп современных птиц.



Рептилийные четвероногие предки птиц из карбоновых завалов перешли к охоте на обитателей водной среды на мелководьях (а). Это привело к двунозости (б), утрате обоняния, рудиментации передних конечностей, развитию зрения и отказу от живорождения (в). Дальнейшая специализация привела к появлению ныряющих форм, которые утратили хвост, сформировали специфический перьевой покров, лёгочные мешки и теплокровность (д). Часть архаичных птиц сохранила эти свойства и никогда не использовала крыльев для полёта. Современные пингвины являются видоизменённым следом этих событий (е). Другим вариантом эволюции птиц стал возврат к наземному образу жизни (реверсия) во время периода нелетающих мелководных охотников (в, г). Эти бегающие птицы были не способны к полёту, но смогли успешно адаптировать новые качества нервной системы для конкуренции с наземными видами. Киви, страусы и казуары могли возникнуть именно таким путём. На это указывает примитивное строение перьев, отсутствие широкой пневматизации скелета и киля. Только небольшая часть архаичных птиц сохранила универсальность. Они охотились на мелководьях, плавали, ныряли и использовали бег по воде для достижения мест кормёжки. Эта группа постепенно перешла к бегу-планированию, а затем и к активному полёту (в, ж-л).

314

Киви и пингвины представляют собой два варианта эволюции никогда не летавших птиц. Предки современных представителей отряда *Apterygiformes* возвратились к обитанию на земле в момент развития полноценной бипедальности и редукции передних конечностей. Пингвины сформировались несколько позднее, после перехода к активному плаванию и нырянию в холодной воде. По-видимому, именно этим можно объяснить преимущественно антарктические ареалы обитания пингинов.

Эволюция настоящих птиц продолжилась довольно длительно. «Бег по воде» и последовавший за ним активный полёт формировались постепенно (см. рис. III-16, ж-л). Многие птицы сохранили способность активно пользоваться крыльями как в полёте, так и при нырянии. Некоторые из водоплавающих птиц стали применять для движения в воде не крылья, а перепончатые задние лапы. Примером могут быть гагары и поганки (*Gaviae*, *Podicipedes*), отличные пловцы, которые могут находиться под водой до 2-3 мин. Они пользуются для плавания только задними конечностями, а крылья прижимают к телу. Их крылья относительно небольшие, что вынуждает делать очень длинный разбег по воде.

Завершая раздел, посвящённый происхождению мозга птиц, следует отметить, что их нервная система удивительно однообразна по морфологическому строению. До птиц не существовало группы позвоночных со столь универсальным мозгом. Можно сказать, что птицы являются мооневрологической группой, идеально адаптированной к разнообразным условиям большей части планеты.

315

Происхождение мозга млекопитающих

Основные признаки млекопитающих (*Vertebrata*) — волосной покров, молочные железы и теплокровность (рис. III-17). По меньшей мере два из этих признаков должны присутствовать у каждого представителя группы. У китов, моржей, броненосцев, голых землекопов и некоторых других млекопитающих волосной покров развит незначительно или отсутствует. Основным отличием млекопитающих считают специальные железы, молоком которых самки выкармливают детёнышей. Млекопитающие имеют также сальные и потовые железы кожи. Эти железы ассоциированы с волосным покровом и выполняют защитные, коммуникационные и репродуктивные функции. Молочные железы являются эволюционными производными специализированных кожных желёз. Только у млекопитающих есть зрелые эритроциты (красные клетки крови), лишённые ядра. У всех остальных анималий и амниот клетки крови имеют ядра. Столь же глубокие отличия млекопитающих связаны и с головным мозгом. В переднем мозге формируется шестислойная кора, а мозжечок состоит из червя и парных полушарий, которые имеют все млекопитающие (рис. III-18-III-20). Подобных образований

головного мозга у других амниот нет (Савельев, 2001).

§ 46. Обзор классификации млекопитающих

Класс современных млекопитающих разделяют на два подкласса: первозвери (*Prototheria*) и настоящие звери (*Theria*). К первозверям относят однопроходных млекопитающих (*Monotremata*), которые могут откладывать яйца, но выкармливают детёнышей молоком и имеют своеобразный волосяной покров. Настоящие звери объединяют две обширные группы низших зверей (*Metatheria*) и высших зверей (*Eutheria*). Низшие звери представляют собой сумчатых млекопитающих американского и австралийского происхождения, а к высшим зверям относят всех остальных млекопитающих, объединённых в 18 обширных и часто искусственных отрядов (см. рис III-17). Основным отличием низших зверей от высших является морфофункциональный тип организации внутриматочного питания эмбрионов и плодов. Низшие звери рожают очень небольших детёнышей, которые скорее напоминают эмбрионов. Их дальнейшее развитие проходит в специальной сумке, куда открываются молочные железы. Высшие млекопитающие рожают, как правило, крупных и более сформированных детёнышей. Развитие эмбрионов и плодов высших млекопитающих обеспечивается

316

специальным приспособлением — плацентой. Она имеет смешанное строение и состоит из материнской децидуальной выстилки матки и специализированного участка оболочек плода. У высших млекопитающих плаценту называют аллантаической и инвазивной. В состав её стенки входят (снаружи внутрь) эктодермальный трофобласт, не образующая сосудов соматическая мезодерма, образующая сосуды мезодерма и энтодермальный слой клеток. Вне плаценты у высших млекопитающих оболочку плода составляют эктодермальный трофобласт и мезодерма, не образующая сосудов. Через внеплацентарные оболочки обычно могут проникать электролиты и вода. Основной обмен осуществляется только через плаценту. Между разветвлениями капилляров плодной части плаценты выбрасывается материнская кровь. Затем происходит обмен кислорода и продуктов метаболизма. Обогащённая кровь плода оттекает к зародышу, а материнская возвращается в родительский организм.

У низших зверей встречается настоящая инвазивная плацента (бандикут), но в большинстве случаев она неинвазивная, не образует капиллярной сети со стороны плода и играет скромную роль в обеспечении плода кислородом и метаболитами. У низших зверей плацента желточная и бывает трёх типов. Если она состоит из трофобласта, мезодермы двух типов и стенки желточного мешка, то может образовывать капиллярную сеть или обходиться без неё. Если желточная плацента состоит только из трофобласта и стенки желточного мешка, она не имеет сосудистой системы. Обмен кислорода и метаболитов происходит через обширную стенку желточной плаценты, которая может сочетаться с инвазивной (бандикут) и неинвазивной аллантаической плацентой (коала). Однако в большинстве случаев аллантаическая плацента вообще отсутствует (опоссум). Желточная плацента позволяет путём диффузии выращивать относительно небольшие зародыши внутри матки. Доразвивание происходит в сумке матери. У высших млекопитающих аллантаическая плацента снимает ограничение на размер зародыша. Он зависит только от морфологии или размера тазовых костей самки.

Среди малочисленной группы однопроходных млекопитающих наиболее интересен утконос (*Ornithorhynchus anatinus*). Он имеет кожистый клюв, перепончатые лапы и температуру тела около 25°C. Самка утконоса откладывает в норах небольшие кожистые яйца диаметром около 15 мм, которые нужно согреть в течение 7-11 дней. Вылупившиеся детёныши питаются молоком, стекающим из простых молочных желёз по волоскам на брюхе матери. Ехидны (*Tachyglossidae*) также откладывают яйца, которые вынашивают в примитивной сумке. Их детёныши питаются молоком, стекающим по волоскам из примитивных молочных желёз, как и утконоса. Ехидны имеют нестабильную температуру тела

317

Рис. III-17. Разнообразие современных млекопитающих.

Современные млекопитающие освоили практически все среды обитания и представляют бесконечное разнообразие форм биологических адаптаций, в основе которых лежит развитие сложного ассоциативного мозга.



318

около 30°C. Кратковременная спячка позволяет ехиднам и утконосам переживать неблагоприятные периоды. При всех особенностях морфологического строения и древней биологии размножения однопроходные обладают весьма совершенной нервной системой (Griffiths, 1978).

Головной мозг утконоса весит около 16 г, парные полушария переднего мозга полностью скрывают средний мозг и часть мозжечка. Полушария переднего мозга не имеют извилин (лиссэнцефальны), но мозжечок развит, как и у высших млекопитающих. Утконос способен к электрорецепции и обладает рядом сложных соматических рецепторов, не встречающихся у других млекопитающих. Ответы электрорецепторов клюва утконоса были обнаружены при изменении напряжённости электрического поля. Утконос воспринимает не только напряжённость, но и частотные характеристики электромагнитного поля. Электромагнитная чувствительность и адаптированная сенсомоторная система позволяют утконосу находить пищу в мутной воде. Мозг утконоса представляет собой настолько глубоко специализированную конструкцию, что не может рассматриваться в качестве примера архаичной или примитивной организации.

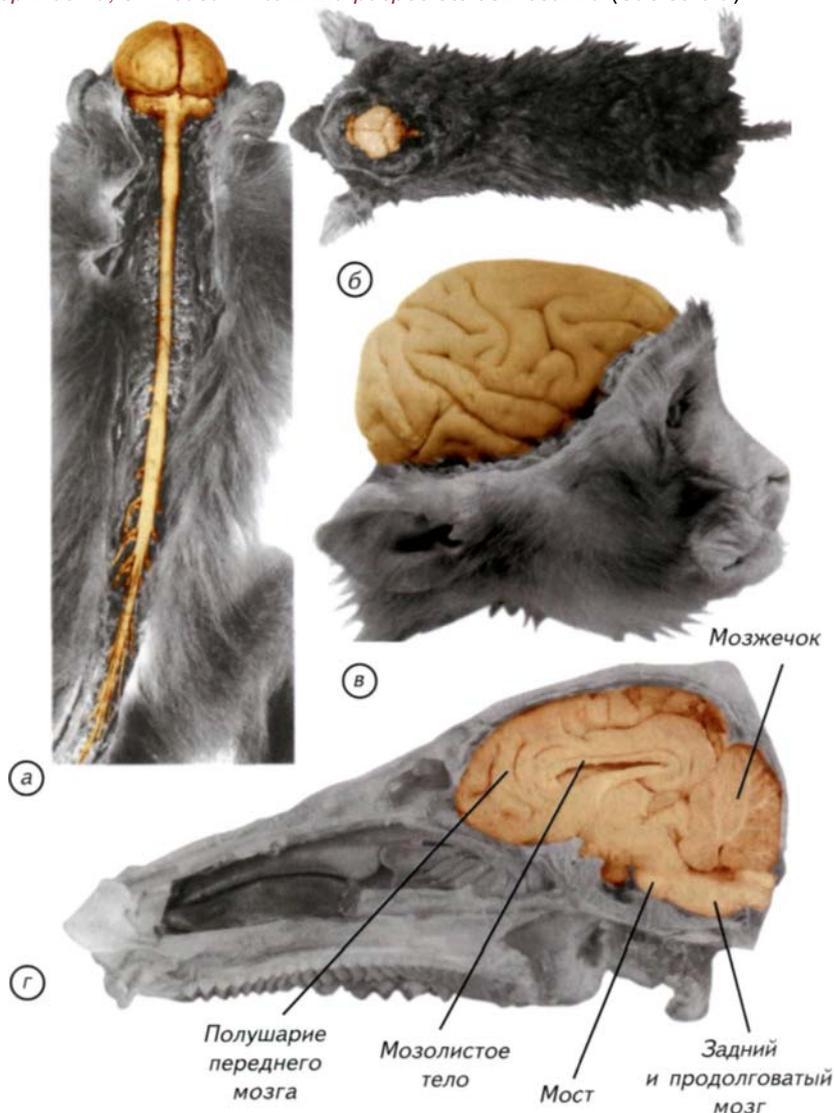
У ехидны мозг не только крупного размера, но и с развитыми бороздами и извилинами на поверхности неокортекса (рис. III-21, а). Иначе говоря, у яйцекладущих млекопитающих развитый, совершенный мозг со сложноорганизованным неокортексом. Судя по его строению, эта группа является скромным биологическим следом древней и обширной ветви яйцекладущих млекопитающих. Мозг ехидн сходен по строению с мозгом крупных кенгуру или широконосых обезьян, но не с мозгом насекомоядных или грызунов. Однопроходные настолько специализированны, что архаичных следов нервной системы у них намного меньше, чем у *Eutheria*. Единственным принципиальным отличием мозга однопроходных и сумчатых является отсутствие мозолистого тела, которое является крупной межполушарной комиссурой (см. рис. III-21, г, д). Поэтому не приходится надеяться, что морфологическое строение современных однопроходных сможет оказать действенную помощь в восстановлении истории происхождения нервной системы млекопитающих.

Среди первозверей обширную группу составляют американские и австралийские сумчатые (*Marsupialia*). Сложная биология их размножения связана с ранним рождением детёнышей и их длительным доразвиванием в специальной сумке матери. Детёныши присасываются в сумке к молочным железам и быстро растут. Размеры и формы современных сумчатых очень различны. Наиболее крупные экземпляры серого кенгуру достигают длины 3 м и массы 80 кг, а сумчатые мыши

319

Рис. III-18. Головной и спинной мозг современных млекопитающих.

а — вскрытый головной мозг обезьяны с двумя утолщениями спинного мозга со спинной стороны; б — крот (*Talpa europaea*) с отпрепарированным мозгом; в — макака-резус (*Macaca mulatta*) с видом на мозг с латеральной поверхности; г — сагиттальный разрез головы свиньи (*Sus scrofa*).



320

могут быть меньше 10 см и массой 50-90 г. Среди сумчатых большую группу составляют передвигающиеся на задних конечностях кенгуру (*Macropodidae*). У крупных кенгуру (*Macropus*, *Megaleia*) прыжки достигают 10 м, а скорость движения около 40 км/ч. Прыгая на задних конечностях, кенгуру используют хвост как балансир, что требует хорошей координации движений и контроля за центром тяжести тела. Этим задачам соответствуют развитый мозжечок и неокортекс. У большинства мелких сумчатых лиссэнцефальный (лишённый борозд и извилин) передний мозг. Хищные сумчатые (*Dasyuridae*), австралийские бандикуты (*Peramelidae*) и сумчатые медведи (*Phascolarctidae*) имеют развитую гирификацию или одиночные извилины.

Насекомоядные (*Insectivora*) представляют собой наиболее примитивную в неврологическом отношении группу высших зверей. Строение их головного мозга сохранило множество архаических черт. Он лиссэнцефален, имеет небольшой неокортекс и развитые обонятельные центры (см. рис. III-18; III-19). Биология размножения насекомоядных традиционна и достаточно прогрессивна для млекопитающих. Она включает не только выкармливание детёнышей молоком, но и довольно продолжительную заботу о потомстве. По-видимому, насекомоядные специализировались на заре эволюции млекопитающих, что позволило им сохранить некоторые признаки наиболее древних черт морфологического строения. Надо подчеркнуть, что ежи (*Erinaceidae*), гимнуровые (*Echinosoricidae*), тенрековые (*Tenrecidae*) и кротовые (*Talpidae*) намного примитивнее в неврологическом отношении, чем современные сумчатые. Это делает их

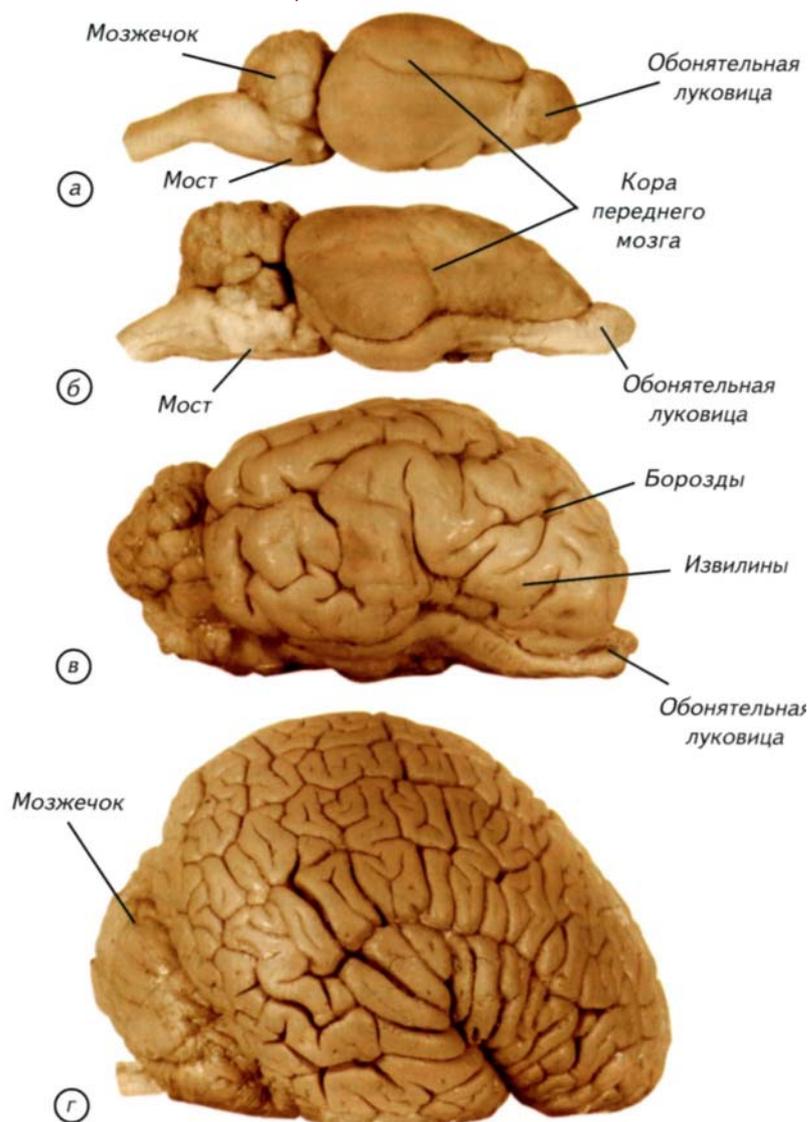
привлекательными объектами для эволюционной неврологии. Представители этой группы наиболее близки к архетипу строения мозга древнейших млекопитающих.

Среди всего разнообразия млекопитающих, кроме насекомоядных, следует выделить грызунов и зайцеобразных, которые могут пролить свет на историю прогрессивного развития сложной архитектуры переднего мозга (см. рис. III-18; III-19; III-21). Вместе с тем ни в одной группе животных до млекопитающих мозг не достигал таких гигантских размеров, как у приматов, хоботных и китообразных (см. рис. III-19, г; III-22, б). Ни в одной группе позвоночных не было столь избыточного неврологического субстрата для развития памяти, индивидуального научения и ассоциативного мышления. В головном мозге высших млекопитающих сложились совершенно новые принципы иерархической обработки информации в распределённых системах, которые стали основой для мышления. Мозг высших млекопитающих отличается межполушарной системой связей — мозолистым телом. Это образование состоит из отростков нейронов,

321

Рис. III-19. Головной мозг современных млекопитающих.

а — ёж (*Erinaceus europaeus*); б — кролик (*Oryctolagus cuniculus*); в — домашняя корова; г — афалина (*Tursiops truncatus*). Головной мозг кролика и ежа лиссэнцефальный, полушария переднего мозга коровы и дельфина содержат большое количество борозд и извилин.



322

расположенных в одном полушарии и передающих информацию в другое. Обычно это нейроны, принадлежащие к одной сенсорной или моторной системе. С их помощью происходит сравнение сигналов, приходящих в правое и левое полушарие. Учитывая размер мозолистого тела, можно сказать, что это одно из принципиальных эволюционных приобретений высших зверей.

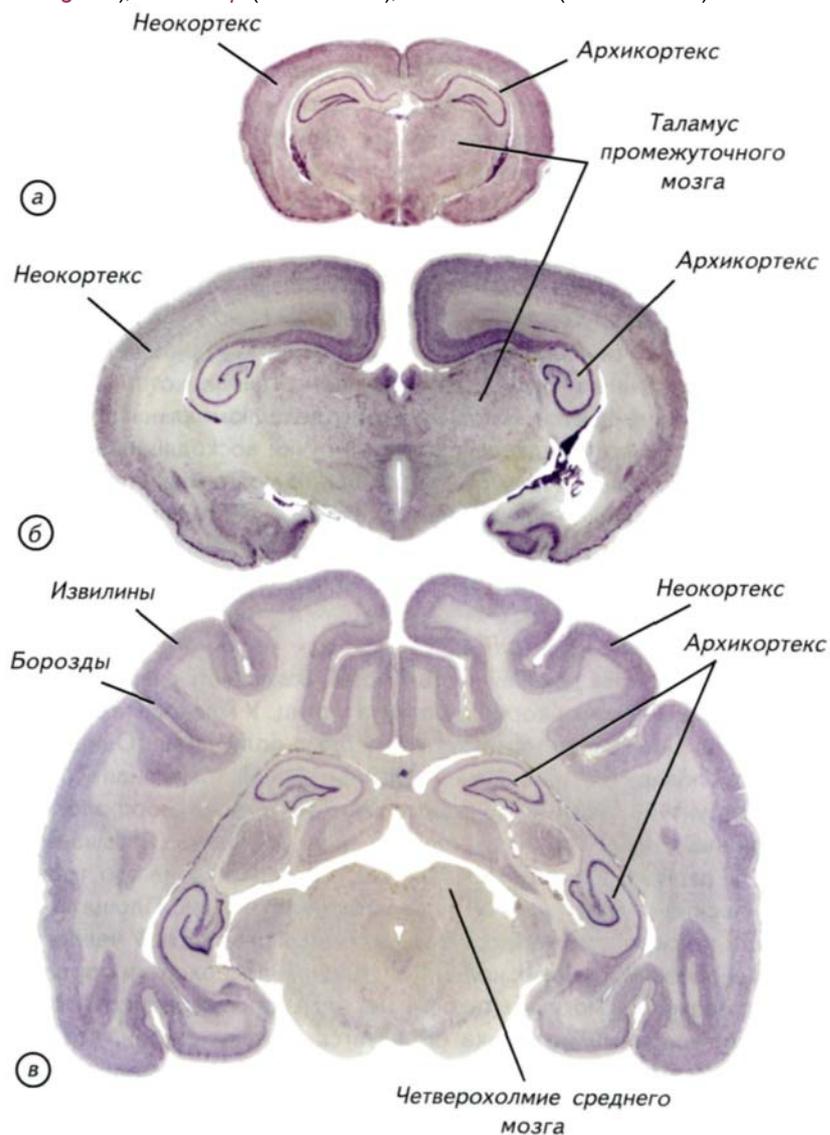
Сложность поведения млекопитающих не нуждается в подробном иллюстрировании. Тем не менее надо ясно представлять себе реальную ситуацию с интеллектуальными возможностями большей части представителей этой группы. Говоря о поведении млекопитающих, обычно подразумевают приматов, китообразных, наземных хищников или адаптированных домашних животных. Интеллектуальные возможности этих животных, безусловно, намного выше таковых у беспозвоночных, амфибий и рептилий. Большинство из них могут прогнозировать результат своих действий, выражать эмоции, играть, устанавливать иерархические

отношения в группе, обучаться и решать сложные экспериментальные задачи. Коллективные действия волков, крыс и копытных, забота о потомстве, межвидовой альтруизм и заметные индивидуальные особенности поведения конкретных особей приближают млекопитающих к человеку. Перечисленными поведенческими возможностями обладает крайне ограниченный круг млекопитающих с крупным мозгом. Основной массе видов свойственно довольно примитивное поведение, которое скорее напоминает мир беспозвоночных, чем сообщество людей. При принятии решений у большинства современных млекопитающих преобладают инстинктивные законы, а индивидуализация поведения достигается простой изменчивостью физиологического состояния конкретного животного. Однако в таких ситуациях мозг архаичных млекопитающих показал себя с наилучшей стороны. Именно в мозге млекопитающих врожденные инстинкты удавалось наиболее адекватно приспособлять к любой изменяющейся ситуации. В конкуренции с рептилиями и беспозвоночными он оказался самым эффективным инструментом выживания. Мозг млекопитающих сформировался не для торжества сложного социального или интеллектуального поведения, а как вынужденная мера приспособления к агрессивной и сложной среде обитания. Он возник как устройство для решения сиюминутных пищевых, репродуктивных и конкурентных проблем. Просто их было так много и они были столь неожиданными и сложными, что никакой набор наследуемых инстинктивных программ поведения не мог исчерпать их многообразия. Прямолинейное следование самым лучшим инстинктам — путь к вымиранию. Надо было создать такой способ обработки информации, который бы смог адаптировать животное к любой сложной ситуации.

323

Рис. III-20. Гистологические срезы через среднюю часть полушарий лиссэнцефального (а, б) и гирифицированного (в) переднего мозга.

а — крыса (*Rattus norvegicus*); б — бобр (*Castor fiber*); в — медведь (*Ursus arctos*).



324

В связи с этим проблема происхождения млекопитающих сводится к поиску среды, которая удовлетворяла бы всем перечисленным требованиям. Она должна быть очень сложной, динамически изменчивой и весьма агрессивной. Для того чтобы представить себе эти условия возникновения млекопитающих, необходимо

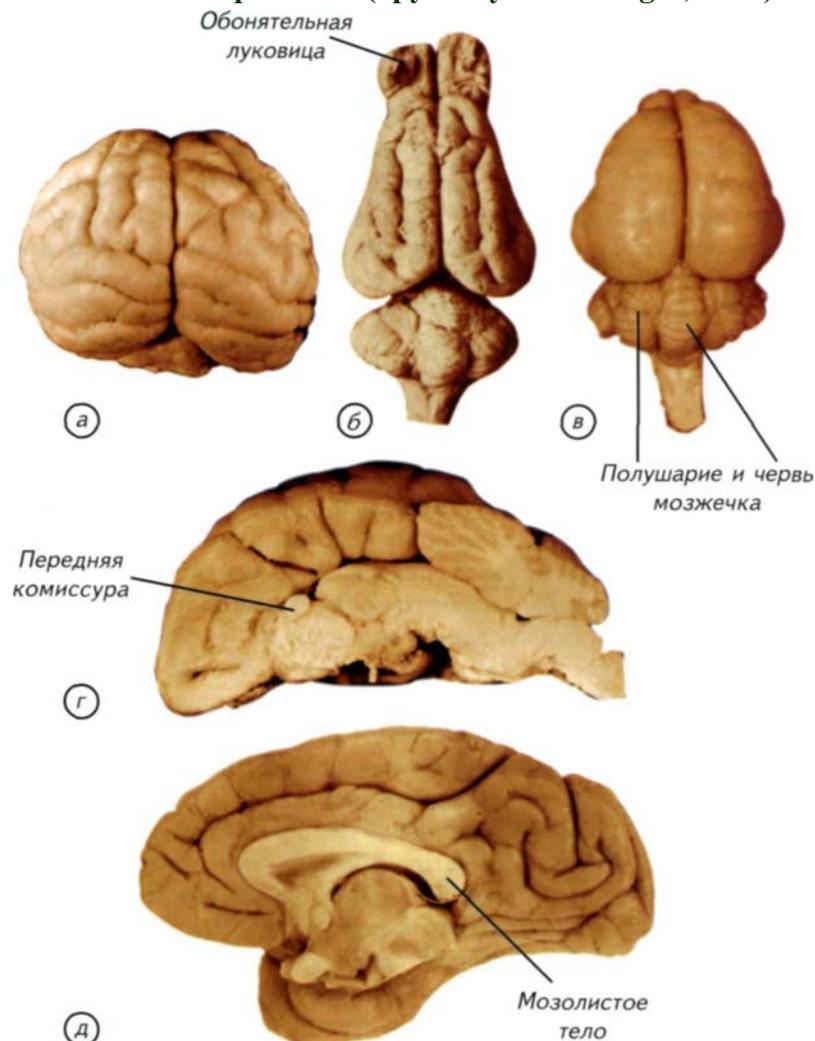
рассмотреть те неврологические приобретения нервной системы млекопитающих, которые отличают их от ранее рассмотренных амниот.

§ 47. Особенности нервной системы млекопитающих

Центральная нервная система у млекопитающих развита больше, чем у какой-либо другой группы животных. Диаметр спинного мозга обычно несколько больше, чем у других тетрапод (см. рис. III-18, а). Он имеет два утолщения в грудном и поясничном отделах, которые связаны с поясами конечностей. В поясничном отделе люмбальный желудочек известен только у медведей. Мощные пучки восходящих волокон проходят по дорсальной поверхности спинного мозга млекопитающих. Признаки этих волокон впервые появляются у рептилий и птиц, но максимальное развитие они получают только у млекопитающих.

Задний мозг млекопитающих хорошо развит и имеет крупный мозжечок. В отличие от мозжечка рептилий и птиц мозжечок млекопитающих состоит из центральной части, или червя, и двух боковых полушарий. Наиболее древней частью мозжечка является червь. Складчатость червя мозжечка хорошо развита у птиц. У млекопитающих по бокам червя мозжечка формируются парные полушария. Однако на развёртках поверхности мозжечка выглядит, как непрерывная и однородная структура. Тем не менее сохранилась старая морфологическая традиция выделять центральную (осевую) часть, называемую червём, и парные полушария мозжечка. На самом деле это только анатомические складки единой поверхности мозжечка. Площадь поверхности мозжечка может достигать огромных размеров. У человекообразных обезьян и многих копытных размеры поверхности борозд и извилин мозжечка могут быть больше, чем коры переднего мозга. Между полушариями мозжечка образуется система связей, которая позволяет клеткам коры мозжечка обмениваться сигналами, приходящими как с правой, так и с левой стороны тела. Эти волокна выходят на наружную поверхность мозга млекопитающих и меняют его анатомическое строение. В результате на базальной поверхности заднего мозга млекопитающих появляется мост, который отсутствует у других амниот (см. рис. III-18; III-19). У сумчатых, грызунов и насекомоядных размер червя не уступает каждому из полушарий, тогда как у приматов и хищных полушария мозжечка больше.

Рис. III-21. Внешний вид и разрезы головного мозга однопроходных, трубказубов, беличьих и приматов (трубказуб по Edinger, 1911).



а, а — проехидна (Zaglossus); б — трубказуб (Orycteropus afer); в — белка (Sciurus vulgaris); д — макака-резус (Macaca mulatta). У однопроходных может быть гирифицированный неокортекс, но отсутствует мозолистое тело, соединяющее межполушарными волокнами неокортекс переднего мозга. У плацентарных могут отсутствовать извилины, но мозолистое тело развито очень хорошо.

326

Надо подчеркнуть, что мозжечок не является ни сенсорным, ни моторным образованием. Он стоит в стороне от главных входных и выходных путей и координирует двигательную активность с нервной деятельностью других отделов головного мозга. Одной из важнейших функций мозжечка является интеграция различной соматической информации, поступающей от поверхности тела млекопитающего. Мозжечок также выполняет функции сенсомоторной координации, регуляции мышечного тонуса и поддержания равновесия, входит в состав двигательной системы, но не имеет прямых связей с чувствительными клетками и мускулатурой. Это своеобразная «надстройка» над восходящими и нисходящими путями и центрами ромбовидного мозга.

Мозжечок низших позвоночных соединён с задним мозгом непрерывной пластинкой, в которой пучки волокон анатомически не выделяются. У млекопитающих эти пучки формируют три пары столбообразных структур — ножки мозжечка. Через ножки осуществляются связи мозжечка с остальной центральной нервной системой. Задние ножки состоят преимущественно из афферентных волокон, которые приходят из спинного мозга. В средние ножки входят волокна, соединяющие мозжечок и кору переднего мозга. Передние ножки сформированы из эфферентных волокон, соединяющих мозжечок и средний мозг. Огромный мозжечок млекопитающих возник из-за крайней необходимости анализа сенсомоторной информации и координации движений. Для обработки сенсомоторных и соматических сигналов сформировалась сложная кора мозжечка, которая сопоставима по размерам с полушариями переднего мозга.

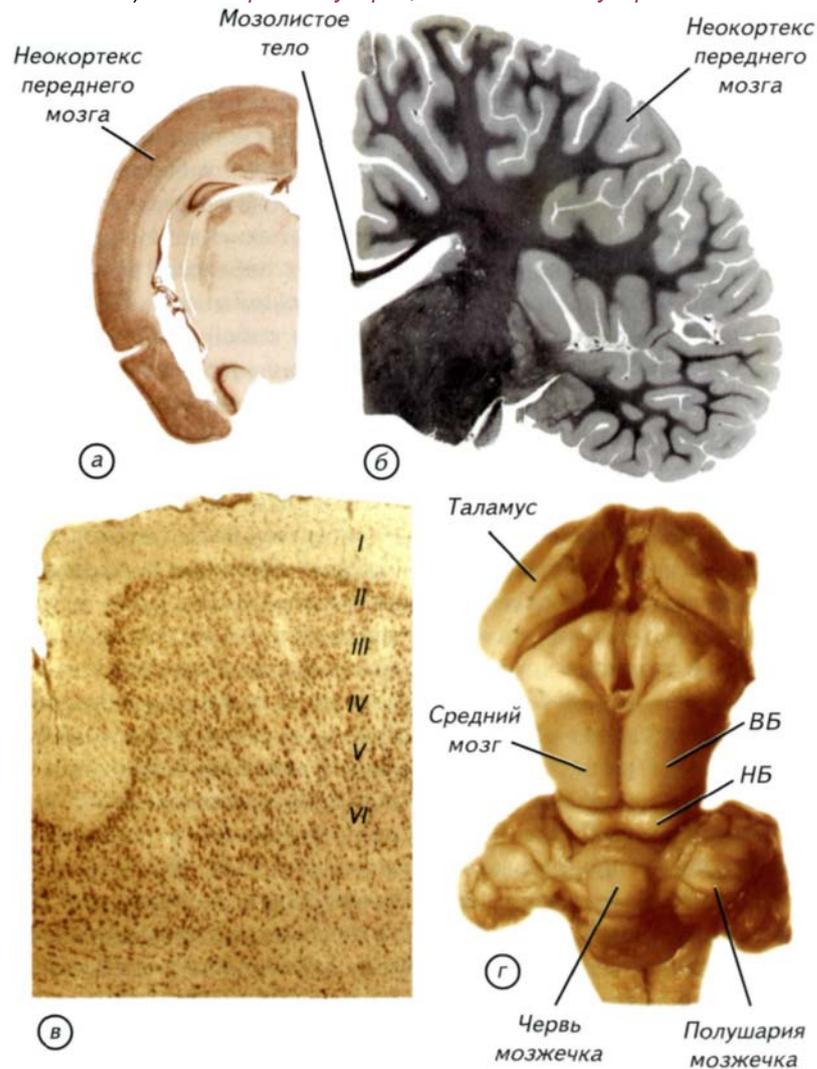
Средний мозг представляет собой плотное небольшое тело в виде двух пар возвышений, которые традиционно носят название четверохолмия (рис. III-22, г). У рептилий и амфибий крыша среднего мозга состоит из двух возвышений, в основном связанных с сетчаткой глаза. У млекопитающих они сохраняют свои функции и расположены в передней зоне четверохолмия. Появление задних бугорков среднего мозга обусловлено развитием слухового аппарата млекопитающих. Они являются слуховыми центрами и отражают уровень развития слуховой системы у конкретного вида. По соотношению бугорков четверохолмия можно судить о преобладании одного из органов чувств. У копытных и хищных наиболее развиты передние бугорки

четверохолмия, которые связаны со зрением, а у китообразных, рукокрылых и уконоса преобладают слуховые задние бугорки. Однако крыша среднего мозга у зверей играет второстепенную роль в обработке как зрительной, так и слуховой информации. Роль ведущих центров начинают выполнять специализированные поля новой коры. Промежуточный мозг полностью

327

Рис. III-22. Гистологические срезы через мозг тупайи, дельфина, неокортекс бородавочника и ствол мозга кролика.

а — тупайя (Tupaia tana); б — афалина (Tursiops truncatus); в — неокортекс бородавочника (Phacochoerus aethiopicus); г — мозжечок, четверохолмие крыши среднего мозга и таламус промежуточного мозга кролика (Oryctolagus cuniculus). ВБ — верхний бугорок; НБ — нижний бугорок.



328

скрыт под полушариями переднего мозга. В нём хорошо развит эпифиз, а воронка, как и у всех позвоночных, завершается крупным гипофизом. Этот отдел выполняет преимущественно нейроэндокринные функции и регулирует половую активность млекопитающих.

Внутри головного мозга находится сложная система мозговых желудочков. Полость спинного мозга переходит в ромбовидную ямку продолговатого мозга, которая носит название IV мозгового желудочка. Его передний край у большинства млекопитающих прикрыт мозжечком. Кпереди от мозжечка IV желудочек переходит в силвиев водопровод — канал, проходящий под средним мозгом и ведущий в III желудочек. III желудочек представляет собой довольно узкое пространство между внутренними стенками промежуточного мозга. Спереди он сообщается с двумя боковыми желудочками через монроевы отверстия. I и II желудочки лежат внутри полушарий переднего мозга. Впереди III мозгового желудочка вследствие местного сращения полушарий вокруг треугольного пространства образуется так называемый V мозговой желудочек. Этот желудочек свойствен только млекопитающим. Разветвлённая система желудочков даёт возможность эффективно поддерживать водно-солевой обмен головного мозга (см. § 5, 7).

Основным отличием строения мозга млекопитающих от мозга рептилий и птиц являются крупные парные полушария переднего мозга и мозжечка (см. рис. III-18; III-19). Поверхность полушарий переднего мозга млекопитающих может быть гладкой — лиссэнцефальной или складчатой — с бороздами и извилинами. Полушария переднего мозга млекопитающих разрастаются вбок и кзади, покрывая собой промежуточный мозг, часто также средний мозг, а у приматов и китообразных — продолговатый мозг (см. рис. III-19; III-22).

Полушария переднего мозга имеют неправильную овальную форму и более или менее расширены сзади. У многих млекопитающих самых разнообразных групп (насекомоядные, грызуны, зайцеобразные) полушария гладкие, без борозд и извилин. У большинства высших млекопитающих в коре формируются борозды и извилины (см. рис. III-19-III-21). Однако извилины бывают развиты в различной степени даже в пределах одного отряда. Мозг низших приматов практически лишён борозд и извилин, тогда как у высших приматов они сходны с извилинами мозга человека (см. рис. III-22). С увеличением размеров полушарий непосредственно связано появление мозолистого тела — обширной зоны волокон, соединяющих левое и правое полушария. Это образование характерно для мозга высших млекопитающих, но отсутствует в мозге однопроходных и сумчатых (см. рис. III-18-III-21).

329

Полушария переднего мозга млекопитающих в процессе эволюции обычно значительно увеличивались в rostroкаудальном направлении и немного — в латеральном, поэтому головной мозг большинства млекопитающих вытянут вдоль тела. Единственным исключением является организация мозга у китообразных. Это связано с тем, что у большинства китообразных передний мозг увеличивался в латеральном направлении. В результате этих особенностей эволюции у китообразных оказались особенно развитыми височные доли переднего мозга, что привело к нарушению консервативной схемы расположения полей. Зрительная область, у млекопитающих всегда расположенная на затылочном полюсе мозга, оказалась в положении теменной доли, а соматосенсорные поля сместились в лобную долю (Савельев, 1996, 2001).

У китообразных борозды и извилины достигли максимального развития (см. рис. III-19, *а*; III-22, *б*). При равной массе тела человека и дельфина мозговых борозд у последнего в 2 раза больше, чем у человека. Большое количество борозд и извилин является следствием увеличения площади поверхности коры. Причиной таких изменений может быть простое увеличение мышечной массы животного. У крупных животных значительная часть коры переднего мозга занята сенсомоторными и моторными полями, тогда как ассоциативные и сенсорные поля увеличиваются почти пропорционально размеру мозга, поэтому крупный мозг китообразных и хоботных отнюдь не свидетельствует о высоком интеллекте его обладателей.

Крупные полушария млекопитающих исторически возникли из боковой части стенки переднего мозга рептилий в результате разрастания поверхностного скопления клеток, которое носит название плаща, или коры. Небольшое скопление клеток на латеральной стенке мозга рептилий (см. рис. III-7, *а*), стало источником невероятного неврологического и интеллектуального прогресса млекопитающих (Филимонов, 1963, 1974). Эта однородная полоска нейронов примордиального неокортекса рептилий трансформировалась в новую кору млекопитающих. Она состоит из 6 чётко выделяемых слоёв, толщина которых у высших приматов достигает до 100 клеток (см. рис. III-20-III-22). В коре млекопитающих продублированы почти все основные функции нервной системы, которые присутствуют на уровне заднего, среднего, промежуточного и переднего мозга.

При анализе развития переднего мозга млекопитающих необходимо учитывать не только его внешнее строение, но и пространственное распределение нейронов в коре — цитоархитектоническую

330

организацию. Кора переднего мозга млекопитающих имеет сходное строение со слоистой крышей среднего мозга низших позвоночных. Неокортекс млекопитающих имеет шестислойное строение. У взрослых млекопитающих различных видов кора может значительно различаться как по толщине, так и по выраженности отдельных слоёв (см. рис. III-22). Известно, что у животных с лиссэнцефальным мозгом поперечник коры больше, чем у животных с полушариями переднего мозга, имеющими борозды и извилины. Так, у бобров поперечник коры несколько больше, чем у человека и медведя, а у дельфина афалины меньше почти в 2 раза. При всём разнообразии вариантов строения неокортекса шестислойность коры млекопитающих не вызывает сомнения (см. рис. III-22; рис. III-23-III-26).

I — молекулярный слой (*lamina molecularis*, *lamina zonalis*) — самый наружный слой коры, который содержит редкие клеточные тела.

II — наружный гранулярный слой (*lamina granularis externa*) состоит из небольших и плотно расположенных клеточных тел. В моторных областях этот слой может включать небольшие пирамидные клетки, которые распространяют свои волокна на поверхности мозга или в молекулярном слое.

III — наружный пирамидальный слой, или слой наружных пирамид (*lamina pyramidalis externa*). В этом слое преобладают пирамидные нейроны, которые крупнее во внутренних зонах слоя и мельче — в наружных.

IV — внутренний гранулярный слой (*lamina granularis interna*). Этот слой состоит из плотно расположенных как пирамидных, так и непиримидных клеток.

V — пирамидальный слой (*lamina pyramidalis*). В этом слое расположены преимущественно клетки округлой формы, которые посылают свои волокна к пирамидным нейронам.

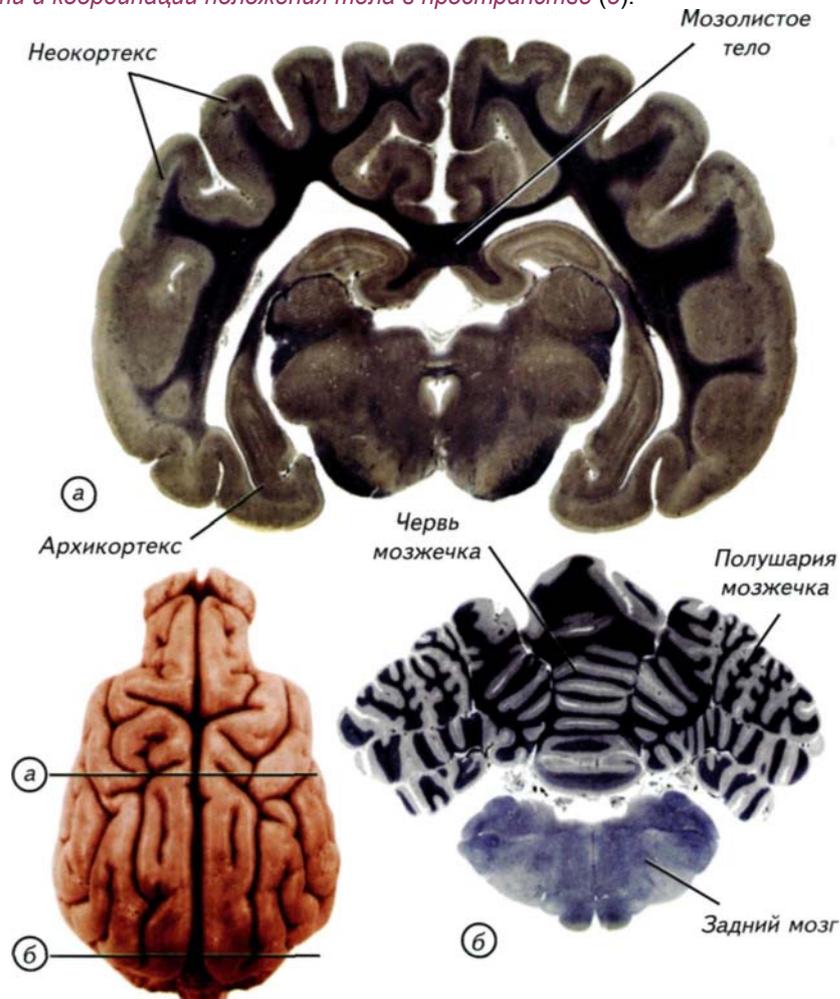
VI — слой полиморфных клеток (*lamina multiformis*). В нём находятся веретеновидные, округлые и модифицированные пирамидные клетки.

В неокортексе млекопитающих есть пирамидные клетки, которые отсутствуют в мозге других позвоночных. В моторной коре находятся особенно крупные пирамидные нейроны, носящие название клеток Беца (см. рис. III-24). Эти нейроны посылают свои длинные отростки к мотонейронам спинного мозга и в двигательные ядра черепно-мозговых нервов. Их гигантский размер предопределён масштабами метаболической и функциональной активности.

331

Рис. III-23. Основные эволюционные приобретения мозга млекопитающих на примере домашней собаки (*Cams familiaris*).

Неокортекс с развитыми извилинами и появление распределённых морфофункциональных полей на поверхности полушарий сняли ограничение на увеличение размеров мозга (а). Формирование развитого мозжечка с огромными парными полушариями решило проблему дифференциальной соматической чувствительности и координации положения тела в пространстве (б).



332

Неокортекс млекопитающих различается по толщине и выраженности клеточных слоёв. Клеточные слои, образующие кору, могут сливаться вместе или разделяться на несколько подслоёв в зависимости от функциональной принадлежности поля. Даже у относительно близких видов в функционально одинаковых полях неокортекса можно обнаружить цитоархитектонические различия (см. рис. III-26). При этом совершенно не обязательно, чтобы кора высокогибрифицированного мозга была организована сложнее, чем мозга лиссэнцефального.

Кора млекопитающих неоднородна даже в пределах одного полушария и имеет различный клеточный состав. Это позволило выделить в коре специфические однотипно организованные центры — цитоархитектонические поля. Каждое морфологическое поле коры соответствует представительству конкретного периферического анализатора, ассоциативной или моторной зоне. Примером может служить неокортекс лиссэнцефального мозга кролика (см. рис. III-24). Он содержит несколько крупных полей, представляющих собой моторные, сенсомоторные, зрительные и ассоциативные центры. Каждое специализированное поле коры имеет цитоархитектонические особенности расположения нейронов, которые могут различаться по форме и размеру. В моторных полях коры есть крупные пирамидные нейроны, отсутствующие в других областях неокортекса (см. рис. III-24).

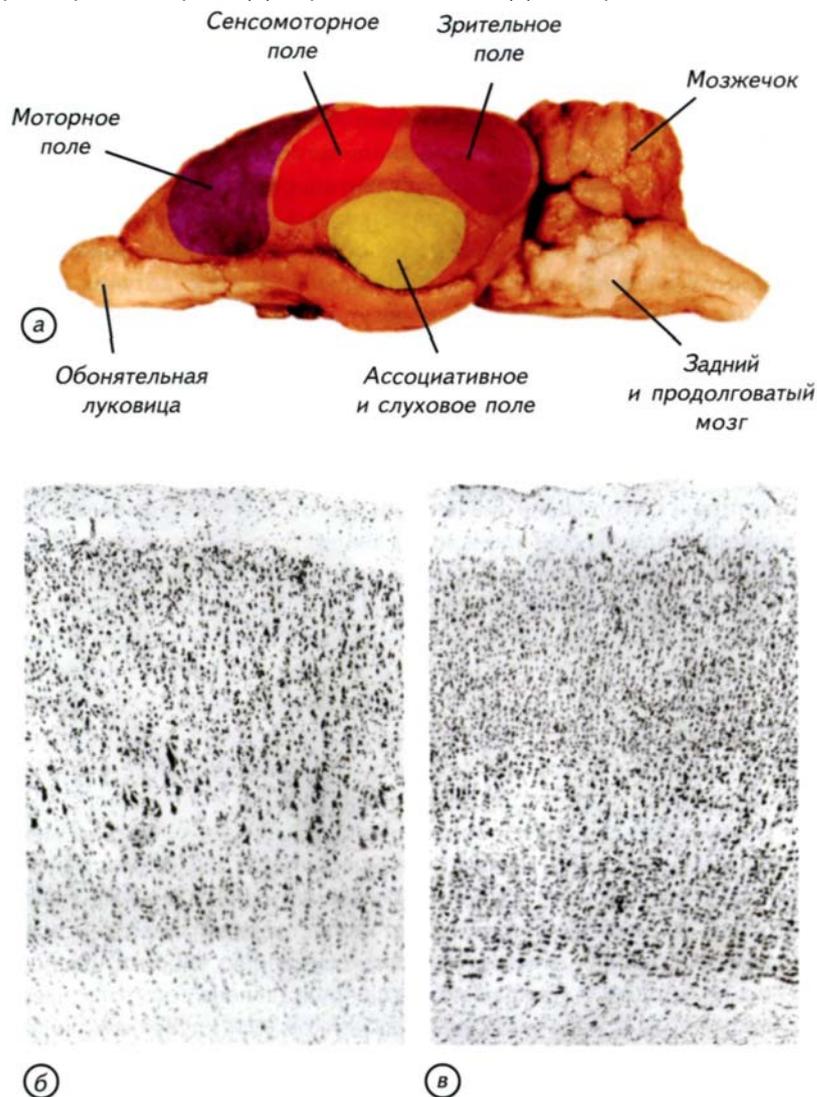
Между сенсорными и моторными зонами коры расположены интегративные участки коры, которые объединяют входы сенсорных и моторных областей коры и определяют выполнение специализированных видоспецифичных функций. В мозге млекопитающих выявлены ассоциативные зоны коры, которые не связаны с конкретными анализаторами или моторными функциями. Они представляют собой «надстройку» над остальными участками неокортекса и являются местом сосредоточения когнитивных, мыслительных процессов и зонами хранения индивидуальной и «видовой» памяти. Кора позволяет млекопитающим точнее и детальнее анализировать сигналы, приходящие из внешней среды и от внутренних органов, что лежит в основе сложного поведения и мышления человека. Однако только улучшение анализа рецепторных сигналов не может быть достаточным условием для становления сложного поведения. Необходима глубокая интеграция всей информации, поступающей в мозг. Эти функции выполняет кора за

счёт связей между расположенными в ней нейронами. Подсчитано, что на каждый мотонейрон приходится до 2000 вставочных нейронов, которые позволяют согласовывать активность отдельных клеток. Таким образом, увеличение размеров коры и формирование её слоистой

333

Рис. III-24. Головной мозг кролика (*Oryctolagus cuniculus*) с нанесёнными на поверхность полушария основными функциональными полями неокортекса (а) и цитоархитектоника моторных и сенсорных полей коры.

Гистологический срез через моторное (б) и зрительное поле (в) неокортекса.



334

структуры повысили качество обработки поступающей в мозг информации и интегрировали активность отдельных его структур. На этом морфологическом субстрате возникло новое качество мозга — способность к синтетической деятельности.

Надо отметить значительную изменчивость и самих полей. В зависимости от того, какая система анализаторов доминирует у данного вида, изменяется и её представительство в коре полушарий переднего мозга. Например, у ночных обезьян затылочные зрительные поля достигают огромных размеров и являются доминирующими образованиями в полушариях переднего мозга. У летучих мышей преобладают слуховые поля. Они могут занимать значительную часть общей площади коры. Интересно отметить, что у голоспинного листоноса (*Pteronotus parnelli*) слуховая область коры сформирована тремя полями. В первичном слуховом поле частоты от 10 Гц до 100 кГц организованы тонопически. Это означает, что участки поля, получающие сигналы от диапазонов различной частоты, размещены в соответствии с числовыми значениями частот. Внутри первичного поля выделяется подполе, где происходит анализ слуховых сигналов вблизи частоты 61,2 кГц, поскольку в этом диапазоне осуществляется эхолокация. Рядом расположены специализированные области, осуществляющие анализ удаленности объекта локации и относительной скорости его движения. Этот пример показывает, что специализированные моторные и сенсорные поля коры переднего мозга сами по себе тоже неоднородны. Они состоят из локальных участков, которые осуществляют обработку сенсорных сигналов от небольших участков тела или от фрагментов сенсорных органов.

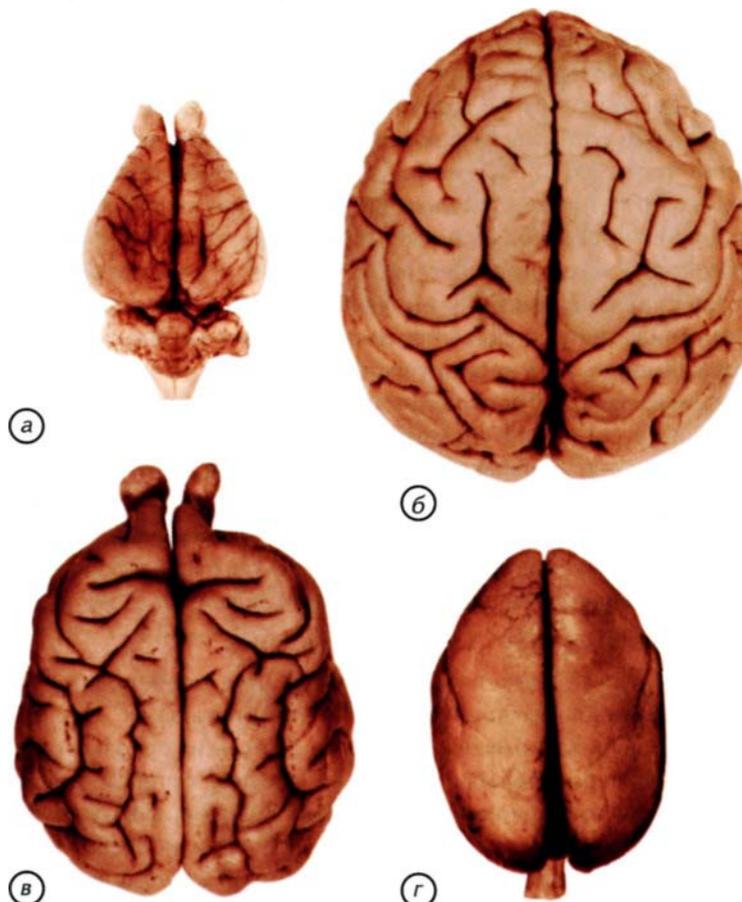
Внутренняя организация полей неокортекса у животных не менее сложна, чем у человека. Даже у

лиссэнцефальных животных существуют специализированные подполя, обслуживающие отдельные участки сенсорных органов. Примером может быть строение соматосенсорной коры мыши, которая отвечает за механорецепцию вибрисс, расположенных на мордочке. Каждая вибрисса представлена соматотопически расположенным в коре небольшим бочонком или клубочком. Аналогичным образом организовано представительство пальцев и ладонек у енота. Каждый палец и отдельная ладонная подушечка представлены в соматосенсорной коре самостоятельным полем, причём большая часть полей выделяется небольшими бороздами. Следовательно, цитоархитектоническая специализация полей неокортекса привела к морфологическому обособлению фрагментов коры.

Таким образом, поля коры головного мозга подразделены на функциональные зоны, которые связаны с конкретным органом или

335

Рис. III-25. Дорсальная поверхность головного мозга млекопитающих.



а — кролик (Oryctolagus cuniculus); б — шимпанзе (Pan troglodytes); в — лев (Panthera leo); г — обыкновенная игуанка (Callithrix jacchus). Уровень развития поведения млекопитающих только отчасти коррелирует с организацией борозд и извилин в полушариях переднего мозга. Значительную роль в гирификации играют размеры кортикальных полей различных сенсорных систем. Это маскирует реальные ассоциативные возможности вида. Мозг кролика и примата может быть лиссэнцефален, тогда как специализированный хищник (лев) может обладать гирифицированным мозгом, как у «интеллектуального» примата (шимпанзе).

336

его частью. Функциональные зоны коры имеют упорядоченное внутреннее строение. В каждой зоне или поле можно выделить своеобразные модули вертикальной упорядоченности организации коры. В самом обычном случае модуль представляет собой колонку или клубочек, в который включаются клетки, расположенные по всей толщине коры. Колонкой минимального размера обычно считают группу из 110 нейронов, расположенных между парой капилляров, проходящих через поперечник коры. Клетки колонок связаны с обработкой конкретного частного сигнала и рассматриваются в качестве локального функционального модуля. Более низкий уровень организации уже связан с межклеточным взаимодействием на уровне нейронов. Для неокортекса известны закономерности появления шипиков на отростках нейронов при развитии животных в обогащённой среде или при обучении. Чем богаче впечатлениями среда, в которой развивается млекопитающее, тем больше межклеточных контактов возникает между нейронами коры. Существование субстрата, связанного с сохранением индивидуального опыта, показывает, что возникновение неокортекса было ключом к расширению приспособительных возможностей млекопитающих.

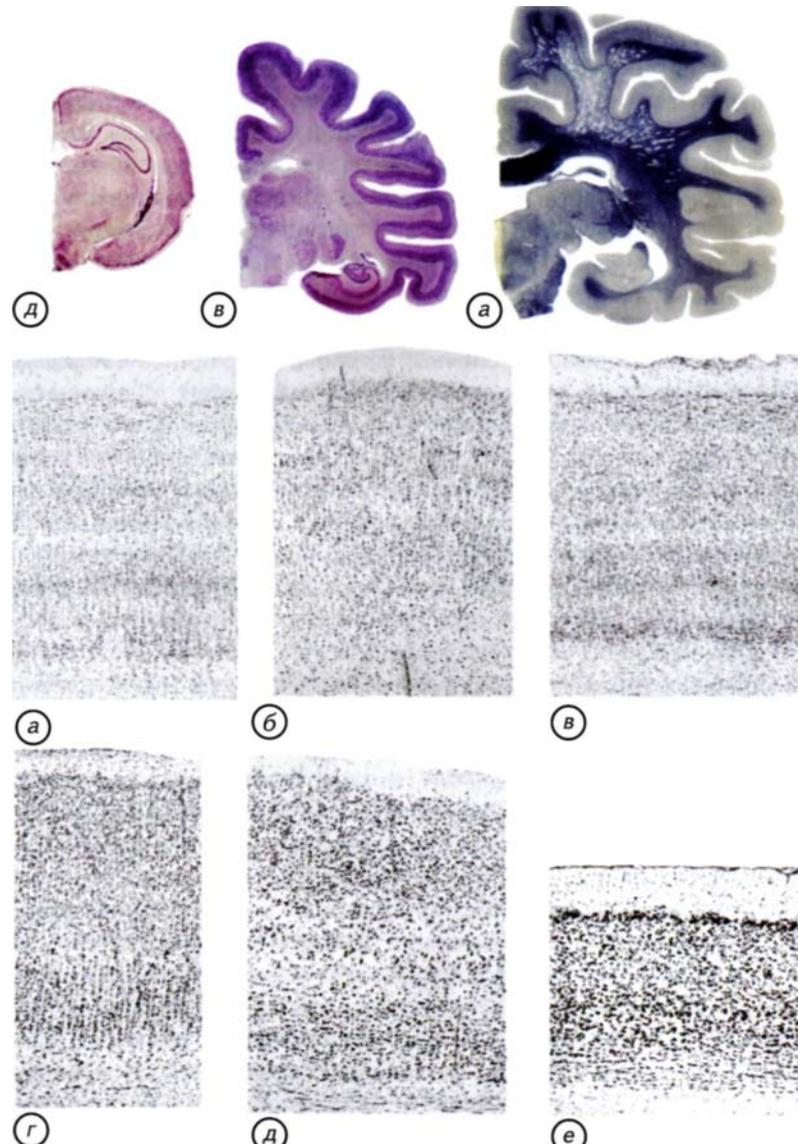
§ 48. Органы чувств млекопитающих

Органы чувств млекопитающих имеют ряд особенностей, которых нет у позвоночных других групп. У млекопитающих хорошо развит орган обоняния. В отличие от птиц он состоит из основного органа обоняния и вомероназальной системы. Основным органом обоняния используется для традиционных типов хеморецепции, а вомероназальная система (якобсонов орган) — для рецепции половых запахов. Развитие системы полового обоняния рептилий стало причиной возникновения корковых образований переднего мозга (см. § 39). Эти небольшие скопления клеток у поверхности полушарий переднего мозга не предвещали своим обладателям особых неврологических перспектив. Однако именно у млекопитающих эти структуры стали морфологической основой для возникновения шестислойной коры. Развитие коры переднего мозга свидетельствует о том, что у архаичных млекопитающих обоняние, особенно на первых этапах, играло основную роль среди дистантных хеморецепторов.

Слуховая система млекопитающих хорошо развита благодаря появлению наружной слуховой раковины, усложнению строения улитки, развитию среднемозгового и коркового представительства акустического анализатора. У млекопитающих улитка впервые закручивается в спираль, которая у китообразных делает 1,5 оборота, у человека —

337

Рис. III-26. Цитоархитектоника слуховых полей неокортекса.



а — орангутан (Pongo pygmaeus); б — шимпанзе (Pan troglodytes); в — гиббон (Hylobates lar); г — кошка (Felis catus); д — крыса (Rattus norvegicus); е — крот (Talpa europaea). Обозначения срезов через левое полушарие соответствуют обозначениям участков коры.

338

2,5, у кошки — 3, у свиньи — 4, а у некоторых грызунов — даже 5 оборотов. Основным аналитический аппарат слуховой системы расположен в нижних бугорках четверохолмия (см. рис. III-22, в) и в коре переднего мозга. В неокортексе существуют первичные и вторичные слуховые поля, которые обрабатывают получаемые сигналы (см. рис. III-26). Важно подчеркнуть, что в коре и нижних бугорках четверохолмия сохраняется строгая тонотопичность представительства слуховой системы. Это означает, что слуховые сигналы разной

частоты «раскладываются» в каждом из центров по принципу топографической карты. Таким способом достигается максимальная дифференциальность обработки слуховых сигналов.

Слух у некоторых позвоночных развит очень хорошо и используется для эхолокации (летучие мыши и китообразные). У летучих мышей для локации используются сигналы около 61 кГц, а у зубатых китов — в диапазоне от 80 до 120 кГц. Сигналы такой частоты возникают у дельфинов в проходе от гортани до носового отверстия, лишённого обонятельных рецепторов. Они позволяют дельфинам определять расстояние, размер и форму предметов. Такая специализация зубатых китов привела в конечном счёте к интенсивному развитию корковых слуховых полей, которые повлияли на эволюцию и форму их головного мозга (см. рис. III-19, г).

Зрение позволяет млекопитающим различать цвет и форму объектов намного лучше, чем животным других классов. Это достигается не сложностью или совершенством строения глаз. Световоспринимающая система млекопитающих — сетчатка глаза устроена довольно примитивно. В ней преобладают палочки, которые отвечают за сумеречное зрение и не способны воспринимать цвета. Цветовосприятие обеспечивается тремя фотопигментами, чувствительными к красному, зелёному и синему цвету и расположенными в колбочках. Колбочки имеют высокий порог чувствительности, поэтому в сумерках цветовое зрение у большинства млекопитающих утрачивается. В сетчатке млекопитающих нет цветных масляных капель, которые являются цветовыми фильтрами и позволяют рептилиям и птицам тонко различать цвета. Сетчатка не может локально увеличивать размер изображения и не имеет специализированных элементов, чувствительных к ультрафиолетовому излучению. Все эти особенности говорят об ограниченности зрения млекопитающих.

По-видимому, архаичные млекопитающие долго вели сумеречный или ночной образ жизни. Однако у млекопитающих хорошо развита аналитическая часть зрительного анализатора. Даже у таких макросматиков, как кролик, представительство зрительного анализа-

339

тора в коре очень велико (см. рис. III-24). Следовательно, невысокие требования к цвету и разрешению деталей периферической частью нервной системы сочетались с развитием мощного коркового анализатора изображений. Анализ зрительной информации доминировал над её первичным качеством. Для архаичных млекопитающих было важнее оценить пространственное расположение и форму предметов, чем различить детали их строения или цвета, поэтому цветовое зрение млекопитающих сформировалось по сути дела вторично, на основе малоподходящих структур сетчатки.

Особое развитие у млекопитающих получила соматическая и мышечная чувствительность. Кожа млекопитающих невероятно специализированна, имеет волосяной покров, сальные и потовые железы, богата свободными нервными окончаниями и совершенными рецепторами тепла, холода, вибрации и давления. Такого обширного набора специальных приспособлений в коже других позвоночных нет. В покровах млекопитающих выделяются болевые рецепторные системы (ноцицептивные), температурные и тактильные. Последние воспринимают простое диффузное прикосновение, давление или вибрацию, что встречается и у других позвоночных. Однако особое развитие получила механорецепция, позволяющая осуществлять пространственное и временное различение сигналов. Для такого соматического восприятия внешних сигналов в покровах млекопитающих существует множество специализированных нервных окончаний. Свободные нервные окончания нескольких типов ответственны за восприятие нагревания и охлаждения. Они вызывают ощущение зуда, жгучей или острой боли. Наряду со свободными нервными окончаниями в коже присутствуют и специализированные концевые органы, которые позволяют дифференцировать другие типы механических воздействий на кожу. В них входят нервные волокна, ассоциированные в своеобразные рецепторные комплексы. Например, тельце Мейсснера чувствительно к прикосновению и вибрации частотой 30-40 Гц, а тельце Пачини — к давлению и вибрации частотой 300 Гц. Диски Меркеля нечувствительны к вибрации, но различают прикосновение и давление.

В волосистой коже к этому набору добавляются стержни волос и волосяные фолликулы. Каждый из них окружён окончаниями 3-10 сенсорных нервных волокон, которые могут внедряться в базальную пластинку волосяного стержня. Этот рецепторный аппарат волос обладает самой высокой механической чувствительностью в покровах млекопитающих. Казалось бы, такой дифференцированной системы рецепторов вполне достаточно для формирования развитой соматической чувствительности.

340

Наряду с периферическими рецепторами у млекопитающих сформировалось развитое мозговое представительство соматической чувствительности. Соматическое представительство в коре и мозжечке столь велико, что может соперничать по размерам с моторными центрами и зрением (см. рис. III-24). Моторные центры мозжечка и неокортекса млекопитающих развиты пропорционально соматической и мышечной чувствительности. Если мышечная чувствительность представлена в коре относительно слабо, то моторные центры часто доминируют на поверхности полушарий. У большинства высших зверей они могут составлять от 20 до 35% поверхности коры (см. рис. III-24).

Следовательно, по сравнению с рептилиями у млекопитающих наиболее развиты обоняние, соматическая чувствительность и сенсомоторные центры. Самым глобальным изменениям подверглась соматическая чувствительность. Она ещё никогда в истории позвоночных не достигала такого развития, как у млекопитающих. Из диффузного механорецептора и рецептора болевых ощущений рептилий возник распределённый орган чувств с широким диапазоном чувствительности и значительным представительством в коре полушарий переднего мозга. Сенсомоторная система получила дополнительное представительство в мозжечке. Это привело к появлению парных полушарий мозжечка и увеличению его объёма в несколько раз. Вместе с соматической чувствительностью в коре млекопитающих максимально представлены зрение, моторные центры и слух. По-видимому, архаичное млекопитающее должно было обладать прекрасным обонянием, пространственным зрением, неплохим слухом и феноменальной соматической чувствительностью. Чтобы понять причины появления такой сенсорной специализации, необходимо попробовать реконструировать условия их возникновения. Они могут привести нас к пониманию эволюционного пути от рептилий к млекопитающим.

§ 49. Возникновение мозга млекопитающих

Небольшие рептилийные предки млекопитающих вышли из древесных завалов карбона с развитым обонянием, вестибулярным аппаратом, неважным зрением и ассоциативными центрами в среднем мозге. Эти существа начали загадочный эволюционный путь, который не отмечен внятыми палеонтологическими следами на протяжении почти 60 млн лет. Только в позднем триасе появляются триконодонты (*Megazostrodon*), которых можно считать древними, но вполне сложившимися млекопитающими. За несколько десятков миллионов лет произошли события, приведшие к формированию совершенной ассоциативной системы переднего мозга, теплокровности, плацентарному развитию и кормлению детёнышей молоком (Kemp, 1982; Tyndale-Biscoe, Rentree, 1987).

341

Попробуем оценить изменения нервной системы, предварившие появление триконодонтов. Карбоновые предки млекопитающих обладали набором качеств, свойственных большинству рептилий того периода. Для того чтобы стать млекопитающими, им надо было оказаться в такой среде, где их морфофункциональные особенности дали бы максимальные биологические преимущества.

Большинство современных млекопитающих обладают развитым обонянием. Оно вторично утрачено у зубатых китов и относительно мало используется хоботными, летучими мышами и приматами. В остальных случаях млекопитающие широко используют как основной орган обоняния, так и вомероназальную систему. Для наиболее примитивных млекопитающих обоняние играет ведущую роль, а представительство хеморецепторных центров в переднем мозге может превышать все остальные структуры вместе взятые (см. рис. III-19, а). Очевидно, что на первых этапах эволюции млекопитающих обоняние играло основную роль. Это послужило причиной преимущественного развития полушарий переднего мозга. Следствием развития обонятельной системы стали переднемозговые полушария, которые доминируют над остальными отделами головного мозга. Объём парных полушарий млекопитающих всегда больше объёма других структур нервной системы, какой бы специализацией ни обладал конкретный вид (см. рис. III-18; III-19; III-21; III-25).

Развитие обоняния и переднего мозга стало первым крупным неврологическим событием в истории этой группы. Можно допустить, что предки млекопитающих использовали обоняние в качестве ведущей системы афферентации. В каких условиях это могло произойти? Очевидная ситуация — ночная активность архаичных млекопитающих, но для ночной охоты можно успешно применять слух, зрение, осязание и терморецепторы. Млекопитающие предпочли использовать обоняние, хотя остальные органы чувств не подверглись существенной редукции.

На заре эволюции млекопитающих строение переднего мозга было сходно со строением мозга современных лиссэнцефальных представителей грызунов и зайцеобразных (см. рис. III-18, б; III-19, а, б; III-24, а). Архаичные млекопитающие занимались поиском пищи, половых партнёров и ориентировались в пространстве при помощи обоняния. С этой точкой зрения согласно большинство авторов, занимавшихся проблемами их эволюции (Ulinski, 1986). На этом этапе эволюции рептилийные предки млекопитающих были лишены возможности использовать другие органы чувств с той же эффективностью, как обоняние. По-видимому, они обитали в темноте нижних ярусов карбоновых завалов,

342

где обоняние было наиболее эффективным дистантным рецептором. Кроме обоняния, там можно было также использовать слух и тактильную чувствительность. Зрительная система и цветовое зрение были практически бесполезны и постепенно утратили свои исходные характеристики.

В этом состоянии архаичные млекопитающие пребывали долго. Времени хватило для создания интегративных связей между половыми корковыми центрами вомероназальной системы и сенсомоторными системами других отделов мозга. На базе скромного коркового зачатка рептилийной системы полового обоняния возник новый центр принятия решений. В него явно первоначально входили вомероназальные, моторные и вкусовые центры.

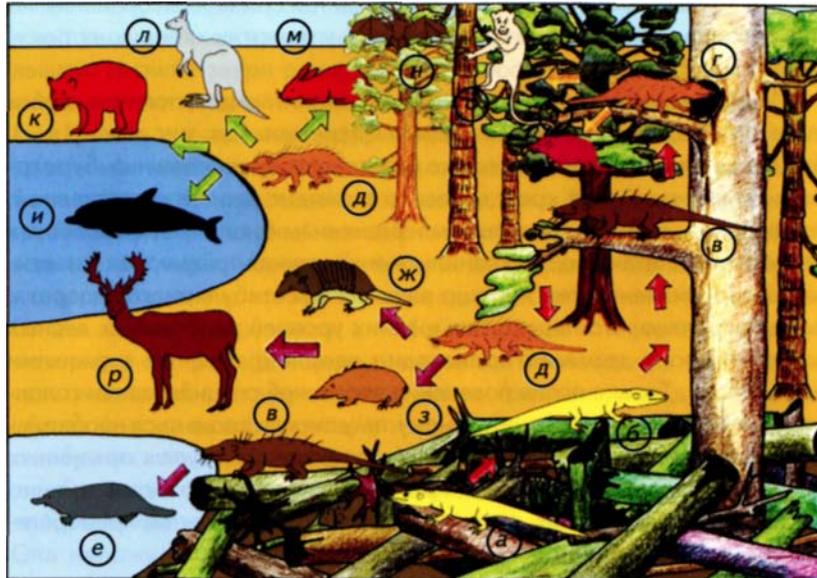
Слуховая система на первом этапе эволюции млекопитающих совершенствовалась за счёт задних бугорков четверохолмия. Они у млекопитающих развиты больше, чем у рептилий и птиц (см. рис. III-22, а). Таким образом, к моменту выхода из карбоновых лабиринтов потенциальный предок млекопитающих обладал развитым обонянием, слуховыми бугорками в крыше среднего мозга и зачатком коры, интегрировавшим обонятельные половые, моторные и вкусовые центры (рис. III-27, а, б).

Возникает вполне естественный вопрос о дальнейшей судьбе этих существ. Обычно предполагается, что мелкие предки млекопитающих по ночам вынюхивали свою добычу в подстилке лесов, а днём скрывались в норах или среди корней деревьев. Это вполне справедливое предположение, хотя объясняет только возможность развития обоняния. Однако при таком образе жизни никаких дополнительных стимулов для развития неокортекса и тем более полушарий мозжечка обнаружить невозможно. Наоборот, сумеречные норные животные обладают более чем скромным мозжечком. Для быстротечной эволюции сенсомоторных корковых центров и мозжечка требовалась невероятно сложная трёхмерная среда, которая ранее позночным никогда не встречалась. Следует допустить, что не почва, а иная среда была причиной появления развитой соматической чувствительности.

В поисках среды эволюционирования млекопитающих значительную помощь может оказать анализ ещё одной рецепторной системы, которую трудно переоценить — соматической чувствительности. Покровы млекопитающих приобрели удивительный набор механорецепторов различных типов. Они специализированы для восприятия различных видов вибраций, давления, прикосновения, нагревания и охлаждения. Почвенным обитателям столь разнообразный набор кожных рецепторов абсолютно не нужен, тем более что у современных

343

Рис. III-27. Происхождение млекопитающих.



Рептилийные предки млекопитающих, покинув карбоновые растительные завалы, перешли к обитанию на ветвях деревьев (а-в). Переход к обитанию на деревьях стал ключевым событием для начала эволюции мозга млекопитающих. Ветви деревьев стали переходной средой для развития сенсорных и моторных систем млекопитающих. В кроне деревьев у архаичных млекопитающих сформировалась соматическая рецепция, построенная на свободных нервных окончаниях, оплетающих волосяные сумки и стержни волос (е). Развитие соматической чувствительности, пространственного зрения и системы сенсомоторной координации движений привело к формированию коры переднего мозга и парных полушарий мозжечка. В коре переднего мозга сформировалось представительство соматических, сенсомоторных, зрительных, вкусовых и слуховых центров. Эти неврологические приобретения позволили архаичным млекопитающим освоить сушу и водную среду (в, д, ж-н, р). На всех этапах эволюции млекопитающих происходили «возвраты» к наземным формам жизни. Одними из первых «спустились с деревьев» однопроходные, а затем — сумчатые (в, д, е, л). Значительно позднее к ним присоединились плацентарные млекопитающие. Рукокрылые с деревьев перешли к полёту, а приматы в основном сохранили свою связь с деревьями.

344

почвенных млекопитающих (голые землекопы) редуцируется даже волосяной покров. Маловероятно, что развитая соматосенсорная система и волосяной покров могли возникнуть у животных, ведущих полуподземный образ жизни.

По-видимому, рептилийные предки млекопитающих, покинув карбоновые завалы, переместились в кроны деревьев (см. рис. III-27, в, е). Вертикальная «миграция» из плохо освещённых растительных буреломов в сумеречный мир крон деревьев выглядит вполне естественной. Этот переход не был радикальным изменением биологии рептилийных предков млекопитающих. Сохранились аналогичная трёхмерная жизненная среда и значение уже хорошо развитого вестибулярного аппарата. Вполне вероятно, что переход из нижних уровней карбоновых лесных завалов в крону деревьев происходил неоднократно, но с разными результатами. Только после появления первичной специализации головного мозга рептилий по обонятельному типу смогли сложиться необходимые предпосылки для формирования «древесной» группы архаичных млекопитающих. В сумеречных кронах деревьев необходим именно тот набор нейросенсорных, аналитических и репродуктивных приобретений, который известен у современных млекопитающих.

Жизнь макросматиков в кронах деревьев практически исключала размножение в гнёздах или дуплах. Для небольших животных с развитым обонянием чужая кладка яиц была и остаётся идеальной и доступной пищей, поэтому доставшееся от рептилийных предков живорождение получило дальнейшее развитие. Было необходимо максимально продлить внутриутробное развитие эмбриона. Это позволяло избежать формирования гнезда и привязки к конкретной территории. Мать перемещалась за пищей вместе с детёнышем, что повышало вероятность их выживания.

Наиболее простой способ увеличения продолжительности внутриутробного развития связан с отказом от питания эмбриона за счёт желтка. Запасы желтка нельзя бесконечно увеличивать в материнской матке. Намного эффективнее использовать простой диффузионный обмен кислорода, воды и метаболитов между стенкой желточного мешка и маткой. По-видимому, этим способом и была решена проблема внутриутробного развития архаичных млекопитающих. Древесные предки млекопитающих были весьма некрупными животными. Это позволяло им при помощи желтковой плаценты доразвивать эмбрионы до вполне жизнеспособных размеров. Похожую репродуктивную стратегию используют современные сумчатые. Однако их желтковая плацента позволяет вырастить только небольшой эмбрион, который надо переводить в сумку с молочными железами. Поскольку архаичные млеко-

345

питающие были небольшими, необходимость в сумочном доразвитии эмбрионов, наверное, отсутствовала. Только с увеличением размеров животных могли возникнуть трудности с выращиванием крупных зародышей. Низшие звери решили этот вопрос при помощи сумки, а высшие млекопитающие — при помощи плаценты

(Jameson, 1988).

Вместе с развитием эффективных репродуктивных стратегий у архаичных млекопитающих наиболее заметным изменением должна была подвергнуться сенсомоторная система. В кронах деревьев нагрузка на вестибулярный аппарат в несколько раз выше, чем даже в водной трёхмерной среде. Если рыба и совершает ошибочное движение при плавании, то это не приводит к фатальным последствиям. Опора на воду сохраняется в любой ситуации и позволяет исправить моторную ошибку. Для первичноводных позвоночных требования к сенсомоторной системе намного менее критичны, чем для животных, обитающих на ветвях деревьев и не умеющих летать. Сенсомоторные ошибки на ветвях деревьев могут приводить к фатальным последствиям. Гравитация планеты стала жестоким экзаменатором для рептилий, переместившихся из карбоновых завалов в верхний ярус леса. Она наложила ограничение и на размер тела предков млекопитающих. Большие животные просто не могли бы пережить ошибок становления совершенного вестибулярного аппарата и сенсомоторной системы. Падение крупных животных со значительной высоты почти всегда приводит к гибели или некомпенсируемым повреждениям, поэтому линейный размер предков млекопитающих не мог превышать нескольких десятков сантиметров. Небольшое и подвижное животное должно было быстро приобрести не только совершенный вестибулярный аппарат, но и развитую соматическую чувствительность. Этот сенсорный комплекс широко представлен в полушариях мозжечка и неокортексе млекопитающих.

Среди рецепторов покровов выделяются рецепторы, адаптированные к различным типам вибрации. Специальные системы с различным временем адаптации возникли для того, чтобы воспринимать колебания. Столь разнообразные и специализированные вибрационные рецепторы кожи были бы абсолютно не нужны, если бы предки позвоночных искали добычу на земле и в подстилке из опавших листьев. Наоборот, ветви и стволы деревьев идеально передают любые колебания. Эти колебания могут содержать информацию о добыче, животном противоположного пола или о приближении опасного хищника. Такие сигналы надо было дифференцировать с безопасными, но разнообразными колебаниями самих деревьев, поэтому развитие соматической чувствительности древесных рептилий было

346

биологически вполне оправдано. На первом этапе эволюции рептилийных предков млекопитающих чувствительность механорецепторов покровов могла быть далеко не столь совершенной, как у современных животных. Этот недостаток мог быть компенсирован развитием специализированных чувствительных образований. Однако такие сложные капсулированные рецепторы, как тельца Руффини, Пачини, Мейсснера или концевые колбы Краузе, не могли возникнуть мгновенно для выполнения своих специализированных функций.

По-видимому, на первом этапе развития соматической чувствительности были использованы свободные нервные окончания, которые хорошо развиты у всех позвоночных. Сложность состоит в том, что свободные нервные окончания обладают ограниченными сенсорными возможностями. Простое увеличение их количества в дерме не смогло бы решить сложных соматосенсорных проблем древесных предков млекопитающих.

Повышение соматической механочувствительности было обеспечено с помощью волос (Spearman, Riley, 1980). Волосы стали своеобразным усилителем механического сигнала. Действительно, простое всего усилие механический сигнал, создав неравноплечий архимедов рычаг. Длинное плечо станет механическим детектором, а короткое — ассоциированным со свободным нервным окончанием рецептором. Понятно, что чувствительность такой системы будет определяться формой, размером и массой рычага, его жёсткостью и чувствительностью нервного окончания. Если таких рецепторов много, то дифференцированность соматической информации по направлению, силе и частоте будет гарантирована. Вполне возможно, что развитие такой специализированной соматической рецепторной системы привело к возникновению рецепторного волосяного покрова (Hudspeth, 1985). Впоследствии он стал использоваться для сохранения тепла, что замаскировало его первичную функцию. На рецепторное происхождение волос указывает и развитие их мышечного аппарата. Тонкая регуляция теплообмена может осуществляться и другими физиологическими способами, но для динамического изменения чувствительности механорецепторов, оплетающих волосяную сумку, другого способа нет, поэтому в случае опасности волосы многих животных рефлекторно поднимаются дыбом. Так увеличивается механочувствительность волосяного покрова в результате напряжения рецепторного «рычага».

В далёком прошлом напряжение рецепторных волосков предков млекопитающих повышало точность соматосенсорной информации. Это позволяло выбрать адекватную форму поведения в ответ на возникшую ситуацию. Судя по неврологическому обеспечению, этот механизм

347

повышения соматической чувствительности возник ещё на заре эволюции млекопитающих. Он сохранился до настоящего времени как произвольная реакция на любое неожиданное возбуждение. Следовательно, первичная соматическая чувствительность рептилийных предков млекопитающих сложилась на основе свободных нервных окончаний, ассоциированных с рецепторным волосяным покровом. Косвенным свидетельством в пользу этой точки зрения является высокая иннервация стержней волос и волосяных фолликулов. У некоторых животных вокруг основания волоса может группироваться до 20 сенсорных нервных волокон. Эта механорецепторная система обладает самым низким порогом возбуждения и чувствительна к вибрациям частотой около 35 Гц.

Самым примитивным способом обеспечив повышение соматической чувствительности, предки млекопитающих заложили фундамент для долговременной эволюции совершенных капсулированных рецепторов. Они станут эффективнее свободных нервных и ассоциированных окончаний только спустя миллионы лет. Побочным результатом становления первичной соматосенсорной системы стал примитивный волосяной покров. Его дальнейшее развитие уже как термоизоляционного слоя, по-видимому, произошло значительно позднее формирования механосенсорных функций.

Параллельно с периферическим чувствительным аппаратом развивались центральные механизмы анализа соматических и проприоцептивных сигналов. Именно соматическая чувствительность и моторная система представлены обширными полями в неокортексе лиссэнцефальных млекопитающих (см. рис. III-24). По-видимому, необходимость развития коркового контроля за этими двумя системами стала одной из основных причин эволюции переднего мозга. На это указывает параллельное развитие неостриатума (базальных ядер) млекопитающих. Таких крупных специализированных новообразований в вентральной части переднего мозга у других позвоночных ранее не возникало (Reiner, Brauth, Karten, 1984). Интересно отметить, что эти огромные ядерные центры обеспечивают обработку сенсомоторной и кинестетической информации, которая поступает от других отделов головного мозга. Они избавляют сенсомоторную кору от контроля за произвольными движениями.

Надо подчеркнуть, что параллельно с расширением представительства соматических рецепторов в неокортексе формировались аналогичные связи кожных рецепторов с полушариями мозжечка. Парные полушария мозжечка встречаются только у млекопитающих в связи с развитием феноменальной соматической чувствительности и координации

348

сложных движений. Такое развитие мозжечка не может быть связано ни с какими стандартными условиями в истории позвоночных до млекопитающих. Даже трёхмерная водная среда, в которой сотни миллионов лет эволюционировали первичноводные позвоночные, не смогла привести их сенсомоторные системы к столь же высокому развитию, как у млекопитающих.

«Маммальный» мозжечок триконодентов сформировался всего за 30-40 млн лет. Причину его появления следует искать в кронах высоких деревьев, где от эффективности анализа соматических сигналов и координации движений всего тела зависит жизнь любого животного. У млекопитающих вся поверхность мозжечка занята сложноорганизованной корой, которая состоит из специализированных нейронов. Каждая рецепторная поверхность тела представлена строго определённым участком коры полушарий мозжечка. Это привело к тому, что площадь поверхности корковых структур мозжечка млекопитающих возросла в тысячи раз по сравнению с мозжечком рептилий. Собственно говоря, в результате латерального расширения и появились парные полушария мозжечка. Следствием развития межполушарных мозжечковых связей стало формирование моста заднего мозга млекопитающих, которого нет у рептилий и птиц. Причиной формирования моста стали необходимость постоянного оперативного сравнения соматической информации, поступающей от правой и левой половины тела, и моторная коррекция положения тела. Выживание архаичных млекопитающих в кронах деревьев непосредственно зависело от развития аналитического аппарата соматической и сенсомоторной чувствительности. Мозжечок стал своеобразным кинестетическим автоматом, который интегрировал соматические, сенсомоторные и вестибулярные сигналы. Выполняя эти функции, он позволял предкам млекопитающих неосознанно решать проблемы перемещения в сложной трёхмерной среде.

Эволюция архаичных млекопитающих в кронах деревьев позволяет объяснить специфическое развитие других органов чувств и их мозгового представительства. Сложная трёхмерная среда потребовала от упрощённого зрения предков млекопитающих совершенно новых способов оценки окружающего пространства. Надо было не просто увидеть предмет, а предельно точно определить расстояние до него и оценить его свойства. Ошибочная оценка расстояния до ветки в кроне деревьев обычно стоит жизни. Бинокулярное зрение и корковое представительство этой системы в переднем мозге вполне оправданны.

Надо подчеркнуть, что зрение, соматическая чувствительность, проприоцепция и вестибулярный аппарат внутреннего уха являются

349

основными сенсорными входами в вестибулярные ядра ствола мозга. Интеграция этих сигналов позволяет млекопитающим позиционировать своё тело в пространстве и контролировать точность движений. Вестибулярные ядра млекопитающих являются уникальным образованием. Они намного более развиты, чем у рептилий и птиц. По-видимому, такая многофункциональная система вестибулярного и кинестетического контроля могла сложиться только в жёстких условиях крон деревьев. В такой среде были все условия для формирования своеобразной слуховой системы млекопитающих. Наружное ухо, которое можно ориентировать на источник звука, могло возникнуть в сложной акустической среде крон деревьев. Современные древесные млекопитающие обладают именно такими наружными слуховыми раковинами.

Приобретая перечисленные особенности строения нервной системы в кронах деревьев, млекопитающие неоднократно «спускались» на землю. К наземному существованию первыми вернулись однопроходные (см. рис. III-27, *е-е*), затем сумчатые и позднее всех плацентарные млекопитающие (см. рис. III-27, *д-м*). По-видимому, рукокрылые и приматы полностью сформировались в кронах деревьев. Переход приматов к наземному существованию стал первым шагом к появлению человека.

Важнейшим приобретением мозга млекопитающих, обитавших в кронах деревьев, стала способность к прогнозированию событий. Умение предугадать событие, результат движения, последствия охоты или внутривидового конфликта отличает и современных млекопитающих. Способность нервной системы предсказывать результаты ещё не совершённого действия отсутствовала у других позвоночных. Млекопитающие дорого заплатили за такую способность ошибками, совершёнными вдалеке от земли. Вторично спустившись на землю, млекопитающие обладали не только ассоциативными центрами рептилийного типа, но и скромной возможностью оценивать результаты ближайших действий. Это функциональное приобретение млекопитающих основано на переизбытке нейронов и связей, которые сформировались в неокортексе. Только избыточная память и индивидуальный опыт позволили млекопитающим занять доминирующее положение в животном мире.

350

Теория переходных сред

В основе эволюции нервной системы позвоночных лежат общие морфологические закономерности. Они сводятся к количественным и качественным изменениям в центральной и периферической нервной системе. Однако в отличие от других систем организма, любые структурные изменения вызывают глубокую перестройку поведения. Результатом становится изменение форм взаимодействия организма с внешней средой. Новые морфофункциональные свойства нервной системы не всегда приводят к положительным результатам. Одни из этих свойств становились основой для кратковременного процветания группы или тупиковой специализации, другие давали позвоночным возможность освоить бескрайние ресурсы и открывали перспективные пути эволюции. В естественной истории нервной системы были и остаются морфологические решения, обрекающие своих владельцев как на неизбежное вымирание, так и на процветание. Большинство современных животных представляют собой образцы более или менее удачных, но тупиковых адаптаций. Их исчезновение было предопределено в момент начала структурной специализации нервной системы.

Нервная система обладает одним примечательным свойством: она может практически мгновенно изменить поведение животного и физиологическую активность его органов, а затем столь же быстро восстановить исходную ситуацию. Обратимость быстротечных и абсолютно необходимых изменений делает её бесценным инструментом в биологическом мире. Однако диапазон возможных перестроек нервной системы ограничен её структурой. Мозг может предоставить только тот набор инстинктивных или ассоциативных решений, который обеспечен сенсомоторными системами организма. Медведь не станет махать лапами, даже если реально сможет взлететь. На такие поступки легко решается только цивилизованный человек, поскольку его мозг почти утратил связь с реальным миром планеты. Иначе говоря, все позвоночные животные оказываются пленниками эволюционного прошлого своей нервной системы. Позволяя животным быстро приспосабливаться к сиюминутным изменениям окружающей среды, мозг формирует своеобразные скрытые рамки предельно возможных изменений. Именно эти рамки и предопределяют пределы обратимых адаптивных изменений поведения конкретного вида.

Морфологическая эволюция нервной системы необходима как инструмент по расширению границ адаптивных возможностей. Структурные изменения мозга снимают ограничения с одних поведенче-

351

ских реакций и формируют другие. Этот процесс может продолжаться до тех пор, пока не возникнет слишком специализированный для дальнейших перестроек мозг. Тем не менее количественные или качественные изменения нервной системы остаются единственным выходом за пределы стандартных возможностей. Надо подчеркнуть, что количественные изменения в нервной системе могут происходить намного быстрее, чем качественные. Именно они являются первичным ресурсом для структурных адаптаций нервной ткани. Качественные морфологические перестройки мозга крайне затруднены и обычно требуют специальных условий или продолжительного времени. Эта разница между количественными и качественными изменениями нейральных структур опосредована особым положением головного и спинного мозга в системе органов и тканей позвоночных.

Центральная нервная система не участвует в биомеханических взаимодействиях организма с внешней средой. Это не значит, что при сокращении мускулатуры, движении суставов, деформациях кожи или при движении пищи по кишечнику нервы не подвергаются механическим нагрузкам. Они обладают известной прочностью и пластичностью и могут выдерживать небольшие и краткосрочные нагрузки. Однако речь идёт не о механических свойствах нервной системы. Наоборот, для эволюционной морфологии наиболее интересно, что нервная система предельно защищена от любых нагрузок, за исключением специализированных механорецепторов. Вся эволюция головного и спинного мозга проходит внутри черепа и под защитой невралных дужек позвонков. От элементов скелета они отделены тремя мозговыми оболочками и спинномозговой жидкостью. Однако форма центральной нервной системы незначительно зависит от скелета. Достаточно упомянуть, что в эмбриональном периоде развития головной и спинной мозг является индуктором дифференцировки скелета, а не наоборот. Справедливее сказать о том, что форма черепа и невралных дужек позвонков вторична по отношению к анатомии центральной нервной системы. Следовательно, головной и спинной мозг изменяет свою форму независимо от каких-либо биомеханических преобразований в организме животного.

В этом особом положении мозга заключён огромный потенциал любых структурных преобразований. Реальным источником количественных изменений является стабильная индивидуальная изменчивость нервной системы. Специальные исследования, проведённые на амфибиях, рептилиях и млекопитающих, показали, что у жизнеспособных личинок или молодых животных, полученных от одной пары родителей, стандартной является 20-22% количественная изменчивость головного

352

мозга. Нейроны подсчитывали как во всех отделах мозга, так и в основных периферических анализаторах. Был обнаружен некоторый разброс значений изменчивости в зависимости от отдела головного мозга. Наиболее древним структурам (задний и продолговатый мозг) была свойственна 7-13% изменчивость, а для эволюционно новых — 18-25%. Тем не менее количественной вариабельностью были охвачены практически все отделы головного мозга. Выявленные пределы изменчивости установлены в генетически однородной группе животных — потомков только одной пары родителей.

Если использовать человека для оценки изменчивости нервной системы, то двукратная разница по массе мозга далеко не исчерпает все встречающиеся и жизнеспособные варианты (Савельев, 1996), поэтому наиболее объективным будет вывод о нормальной внутривидовой 15-25% изменчивости головного мозга. Это означает постоянное отличие одного животного от другого на некоторое количество нервной ткани. Для анамний этот ресурс может составлять от нескольких тысяч до десятков миллионов нейронов, а для амниот — от сотен тысяч до нескольких миллиардов клеток. Учитывая, что каждый нейрон обладает множеством

контактов с другими клетками и может быть носителем памяти, мы можем предполагать заметную разницу в поведении отдельных особей даже в самой однородной популяции. Этологические подтверждения индивидуализации поведения многочисленны и охватывают практически все группы позвоночных. Это означает, что в любой популяции существуют особи, которые могут решать определённые задачи лучше или хуже, чем другие. Если биологическая ситуация стабильна, то указанной разницей в потенциальных возможностях мозга никто и никогда не воспользуется.

Количественные различия мозга становятся значимыми при нестабильности окружающей среды, высокой половой конкуренции или явном, но малодоступном пищевом ресурсе. Они оказываются решающим резервом при полной исчерпанности инстинктивно-ассоциативных наборов видоспецифических форм поведения. Если индивидуализированная форма поведения даёт заметный выигрыш в доступе к пище, то она и закрепляется последующими репродуктивными преимуществами, вероятность сохранения количественных особенностей мозга данной особи возрастает. По-видимому, именно этот механизм лежит в основе масштабных приспособительных изменений головного мозга большинства первичноводных позвоночных. В зависимости от типа питания и развития органов чувств их мозг дифференциально увеличивается в размерах (см. § 27). Этот путь в эволюции нервной системы эффективен для решения частных адаптивных проблем в рамках существующей конст-

353

рукции нервной системы. Крупные эволюционные события, приводящие к смене среды обитания и возникновению новых систематических таксонов высоких порядков, требуют качественных изменений в нервной системе.

Появление в нервной системе качественно новых структур требует продолжительного времени и совершенно особых условий. Эти условия должны отличаться от традиционной среды обитания и обладать непреодолимой притягательностью для позвоночных. Гарантиями такой привлекательности остаются обильная пища и успешное размножение. Если столь биологически выгодная среда долго сохраняется, то у животных появляется шанс обретения качественно новой нейроморфологической структуры.

Таких экологических условий в истории позвоночных возникало немного, и все они отмечены появлением животных с качественно новыми структурами нервной системы. Первым событием такого рода стало возникновение хордовых. Как описано выше, появление хордовых было довольно случайным событием, а не фатальной эволюционной закономерностью (см. § 26). Группа похожих на турбеллярий небольших плоских червей продолжала обитать на мелководьях, богатых пищей. Будучи фильтраторами и ведя пассивный образ жизни, эти плоские червеобразные существа пытались закрепиться на максимально выгодных пищевых территориях. Для этого они погрузили заднюю часть своего тела в придонные отложения. Такое закоренение широко распространено среди современных придонных беспозвоночных. Отдалёнными последствиями этих несложных адаптивных действий древних червей стали дорсальный нервный тяж и мышечная хорда, предотвращающая его деформацию. Сутью качественных изменений двух- или четырёхцепочечной нервной системы червеобразных предков хордовых стали несколько последовательных событий. При двухцепочечном варианте произошёл 90-градусный поворот червя на одну из боковых поверхностей тела. При четырёхцепочечной схеме строения нервной системы отмечено слияние парных дорсальных и вентральных нервных цепочек. В обоих случаях качественная перестройка нервной системы завершилась rostroкаудальным слиянием сегментарных ганглиев дорсальной нервной цепочки с последующим образованием центрального желудочка. Параллельно произошло разделение узлов вентральной нервной цепочки до уровня соматических ганглиев (см. § 26). Они стали основой для иннервации внутренних органов. Хордовые не появились бы без специфической переходной среды. Небольшая глубина воды, обилие пищи и подходящие для размножения

354

условия гарантировали процветание любых придонных фильтраторов. Среди множества вариантов адаптации к столь благоприятной среде возникновение морфотипа хордовых было только одним из успешных вариантов. В этой ситуации решающую роль играла богатая пищей среда, которая стала стимулом для морфологических изменений многих видов. Дальнейшая эволюция хордовых протекала в более разнообразных условиях и привела к возникновению всего многообразия первичноводных позвоночных (см. § 29).

Вторым принципиальным качественным изменением мозг подвергся после выхода позвоночных на сушу. Это событие привело к крупным морфологическим перестройкам как в нервной системе, так и других органах. Сформировались конечности, лёгочное дыхание, специализированные покровы и ряд других признаков, позволивших архаичным тетраподам перейти к наземному существованию. Столь обширные морфофункциональные перестройки анализаторного и эффекторного аппаратов нервной системы не могли произойти за короткий промежуток времени и вне особой переходной среды. Они были особенно необходимы для качественных изменений в нервной системе, поскольку в количественном отношении мозг амфибий явно проигрывает специализированному первичноводным животным. При выходе на сушу в нервной системе древних амфибий возникли вомероназальная обонятельная система, контроль за дыханием и комплекс ствольных центров управления конечностями. Изменениям подверглась зрительная, слуховая и вестибулярная системы. Переходной экосистемой между водной и наземной средой обитания могли быть своеобразные почвенные лабиринты или карбоновые лесные завалы (см. § 31). В такой переходной среде можно было долго использовать как плавательные движения, так и опору на плавники. При высокой влажности лабиринтов одновременно функционировали кожное дыхание, жабры и зачатки лёгких. Развитие водно-воздушных органов чувств и моторных систем в переходной среде было оправдано биологическими преимуществами, которые давало освоение богатых пищей и хорошо защищённых территорий (см. § 33). По-видимому, и почвенные лабиринты, и карбоновые завалы из стволов деревьев создали уникальную переходную среду для постепенной эволюции нервной системы древних амфибий. Только при длительном развитии морфологических изменений могли бы появиться спинномозговые центры и красное ядро для

управления конечностями, вомероназальный орган и дополнительная обонятельная луковица, вторичные слуховые и вестибулярные центры.

355

Третьим историческим периодом развития нервной системы можно считать формирование мозга архаичных рептилий. Рептилийный период стал самым плодотворным в истории позвоночных. Рептилии заложили основные принципы структурной эволюции мозга амниот. У рептилий в нервной системе впервые сформировался ассоциативный отдел. Он возник на базе среднего мозга и оказался настолько успешным приобретением, что рептилии на миллионы лет стали самой доминирующей группой позвоночных. Ассоциативный средне-мозговой центр никогда не сформировался бы без серьёзной биологической необходимости. Она возникла ещё в начале эволюции рептилий как способ адаптации к агрессивной среде. Архаичным рептилиям требовалось постоянно сравнивать информацию, приходящую от различных органов чувств, и принимать сложные решения. Решения были вызваны постоянной адаптацией поведения к быстро меняющейся ситуации. Этими свойствами мозг первичноводных позвоночных и амфибий не обладал. Они выбирали одну из инстинктивных форм поведения по совершенно другим принципам. Выбор амфибий был построен на конкуренции между мозговыми центрами представительства анализаторов (рис. III-28). Простое сравнение уровня возбуждений было достаточным условием для реализации одной из инстинктивных программ. Рептилии впервые стали обладателями аналитического устройства совершенно нового типа (см. рис. III-28). Оно действовало по принципу сравнения информации, поступающей от каждого органа чувств. Решающую роль стало играть содержание аналитаторного сигнала, а не сам факт возбуждения (см. § 37).

Собственно говоря, у рептилий появились основы ассоциативного принципа поиска решений. Понятно, что мы видим самые зачаточные признаки этого губительного свойства мозга, но они возникли именно у рептилий. История рептилий, наверное, была намного богаче неврологическими экспериментами, чем мы можем себе представить. Достаточно упоминания о ещё одном историческом приобретении рептилий — кортикальных структурах переднего мозга (см. § 39). Половая конкуренция в сочетании с невероятным развитием обоняния и вомероназальной системы рептилий стала основой для появления кортикальных структур. Кортикальные структуры переднего мозга сформировались на основе нового центра, обеспечивающего интеграцию половых сигналов с остальными органами чувств. Этот половой интегративный центр непродолжительное время конкурировал с ассоциативной крышей среднего мозга, но его активность проявлялась только в период размножения. По-видимому, для успешного размножения архаичным рептилиям

356

нужно было подчинять все системы организма этой задаче, а любые побочные занятия вплоть до поиска пищи должны были игнорироваться (рис. III-29).

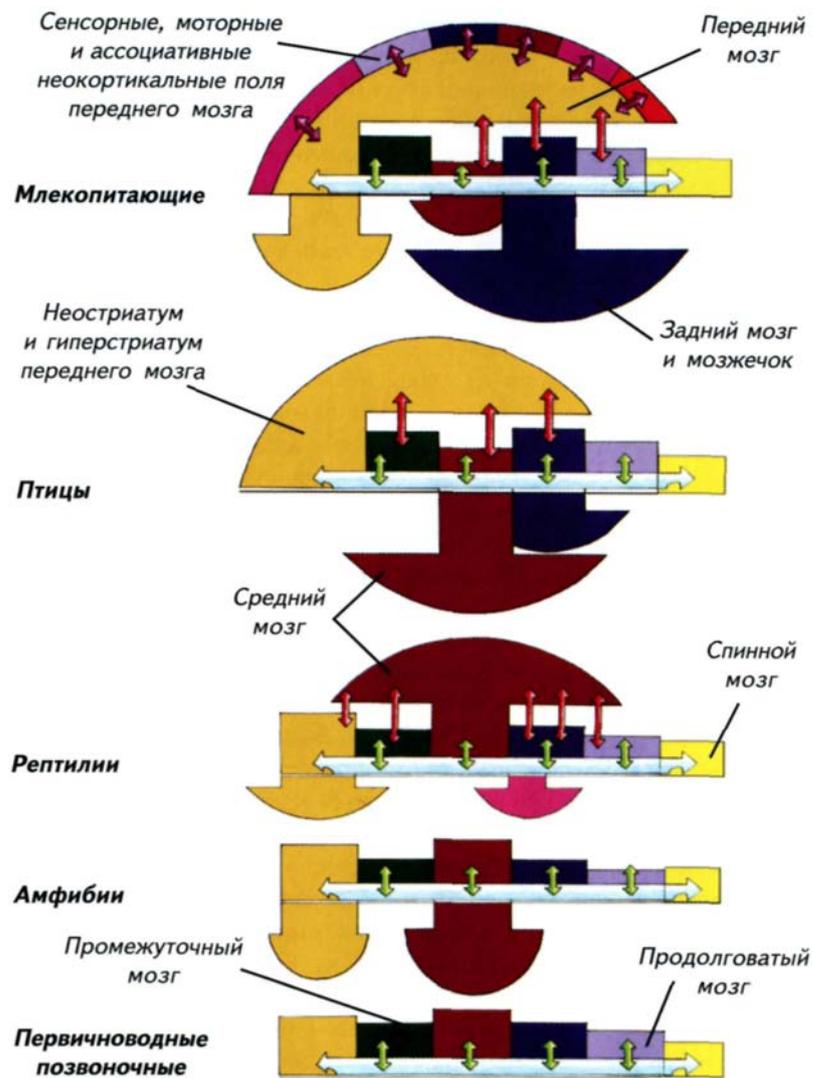
Ассоциативные и кортикальные центры мозга рептилий не могли бы появиться без весьма своеобразных условий. Однако допустим, что архаичные рептилии просто расселились по поверхности Земли. Без серьёзной конкуренции со стороны амфибий, насекомых и растений они быстро стали бы доминирующей группой без глубоких перестроек нервной системы. В таких условиях для её совершенствования нельзя представить никаких реальных оснований. Тем более невозможно отыскать внешние причины для формирования настолько гипертрофированного обоняния, что это привело к возникновению кортикальных структур переднего мозга. Следовательно, реальные события развивались по совершенно иному сценарию и к идиллическому разбреданию рептилий по поверхности планеты отношения не имели.

Наиболее вероятно довольно длительная эволюция архаичных рептилий в специализированной переходной среде. Эта экологическая ниша, очевидно, была не приспособлена для безмятежного процветания молодой группы позвоночных. Скорее всего все неврологические приобретения рептилий возникли как адаптивные приспособления к крайне сложной среде обитания и агрессивному конкурентному окружению. Такой средой вполне могли быть карбоновые древесные завалы из стволов растений (см. § 38). Эту среду отчасти использовали ещё амфибии, но они явно пришли туда за обильной и гарантированной пищей. Пищей скорее всего были первичноводные позвоночные, которые использовали карбоновые завалы в качестве удобных мест для размножения. Со временем они сменили места размножения или отступила вода. Когда источник пищи по тем или иным причинам иссяк, амфибии стали использовать в пищу себе подобных. Это привело к невиданной конкуренции и быстрому отбору по свойствам и ассоциативным возможностям мозга.

Переходной средой для формирования рептилий стали карбоновые растительные завалы, где трёхмерная среда предъявляла повышенные требования к вестибулярной системе и дистантным анализаторам. Отсутствие света выводило обоняние на качественно иной уровень морфофункционального развития. Он использовался как важнейший дистантный анализатор и система контроля полового поведения. Активно эволюционировала слуховая система, которая не менее эффективна для ориентации в темноте. За несколько десятков миллионов лет жесточайшей конкуренции в карбоновых растительных лабиринтах сложился уникальный рептилийный мозг с довольно

357

Рис. III-28. Морфологическая организация мозга позвоночных различных систематических групп.



Выше горизонтальной голубой стрелки, обозначающей древние связи между отделами мозга, расположены грибовидные ассоциативные центры отдела, ниже — результаты функциональной специализации. Красные стрелки показывают связи ассоциативного центра, зелёные — древние взаимодействия между отделами. Объяснения в тексте.

358

совершенным набором неврологических структур и эффективным ассоциативным центром. С его помощью решались проблемы поиска пищи, конкуренции, избегания опасности и др. Когда наступал период размножения, весь мозг подчинялся новой корковой структуре в стенке переднего мозга. Она стала специализированным центром управления половым поведением, которого не было ни у кого из позвоночных до рептилий. Таким образом, мозг архаичных рептилий стал совершеннейшей системой для решения самых главных биологических задач любого вида — выживания и размножения. Для каждой задачи появилась собственная интегративная система, которая в состоянии перенацелить весь организм рептилий на её решение. С таким поведенческим ресурсом рептилии вышли из своей агрессивной колыбели и очень быстро стали доминирующей группой на планете.

Возникновение мозга птиц нельзя считать принципиальным эволюционным событием, связанным с качественной перестройкой мозга. Птицы, вероятно, должны были исчезнуть вскоре после своего появления. Это была тулуповая адаптивная специализация, которую спасла утрата обоняния. Огромный неврологический субстрат обонятельной системы достался архаичным птицам из-за смены пищевых пристрастий. Перейдя к питанию в мелководных заводях или с плавника, они перестали использовать обоняние в качестве ведущей системы афферентации. Основной анализаторной системой стало зрение, а дополнительной — слух (см. § 43). Добывая пищу в воде, архаичные птицы передвигались на задних конечностях, что постепенно привело к значительному снижению нагрузки на передние конечности и частичной рудиментации кисти. Роль переходной среды в этом случае играло богатое пищей прибрежное мелководье, которое сохранило притягательность для птиц до настоящего времени.

Хотя узкая специализация птиц гарантировала им быстрое вымирание, переход к плаванию и нырянию за пищей привёл к развитию крылоподобных передних конечностей. На этом этапе эволюции птиц, по-

видимому, появились пингвины, которые никогда не летали. Нырание и плавание с использованием передних конечностей создали физические условия для развития полых костей, мощных грудных мышц, системы воздушных мешков лёгких и перьевого покрова. Судя по всему, добывание пищи в холодных водах стало одним из основных стимулов к обретению теплокровности. Крылоподобные плавательные конечности использовались не только для плавания. Древние птицы применили машущие движения передних конечностей для своеобразного «бега по воде», который стал переходной фазой к активному полёту (см. § 44).

359

Рис. III-29. Переходные среды в эволюции мозга позвоночных.



а-г — происхождение хордовых в илстых мелководьях; д-ж — выход на сушу через водно-воздушные лабиринты; з, п — возникновение амфибий и рептилий в карбоновых растительных завалах; к-н — формирование птиц в водной среде; п-т — появление млекопитающих в кронах деревьев; и, о — специализация рептилий.

360

Крылья и перьевого покров сформировались для охоты в водной среде, но были адаптированы и использованы для полёта. В этой ситуации переходной средой стала вода. Она создала все необходимые условия для постепенного накопления изменений в нервной системе, поэтому появление крыльев и переход к полёту не вызвали радикальных перестроек в центральной нервной системе (см. § 43). В связи с редукцией обоняния у птиц на основе базальных структур переднего мозга сформировались ассоциативные центры. Эти центры представлены нео- и гиперстриатумом, которые стали основой становления сложного поведения птиц, памяти и индивидуализации поведения.

Млекопитающие представляют собой довольно странную в неврологическом отношении группу. Преимущества их мозга возникли на основе развития интегративных функций половой системы. Как сказано выше, основной причиной появления кортикальных структур мозга рептилий было развитие вомероназального (якобсонова) органа. Его центральное представительство сформировалось вне древних обонятельных ядер переднего мозга. Основными вторичными центрами вомероназального обоняния стали скромные кортикальные структуры рептилий (см. § 39). На этом морфологическом субстрате сложилась

интеграция пологового поведения всего организма рептилий. Такое централизованное управление позволяло подчинять весь организм одной задаче и эффективнее достигать успеха в размножении.

Млекопитающие пошли намного дальше рептилий. На этой репродуктивно-интегративной морфологической структуре переднего мозга сформировался ассоциативный центр совершенно нового типа. Он стал выполнять функции контроля за работой уже сложившихся сенсорных систем. Автономные механизмы мозга остались на уровне древних центров, а все сложные благоприобретённые функции складывались на уровне коры переднего мозга. Кроме обоняния и половых интегративных центров, для мозга млекопитающих характерно развитие сенсомоторной системы и механизмов кинестетического контроля. Только у млекопитающих мозжечок сформировал парные полушария. Он достиг столь гигантских размеров, что его поверхность зачастую превосходит размеры неокортекса. Более того, значительная, а иногда и большая, часть самого неокортекса обеспечивает соматические, сенсомоторные и моторные функции.

Для появления столь странной специализации нужна весьма оригинальная среда. Сами карбоновые растительные завалы были сложной трёхмерной средой для рептилий, но их мозжечок не достиг даже развития мозжечка птиц. Переходная среда возникновения

361

млекопитающих должна была предъявить необычно высокие требования к анализу положения тела и координации движений. На поверхности земли только в ветвях деревьев могут оказаться столь жёсткие требования к кинестетическому контролю. По-видимому, в кронах деревьев сформировались все основные сенсомоторные, обонятельные и слуховые преимущества млекопитающих. Этой переходной средой можно объяснить как появление неокортекса, так и развитие соматической чувствительности, которая стала одним из основных органов чувств (см. § 48).

Результатом становления соматической чувствительности стали рецепторные образования дермы — волосы. Волосы, иннервированные свободными нервными окончаниями, эффективно повысили соматическую чувствительность и затем стали причиной появления волосяного покрова. Дальнейшее использование волос для терморегуляции замаскировало их первичное предназначение. В кронах деревьев впервые возникло совершенно новое требование к нервной системе (см. § 49). Для архаичных древесных млекопитающих было недостаточно сравнительного анализа информации, поступающей от различных органов чувств. Этот способ работы ассоциативных систем не позволял сделать прогноза событий. В кронах деревьев предвидение развития событий стало решающим условием как для добывания пищи, так и для элементарного сохранения жизни. Только полёт мог бы избавить млекопитающих от этих проблем. Однако к нему прибегли лишь рукокрылые после формирования основных принципов строения мозга млекопитающих. Основными структурными последствиями обитания в кронах деревьев стали неокортекс, двухполушарный мозжечок и небольшая способность прогнозирования развития событий. Эта особенность млекопитающих после их переселения на почву и в водную среду создала им значительные поведенческие преимущества. Способность к оценке возможных событий стала для млекопитающих инструментом доминирования на планете.

Все перечисленные глубокие изменения в строении нервной системы позвоночных вызваны приспособлением мозга к обитанию животных в специфической среде. Без длительно существующей переходной среды не будет достаточного времени для изменения структурной организации нервной системы. Она слишком качественно консервативна и количественно пластична для быстрых и радикальных морфологических преобразований. Предположение о существовании переходных сред может объяснить причины возникновения мозга современных позвоночных.

362

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д.* Беспозвоночные: Пер. с англ. - М.: Мир, 1992.
- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. - М.: Наука, 1964.
- Гессе Р.* Тело животного как самостоятельный организм. - СПб: изд-во А.Ф. Девриена, 1913.
- Дьюсбери Д.* Поведение животных: Пер. с англ. - М.: Мир, 1981.
- Заварзин А.А.* Избранные труды. Т. 3. - М.-Л.: изд-во АН СССР, 1950.
- Иванов А.В.* Современная эволюционная морфология. - М.: Наука, 1991.
- Иванова-Казас О.М.* Морфогенетические процессы при разных типах размножения и в ходе регуляций. - Л.: изд-во ЛГУ, 1974.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Низшие хордовые. - М.: Наука, 1978.
- Иванова-Казас О.М.* Эволюционная эмбриология животных. - СПб: Наука, 1995.
- Курочкин Е.Н.* Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц // В кн.: Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. - Казань, 2001. - С. 68-96.
- Кэрролл Р.* Палеонтология и эволюция позвоночных: Пер. с англ. - М.: Мир, 1992.
- Ливанов Н.А.* Пути эволюции животного мира. - М.: Сов. наука, 1955.
- Малахов В.В.* Современная эволюционная морфология. - Киев: Наукова думка, 1991.
- Миклухо-Маклай Н.Н.* Собрание сочинений. Т. 3, ч. 2. - М.-Л.: изд-во АН СССР, 1952.
- Петропавловский НМ.* Материалы к изучению весовых отношений паренхиматозных органов у животных. - Харьков, 1904.
- Ромер А., Парсонс Т.* Анатомия позвоночных: Пер. с англ. - М.: Мир, 1992.
- Савельев СВ.* Формообразование мозга позвоночных. - М.: изд-во МГУ, 1993.
- Савельев СВ.* Стереоскопический атлас мозга человека. - М.: Ареа-17, 1996.
- Савельев СВ.* Введение в зоопсихологию. - М.: Ареа-17, 1998.
- Савельев СВ.* Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных. - М.: Гэотар-мед, 2001.

- Северцов А.Н.* Собрание сочинений. Т. 3. - М.-Л.: изд-во АН СССР, 1945.
- Филимонов ИМ.* Сравнительная анатомия большого мозга рептилий. - М.: изд-во АН СССР, 1963.
- Филимонов ИМ.* Избранные труды. - М.: Медицина, 1974.
- Холодковский Р.А.* Учебник зоологии и сравнительной анатомии. - СПб: изд-во А.Ф. Девриена, 1914.
- Шимкевич В.* Биологические основы зоологии. - М.-СПб: изд-во Т-ва М.О. Вольфъ, 1907.
- Шмидт-Нюельсен К.* Физиология животных: Пер. с англ. - М.: Мир, 1982.
- Шовен Р.* Поведение животных: Пер. с англ. - М.: Мир, 1972.
- Anderson P.A.V.* Evolution of the First Nervous Systems. - N.Y.: Plenum Press, 1990. - Vol. 188. - NATO ASI Series A.
- Barbanera F., Erra F., Banchetti R.* Non-Adaptive Behaviour of Isotropically Heated, Inert Populations of *Oxytricha bifaria* (Ciliophora, *Stichotrichia*) // J. Eukaryot. Microbiol. - 2002. - Vol. 49, No. 1. - P. 54-62.
- Berrill N.J.* The Origin of Vertebrates. - Lond.: Oxford Univ. Press, 1955.
- Bream J., Davis R.M.* Rain, Wind- and Touch-Induced Expression of Calmodulin and Calmodulin-Related Genes in Arabidopsis // Cell. - 1990. - Vol. 60. - P. 352-364.
- Carroll R.L.* Early Evolution of Reptiles // Annu. Rev. Ecol. Syst. - 1982. - Vol. 13. - P. 87-109. *Choudhury S.* Divorce in Birds: a Review of the Hypotheses // Anim. Behav. - 1995. - Vol. 50, No. 2. - P. 413-429.
- Cooper W., Burghardt G.M.* Vomeroolfaction and Vomodor // J. Chem. Ecol. - 1990. - Vol. 16. - P. 103-105.
- Dodd J.M., Dodd M.H.I.* Evolutionary Aspects of Reproduction in Cyclostomes and Cartilaginous Fishes // In: Evolutionary Biology of Primitive Fishes / Eds. R.E. Foreman et al. - N.Y.: Plenum Press, 1985. - P. 295-319.
- Dohrn A.* Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsel. - Leipzig: Verlag von F.C.W. Vogel, 1875.
- Edinger L.* Bau der Nervösen Zentralorgane. - Leipzig: Verlag von F.C.W. Vogel, 1911.
- Fay R.R., Popper A.N.* The Octavolateralis System // In: Functional Vertebrate Morphology / Eds. M. Hildebrand et al. - Cambridge: Harvard Univ. Press, 1985. - P. 291-316.
- Foreman R.E., Gorbman A., Dodd J.M., Olsson R.* Evolutionary Biology of Primitive Fishes. - N.Y.: Plenum Press, 1985. - Vol. 103. - NATO ASI Series A.

- Gegenbaur C.* Anatomie der Wirbelthiere. - Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898.
- Griffiths M.* The Biology of Monotremes. - N.Y.: Academic Press, 1978.
- Halpern M.* The Telencephalon of Snakes // In: Comparative Neurology of the Telencephalon / Ed. S.O.E. Ebberson. - N.Y.: Plenum Press, 1980.
- Halpern M.* The Organization and Function of the Vomeronasal System // Annu. Rev. Neurosci. - 1987. - Vol. 10. - P. 325-362.
- Hertwig O.* Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. - Leipzig: Verlag von F.C.W. Vogel, 1878.
- Hirakow R., Kajita N.* An Electron Microscopic Study of the Development of *Amphioxus, Branchiostoma belcheri tsingtauense*: Cleavage // J. Morphol. - 1990. - Vol. 201. - P. 331-344.
- Huber J.C., Rucker W.B., McDiarmid C.G.* Retention of Escape Training and Activity Changes in Single Paramecia // J. Comp. Physiol. - 1974. - Vol. 86. - P. 258-266.
- Hudspeth A.J.* The Cellular Basis of Hearing: the Biophysics of Hair Cells // Science. - 1985. - Vol. 230. - P. 745-752.
- Iftode F., Prajer M., Frankel J.* Nuclear and Cortical Regulation in Doublets of Paramecium: II. When and How do Two Cortical Domains Reorganize to One? // J. Eukaryot. Microbiol. - 2001. - Vol. 48, No. 6. - P. 690-712.
- Jameson E.W.* Vertebrate Reproduction. - N.Y.: John Wiley and Sons, 1988.
- Janvier P.* The Phylogeny of the Craniata, with Particular Reference to the Significance of Fossil «Agnathans» // J. Vert. Paleont. - 1981. - Vol. 1. - P. 121-159.
- Jefferies R.P.S.* The Ancestry of Vertebrates. - Lond.: British Museum, 1986.
- Jollie M.* Segmentation of the Vertebrate Head // Am. Zool. - 1977. - Vol. 17. - P. 323-333.
- Jollie M.* What are the «Calcichordata»? and the Larger Question of the Origin of Chordates // Zool. J. Linn. Soc. - 1982. - Vol. 75. - P. 167-188.
- Kappers A., Huber G.C., Grosby E.C.* The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates, Including Man. - N.Y.: MacMillan Company, 1936.
- Kardong K.V.* Vertebrates. - Dubuque, Iowa: Wm. C Brown Publishers, 1995.
- Kemp T.S.* Mammal-Like Reptile and the Origin of Mammals. - Lond.- N.Y.: Academic Press, 1982.

- Keynes R., Lumsden A.* Segmentation and the Origin of Regional Diversity in the Vertebrate Central Nervous System // Neuron. - 1990. - Vol. 4. - P. 1-9.
- Kleinenberg* Hydra. Eine anatomischentwicklungsgeschichtliche Untersuchung. - Leipzig: Verlag von F.C.W. Vogel, 1872.
- Kuhlenbeck H.* Invertebrates and Origin of Vertebrates. - Geneva: Karger Press, 1967.
- Lanuza E., Halpern M.* Afferent and Efferent Connections of the Nucleus Sphericus in the Snake *Thamnophis sirtalis*: Convergence of Olfactory and Vomeronasal Information in the Lateral Cortex and the Amygdala // J. Comp. Neurol. - 1997. - Vol. 385. - P. 627-640.
- Lefebvre L., Whittle P., Lacaris E., Finkelstein A.* Feeding Innovations and Forebrain Size in Birds // Anim. Behav. - 1997. - Vol. 53, No. 3. - P. 549-560.
- Levine J.S.* The Vertebrate Eye // In: Functional Vertebrate Morphology / Eds. M. Hildebrand et al. - Cambridge: Harvard Univ. Press, 1985. - P. 317-337.
- Liem K.F.* Form and Function of Lung: The Evolution of Air-Breathing Mechanisms // Am. Zool. - 1988. - Vol. 28. - P. 739-759.

- Lipps J.H., Signor W.* Origin and Early Evolution of the Metazoa. - N.Y.: Plenum Press, 1992.
- Lohman A.N., Smeets W.J.* Overview of the Main and Accessory Olfactory Bulb Projections in Reptiles // Brain Behav. Evol. - 1993. - Vol. 41. - P. 147-155.
- Lombard R.E., Sumida S.S.* Recent Progress in Understanding Early Tetrapods // Am. Zool. - 1992. - Vol. 32. - P. 609-622.
- Mallatt J.* Early Vertebrate Evolution: Pharyngeal Structures and Origin of Gnathostomes // J. Zool. (Lond.). - 1984. - Vol. 204. - P. 169-181.
- Martinez-Garcia F., Martinez-Marcos A., Lanuza E.* The Pallid Amygdala of Amniote Vertebrates: Evolution of the Concept, Evolution of the Structure // Brain Res. Bull. - 2002. - Vol. 57. - P. 463-469.
- McConnel J.V.* Comparative Physiology: Learning in Invertebrates // Annu. Rev. Physiol. - 1966. - Vol. 28. - P. 107-136.
- Meglitsch P.A., Schram F.R.* Invertebrate Zoology. - Lond.: Oxford Univ. Press, 1991.
- Millot J., Anthony J.* L'Organisation Generale du Prosencephale de *Latimeria chalumnae smith* // In.: Evolution of the Forebrain. - Stuttgart: G. Thieme Verlag, 1966. - P. 51-60.
- Milner A.R.* The Relationship and Origin of Living Amphibians // In: The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Amphibians, Reptiles,
- 366**
- Bird / Ed. M.J. Benton. - Oxford: Clarendon Press. Systematics Assoc, 1988. - Vol. 35A. - P. 59-102.
- Nieuwenhuys R.* An Overview of the Organization of the Brain of Actinopterygian Fishes // Am. Zool. - 1982. - Vol. 22. - P. 287-310.
- Nieuwenhuys R.* The Central Nervous System of Vertebrates. - Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag, 1998.
- Nilsson S.* Autonomic Nerve Function in the Vertebrates // In: Zoophysiology / Ed.: D.S. Farmer. - N.Y.: Springer-Verlag, 1983.
- Northcutt R.G.* Evolution of the Telencephalon in Nonmammals // Annu. Rev. Neurosci. - 1981. - Vol. 4. - P. 301-350.
- Northcutt R.G., Davis R.E.* Fish Neurobiology. - Michigan, 1983.
- Olson R.* Basic Design of the Chordate Brain // In: Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes / Eds. T. Uyeno et al. - Tokyo: Ichthyological Society of Japan, 1986. - P. 86-93.
- Olson R., Holmberg K., Lillie Marc Y.* Fine Structure of the Brain and Brain Nerves of *Oikopleura dioica (Urochordata, Appendicularia)* // Zoomorphology. - 1990. - Vol. 110. - P. 1-7.
- Panchen A.L.* The Nostrils of Choanate Fishes and Early Tetrapods // Biol. Rev. - 1967. - Vol. 42. - P. 374-420.
- Panchen A.L.* The Origin and Early Evolution of Tetrapod Vertebrate // In: Problems in Vertebrate Evolution / Eds. S.M. Andrews et al. - N.Y.: Academic Press, 1977. - P. 289-318.
- Parker G.H.* The Elementary Nervous System. - Philadelphia-Lond.: J.B. Lippincott company, 1919.
- Pechenic J.A.* Biology of the Invertebrates. 2nd ed. - Dubuque, Iowa: Wm. C Brown, 1991.
- Pierce S.K., Mangel T.K.* Illustrated Invertebrate Anatomy. - Lond.: Oxford Univ. Press, 1987.
- Piiper J., Scheid P.* Comparative Physiology of Respiration: Functional Analysis of Gas Exchange Organs in Vertebrates // Int. Rev. Physiol. - 1977. - Vol. 14. - P. 219-253.
- Prudhoe S.* A Monograph on Polyclad Turbellaria. - Lond.: Oxford Univ. Press, 1986.
- Radinsky L.B.* The Evolution of Vertebrate Design. - Chicago, 1987.
- Reiner A., Brauth S.E., Karten H.J.* Evolution of the Amniote Basal Ganglia // Trends Neurosci. - 1984. - Vol. 7. - P. 320-325.
- Schaeffer B.* The Xenacanth Shark Neurocranium, with Comments on Elasmobranchial Monophyly // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. - N.Y., 1981. - Vol. 169. - P. 1-66.
- 367**
- Spearman R.I.C., Riley P.A.* The Skin of Vertebrates. - Linn. Soc. Symp. Ser. No. 9, 1980.
- Stensio E.* The Brain and Cranial Nerves in Fossil, Lower Craniate Vertebrates. - Oslo: Universitetsforlaget, 1963.
- Stewart J.R., Blackburn D.G.* Reptilian Placentation: Structural Diversity and Terminology // Copeia. - 1988. - P. 839-852.
- Tarsitano S.F.* The Morphological and Aerodynamics Constraints on the Origin of Avian Flight // In: The Beginnings of Birds / Eds. M.K. Hecht et al. - Eichstatt: Bronner and Daentler, 1985. - P. 319-332.
- Thomson K.S.* On the Biology of Cosmine // Peab. Mus. Nat. Hist. Bull. - 1975. - Vol. 40. - P. 1-58.
- Torrence S.A., Cloney R.A.* Ascidian Larval Nervous System: Primary Sensory Neurons in Adhesive Papillae // Zoomorphology. - 1983. - Vol. 102. - P. 111-123.
- Tyndale-Biscoe H., Rentree M.* Reproductive Physiology of Marsupials. - Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1987.
- Uliński P.S.* Neurobiology of the Therapsid-Mammalian Transition // In: The Ecology and Biology of Mammal-Like Reptiles / Eds. N. Hotton et al. - Washington: D.C. Smithsonian Inst. Press, 1986. - P. 149-171.
- Uliński P.S.* Cerebral Cortex in Reptiles // In: Cerebral Cortex / Eds. E.G. Jones, A. Peters. - N.Y.: Plenum Press, 1990. - Vol. 8.
- Van Tienhoven A.* Reproductive Physiology of Vertebrates. - Ithaca: Cornell Univ. Press, 1983.
- Vorobyeva E.I.* Observations on Two Rhipidistian Fishes from the Upper Devonian of Lode, Latvia // Zool. J. Linn. Soc. - 1980. - Vol. 70. - P. 191-201.
- Wimsatt W.A.* Morphogenesis of the Fetal Membranes and Placenta of the Black Bear *Ursus americanus (Pallas)* // Am. J. Anat. - 1974. - Vol. 140. - P. 471-496.

Происхождение мозга

Монография

Зав. редакцией

В.М. Дорончук

Редактор

Е.В. Суомяляйнен

Корректор

Д.Н. Дорончук

Подготовка оригинал-макета

С.В. Савельев

Художественное оформление и дизайн обложки

С.В. Савельев

Изд. лиц. ИД № 05297 от 06.07.2001 Подписано в печать 27.01.05

Формат 60x90 ¹/₁₆. Бумага мелованная. Печать офсетная. Объем 23,0 печ. л.

Усл. печ. л. 23,0. Тираж 5000 экз. Заказ №5038

Издательство «ВЕДИ»

115162, Москва, а/я 4

e-mail: vedimed@mail.ru

Отпечатано в филиале «Типография им. Скворцова-Степанова»

ФГУП Издательства «Известия»

Управления делами Президента Российской Федерации

127994, ГСП-4, Москва, Пушкинская площадь, 5

Сканирование и форматирование: [Янко Слава](#) (Библиотека [Fort/Da](#)) || slavaaa@yandex.ru

|| yanko_slava@yahoo.com || <http://yanko.lib.ru> || Icq# 75088656 || Библиотека:

<http://yanko.lib.ru/gum.html> ||

update **16.12.05**
