

Открытый Лицей
«ВСЕРОССИЙСКАЯ ЗАОЧНАЯ МНОГОПРЕДМЕТНАЯ ШКОЛА»
(ОЛВЗМШ)

Биологическое отделение

Н.В. Зеленков

**ДЫХАНИЕ И КРОВООБРАЩЕНИЕ
ХОРДОВЫХ**



МОСКВА
2005

УДК 373:57
ББК28Я729
3-48

*Печатается по решению
Учебно-методической комиссии
Биологического отделения ОЛ ВЗМШ*

Рецензент — *К. Б. Герасимов*,
кафедра зоологии позвоночных Биологического факультета
МГУ им. М.В. Ломоносова

Зеленков Н.В.

3-48 **Дыхание и кровообращение хордовых:** Учебное пособие. - М.: МАКС Пресс, 2005. - 52 с: ил.

Пособие посвящено механизмам дыхания и особенностям кровообращения у представителей разных классов хордовых животных. Подробно рассмотрены принципы противоточной системы, различные механизмы дыхания. Дается краткое описание строения кровеносной и дыхательной систем.

Пособие может быть использовано учащимися общеобразовательных и специализированных (биологических и медицинских) школ и классов при углубленном изучении биологии, а также при подготовке к поступлению в вузы. Полезна эта книга будет также для преподавателей биологии.

УДК 373:57
ББК 28я729

Введение

Для нас с вами наличие у животного **кровеносной системы** кажется само собой разумеющимся, и вопросов, зачем она нужна, не возникает. Однако у многих беспозвоночных животных (например, у плоских червей) кровеносная система вовсе отсутствует. Каковы причины этого явления?

Чтобы ответить на этот вопрос, давайте разберемся, зачем нужна кровеносная система. Иначе говоря — какие функции она выполняет?

В организме простейшего, такого как амеба, все необходимые питательные вещества, поступившие из **пищеварительных вакуолей**, разносятся по клетке с током цитоплазмы. У многоклеточных животных **транспортная система** (в том виде, как кровеносная) появляется не сразу. У кишечнорастных каждая клетка отделена от кишечной полости не более чем одним слоем клеток, и вопрос о ее снабжении питательными веществами и кислородом не стоит: к клеткам внутреннего слоя кислород поступает из кишечной полости, а к клеткам наружного — из окружающей среды. Более высокоорганизованные организмы, например, плоские черви, идут по тому же пути: их разветвленный **кишечник** приносит к каждой клетке организма все необходимое, а кислород поступает непосредственно из окружающей среды вследствие плоского тела. Такое устройство, хотя и простое и надежное, накладывает ограничения на размер тела этих животных. Ведь будь они толще, кислород, доставляемый путем простой **диффузии**, уже не смог бы так легко проникать к внутренним слоям клеток, и те испытывали бы постоянное кислородное голодание. Именно поэтому все плоские черви имеют плоское тело небольшой толщины.

У большинства других беспозвоночных кровеносная система имеется. Она выполняет **транспортную функцию**, разнося по

организму питательные вещества и удаляя из тканей продукты распада. Появление кровеносной системы, таким образом, оказывается связанным с усложнением организации животного. Не у всех беспозвоночных, однако, кровеносная система способствует снабжению тканей кислородом. У насекомых эту функцию выполняет **трахейная система** — сеть трубочек, соединяющих практически каждую клетку организма непосредственно с внешней средой. Кислород поступает в **трахеи** из-за разницы концентраций: в окружающей среде его гораздо больше, чем внутри насекомого. Чем больше насекомое, тем длиннее и разветвленное должна быть трахейная система. Самые тонкие трахеи будут находиться тем глубже, чем крупнее животное, и тем сложнее кислород будет в них проникать. Возможно, поэтому насекомые не могут стать крупными (самые крупные из них — тропические жуки — едва превышают по размерам яблоко).

Итак, кровь обычно работает как переносчик веществ. Она доставляет к тканям кислород и питательные вещества, забирая углекислоту и другие продукты окисления. Поэтому строение кровеносной системы тесно связано с тем, как устроена **дыхательная система**. Так, у моллюсков (у них кровеносная система переносит кислород и хорошо развита) имеется несколько предсердий, проталкивающих принесенную от органов дыхания кровь в желудочек. Количество таких предсердий равно числу жабр или легких. Этот пример не только иллюстрирует зависимость строения кровеносной системы от строения органов дыхания, но и позволяет понять, насколько важно рассматривать обе эти системы органов вместе.

Рассмотрим в общих чертах, как работает кровеносная система. Почти всегда имеется **сердце**. Этот мускульный орган играет роль насоса, проталкивающего кровь и, таким образом, обеспечивающего ток крови в сосудах. Движение крови необходимо, поскольку кровь доставляет питательные вещества и кислород в ткани, забирая продукты жизнедеятельности. Работа крови основана на том, что она в одном органе получает вещество, а в другом — отдает.

Кровеносные сосуды, по которым кровь течет от сердца, называются **артериями**, а сосуды, по которым кровь течет к сердцу, — **венами**. В органах (например, в кишечнике) артерии распадаются на сеть очень тонких сосудов — **капилляров**.

Между капиллярами и стенками кишечника происходит обмен веществами и газами (см. стр. 6). Кровь насыщается углекислым газом, питательными веществами, полученными из пищи клетками кишечника, и собирается в вену.

Однако эта вена не впадает сразу в сердце, а снова распадается на капилляры в печени. Зачем нужна дополнительная система капилляров, ведь в нее попадает кровь, уже потерявшая скорость, пройдя по капиллярной системе кишечника? Оказывается, в печени из крови фильтруются опасные для организма вещества, которые могли быть получены из кишечника. Если бы не было капиллярной системы в печени, опасные вещества попали бы в сердце и разносились в органы. Чтобы это предотвратить, возникает дополнительная **капиллярная система**, в которой кровь сильно теряет скорость, но зато очищается от опасных веществ. Эта капиллярная система называется **воротной системой печени**. У большинства хордовых животных имеются и другие воротные системы.

Давайте теперь познакомимся со строением кровеносной и дыхательной систем в различных группах хордовых.

1. Оболочники

Кроме хорошо вам известных позвоночных (рыбы, птицы и т. д.), к хордовым относят также группы организмов, у которых позвоночник отсутствует. Оболочники представляют одну из таких групп.

Асцидии — один из классов оболочников — во взрослом состоянии ведут прикрепленный образ жизни*. Это неподвижные животные, тело которых имеет форму банки с отверстиями (**сифонами**) для входа и выхода воды (рис. 1). Через **вводной сифон** вода попадает в **глотку**, занимающую у асцидии практически все туловище. Стенки глотки пронизаны многими рядами жаберных щелей, густо оплетенных сетью тонких кровеносных сосудов.

* Личинка асцидии подвижна, она плавает в воде и по строению отличается от взрослой асцидии. Представители других классов оболочников — Сальпы и Аппендикулярии — также подвижны.

Растворенный в воде кислород проникает в движущуюся по сосудам кровь и разносится по телу асцидии. Углекислый газ, образовавшийся в результате **метаболизма** (обмена веществ) животного и накопленный кровью, наоборот, выходит в проходящую через **жаберные щели** воду. Почему же происходит такой газообмен?

Поглощение кислорода кровью и выделение в окружающую среду углекислого газа — это всегда пассивный процесс. Вещества самопроизвольно диффундируют из области высокой их концентрации в область низкой, то есть по **градиенту**. Вода, протекающая через жаберные щели, содержит меньше углекислого газа, чем кровь. Поэтому углекислый газ свободно выходит из крови в воду. Кислорода в крови, проходящей по **между жаберным перегородкам**, наоборот, мало, он уже израсходован тканями, и поэтому кислород поступает из воды в кровь. Так осуществляет-

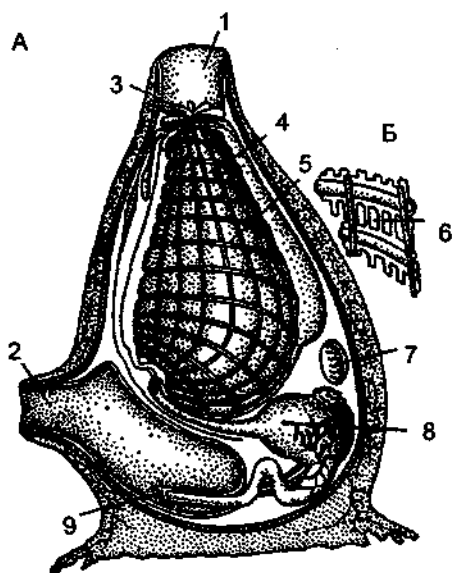


Рис. 1 Строение асцидии. А — продольный разрез; Б — увеличенная часть глотки с жаберными отверстиями. 1 — вводной сифон; 2 — выводной сифон; 3 — ротовые щупальца; 4 — глотка; 5 — кровеносные сосуды; 6 — жаберные отверстия; 7 — сердце; 8 — желудок; 9 — анальное отверстие

ся газообмен. У оболочников в крови нет **дыхательных пигментов** — специальных веществ, обычно окрашенных, переносящих углекислый газ и кислород. Поэтому дыхательные газы у них переносятся в растворенном в крови состоянии. Из-за отсутствия дыхательных пигментов кровь оболочников бесцветная.

Кровеносная система оболочников устроена довольно просто. Сердце лежит под желудком и представляет собой прозрачную трубку, от которой в противоположных направлениях отходят два сосуда. Один несет кровь в верхнюю часть тела, а другой — в нижнюю. От верхнего сосуда отходит ряд параллельно идущих сосудов, в конце концов, оказывающихся незамкнутыми: кровь из них выливается в межклеточное пространство в жаберных перегородках, где и происходит газообмен. Такая кровеносная система, в которой кровь покидает **кровеносное русло**, называется **незамкнутой**.

У кровеносной системы оболочников есть одна интересная особенность: их сердце выталкивает кровь поочередно то в верхний, то в нижний сосуд. Таким образом, кровь сначала направляется в одну часть тела, затем возвращается в сердце и течет в другую.

2. Бесчерепные

К хордовым, у которых отсутствует позвоночник, относятся также бесчерепные. К этому подтипу принадлежит ланцетник — мелкое полупрозрачное похожее на рыбу животное без ясно выраженной головы (рис. 2). Ланцетник обитает на прибрежных песчаных отмелях, где проводит почти все время, зарывшись в песок. Пропуская воду через **жаберные щели**, во множестве пронизывающие глотку, ланцетник дышит. Так же, как и у асцидии, кровь в кровеносных сосудах, располагающихся в перегородках между щелями, отдает проходящей по жаберным щелям воде углекислый газ и насыщается кислородом. У ланцетника, как и у асцидии, жаберных щелей более сотни. Кроме того, в тело ланцетника часть кислорода поступает из окружающей воды непосредственно через кожу.

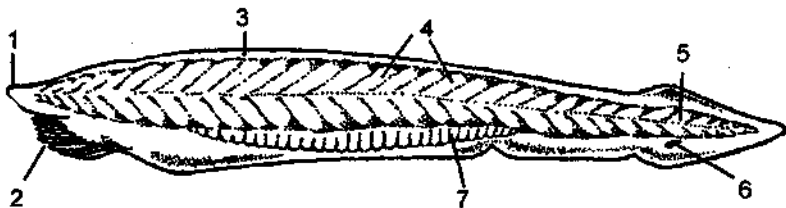


Рис. 2. Ланцетник: 1 — головной конец; 2 — щупальца; 3 — спинной плавник; 4 — мышечные сегменты; 5 — хвост; 6 — анальное отверстие; 7 — половые железы

Кровеносная система ланцетника имеет ряд отличий от таковой оболочников. Ее можно разделить на **артериальную** и **венозную**. Артериальная система состоит из артерий и более крупных **аорт** — сосудов, несущих кровь к внутренним органам от сердца (у позвоночных). У ланцетника сердце отсутствует, а его роль выполняют брюшная аорта и пульсирующие участки приносящих жаберных артерий. Венозная система представлена **венами** — сосудами, несущими кровь от внутренних органов. У большинства хордовых вены несут кровь к сердцу, но у ланцетника венами можно считать сосуды, несущие кровь от органов к пульсирующим участкам **брюшной аорты**.

Артериальная система ланцетника начинается с брюшной аорты — крупного сосуда, лежащего ниже глотки и толкающего кровь вперед (рис. 3). Брюшная аорта, пульсируя, проталкивает кровь, выполняя роль сердца. От нее отходит множество сосудов, несущих кровь в жаберные перегородки. Это приносящие **жаберные артерии**. Их расширенная часть, расположенная возле брюшной аорты, также способна проталкивать кровь. Приносящие жаберные артерии в жаберных перегородках сменяются на незамкнутые **межклеточные лакуны** (в отличие от сосудов они не имеют собственных стенок, представляя собой промежутки между клетками). Кровь покидает свое русло и течет по этим лакунам. Тут и происходит газообмен. Из жаберных перегородок кровь выходит по выносящим жаберным артериям, сливающимся в крупную **спинную аорту**. От нее разветвляются сосуды ко всем внутренним органам.

Часть прошедшей через жабры богатой кислородом крови направляется вперед по **сонным артериям**. Эти артерии отхо-

↑ ГОЛОВНОЙ КОНЕЦ

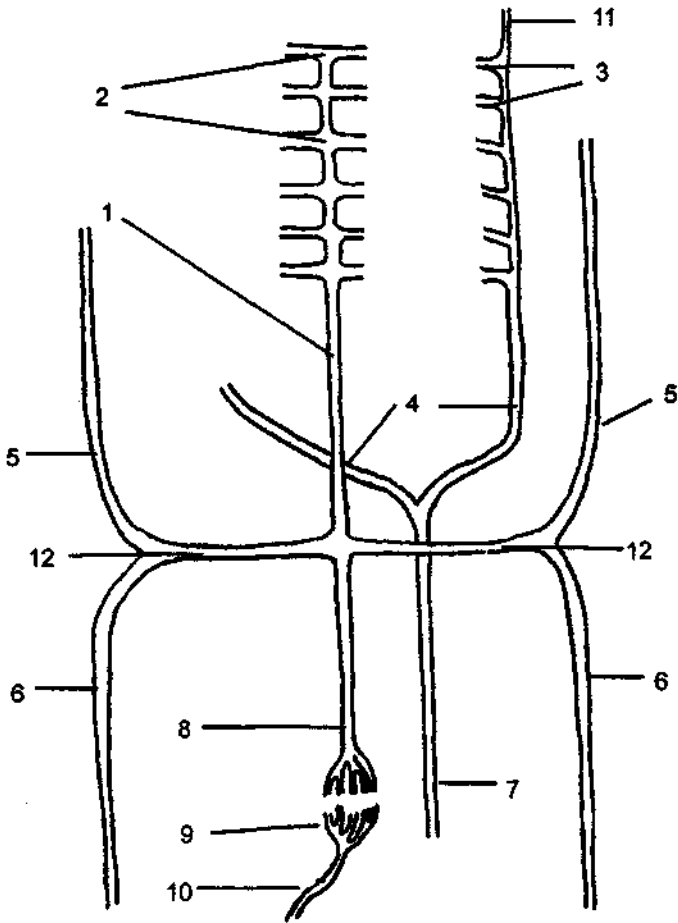


Рис. 3. Принципиальная схема кровеносной системы ланцетника (из многочисленных приносящих жаберных сосудов показано лишь несколько, а выносящие — только с одной стороны): 1 — брюшная аорта; 2 — приносящие жаберные артерии; 3 — выносящие жаберные артерии; 4 — корни спинной аорты; 5 — передние кардинальные вены; 6 — задние кардинальные вены; 7 — спинная аорта; 8 — печеночная вена; 9 — воротная система печени; 10 — воротная вена печени; 11 — сонная артерия; 12 — кювьеровы протоки

дят от передней пары выносящих жаберных артерий. У ланцетника сонные артерии развиты слабо.

Кровь от внутренних органов собирается в четыре главных сосуда венозной системы: парные **передние и задние кардинальные вены**. По передним кардинальным венам кровь идет от головного отдела тела, по задним — от туловища. Кроме того, от кишечника кровь идет по **воротной вене печени**, распадающейся в **печеночном выросте*** на воротную систему печени. Проходя по воротной системе, кровь отдает некоторые вещества, полученные ею в кишечнике, и получает **гормоны** — химические соединения, участвующие в регуляции функций организма.

Передние и задние кардинальные вены сливаются в парные **кювьеровы протоки**. К ним подходит **печеночная вена**, идущая от воротной системы печеночного выроста. Все эти вены впадают в основание **брюшной аорты**.

Разберемся, какая кровь движется по разным отделам кровеносной системы ланцетника. **Артериальной кровью** называется кровь, в которой много кислорода и мало углекислого газа. Именно такая кровь приносится из жаберных перегородок (в которых произошел газообмен) по выносящим жаберным артериям и разносится по телу **спинной аортой**. В капиллярных сетях органов и тканей кровь отдает кислород и насыщается углекислым газом; такая кровь называется **венозной**. Эта кровь по кардинальным венам и по воротной вене печени попадает в брюшную аорту, а затем в жаберные перегородки, где насыщается кислородом и вновь становится артериальной.

Кровеносная система ланцетника незамкнутая. Как и у оболочников, кровь выливается в межклеточные лакуны. Пигментов, переносящих кислород, у ланцетника также нет.

* Лежащий сбоку от глотки вырост кишки, стенки которого выделяют пищеварительные ферменты.

3. Круглоротые

Рассмотрение позвоночных начнем с наиболее просто устроенных организмов — представителей класса Круглоротые. К ним относятся миноги и миксины. Скелет этих рыбообразных животных состоит полностью из хряща; челюстей нет. Это во многих отношениях примитивные позвоночные, о чем говорит также и строение их дыхательной и кровеносной систем.

Рассмотрим эти системы органов круглоротых на примере миноги. У миноги дыхательная система полностью отделена от пищеварительной — с такой особенностью строения у хордовых мы встречаемся впервые. От задней части ротовой полости у миноги отходит **дыхательная трубка**, в которую открываются внутренние жаберные отверстия (рис. 4). На переднем конце дыхательной трубки имеется двустворчатый клапан — **парус** (о его значении см. стр. 13). Благодаря разделению дыхательной и пищеварительной систем вода и пища (миноги питаются кровью и жидкими тканями рыб) не смешиваются в глотке.

У миноги не просто жаберные отверстия, как у ланцетника, а **жаберные мешки** (рис. 5) — по семь с каждой стороны тела. Каждый мешок лежит в стенке тела и открывается внутренним

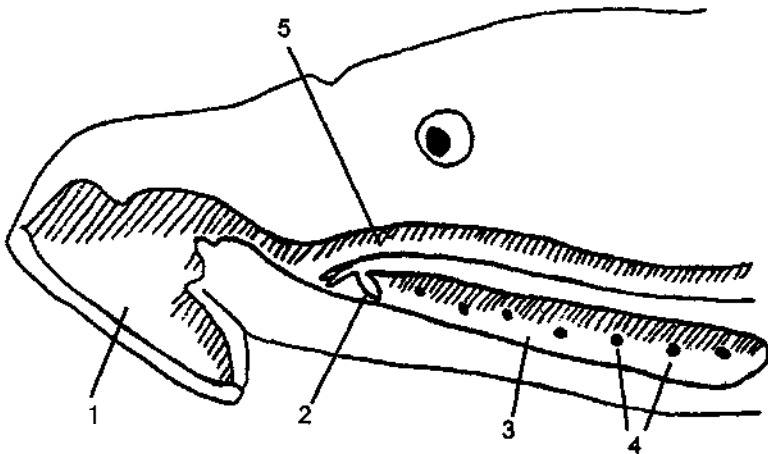


Рис. 4. Головной отдел тела миноги. 1 — ротовая варонка; 2 — парус; 3 — дыхательная трубка; 4 — внутренние жаберные отверстия; 5 — пищевод

жаберным отверстием в **дыхательную трубку**, а наружным — в окружающую среду. Внутренняя поверхность жаберных мешков образует множество складок — **жаберных лепестков**. Каждая из таких складок имеет маленькие складочки на своей поверхности (лепестки второго порядка), что резко увеличивает площадь соприкосновения кровеносных сосудов с водой, а благодаря этому — и эффективность газообмена.

У плывущей миноги вода попадает в ротовую воронку, затем в дыхательную трубку, а из нее в жаберные мешки, после чего выходит наружу через наружные жаберные отверстия. Однако при питании минога присасывается к телу рыбы, и вода в это время не может проникать через ротовую воронку. У кормя-

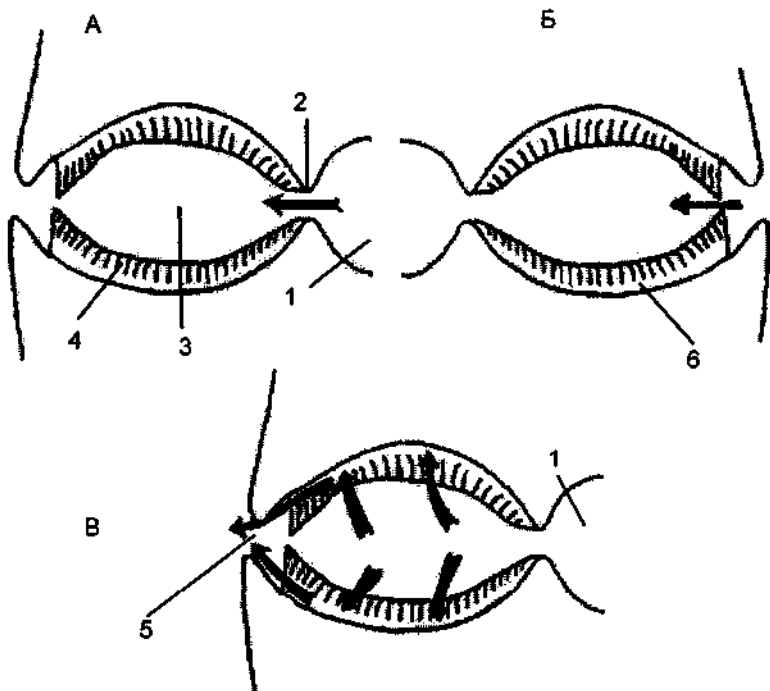


Рис. 5. Схема движения воды в жаберном мешке миноги. А — вдох у плывущей миноги; Б — вдох у кормящейся миноги; В — выдох. Стрелками показано направление тока воды: 1 — дыхательная трубка; 2 — внутреннее жаберное отверстие; 3 — центральная полость мешка; 4 — жаберные лепестки; 5 — наружное жаберное отверстие; 6 — краевой канал

щейся миноги при выдохе происходит сокращение мускулатуры, окружающей жаберные мешки, и те сжимаются, выпуская из себя воду. Пассивное расправление жаберных мешков под влиянием упругости окружающих их снаружи хрящевых элементов жаберной решетки при расслаблении мускулатуры приводит к тому, что вода начинает насыщаться из окружающего пространства внутрь мешков. Так происходит вдох. Току воды из дыхательной трубки в пищевод препятствует парус, пассивно оттопыривающийся при пониженном давлении в ротовой полости у присосавшейся миноги.

Важно, что в жаберном мешке вода движется всегда в одном направлении: из внутреннего жаберного отверстия (или из наружного в случае присосавшейся миноги) она попадает в центральную полость мешка, а затем направляется вдоль жаберных лепестков второго порядка (это лепестки, располагающиеся на жаберных лепестках первого порядка) к краевым каналам, находящимся у их основания. Именно из краевых каналов вода выходит через наружное жаберное отверстие наружу. Специальная система клапанов при этом отверстии не позволяет воде выходить наружу из центральной полости мешка, и ей приходится протекать вдоль жаберных лепестков второго порядка, постоянно омывая их.

Кровеносная система миноги (рис. 6) отличается от таковой ланцетника наличием сердца. Оно **двухкамерное***: состоит из **предсердия** и **желудочка**. Кровь накапливается в предсердии и выталкивается в желудочек. Тот с силой выбрасывает ее в брюшную аорту. Брюшная аорта у миноги имеет приспособление, смягчающее (амортизирующее) толчки крови и делающее ее движение по сосудам более равномерным. Это приспособление называется **луковицей аорты** и выглядит как расширение данного сосуда около сердца.

От брюшной аорты отходят восемь пар приносящих жаберных артерий. Почему восемь — ведь жаберных мешков семь? Оказывается, первый сосуд обслуживает только переднюю по-

* Различают **камеры сердца и отделы сердца**. Камеры — это предсердия и желудочки, а отделы — кроме них, еще и венозный синус и артериальный конус.

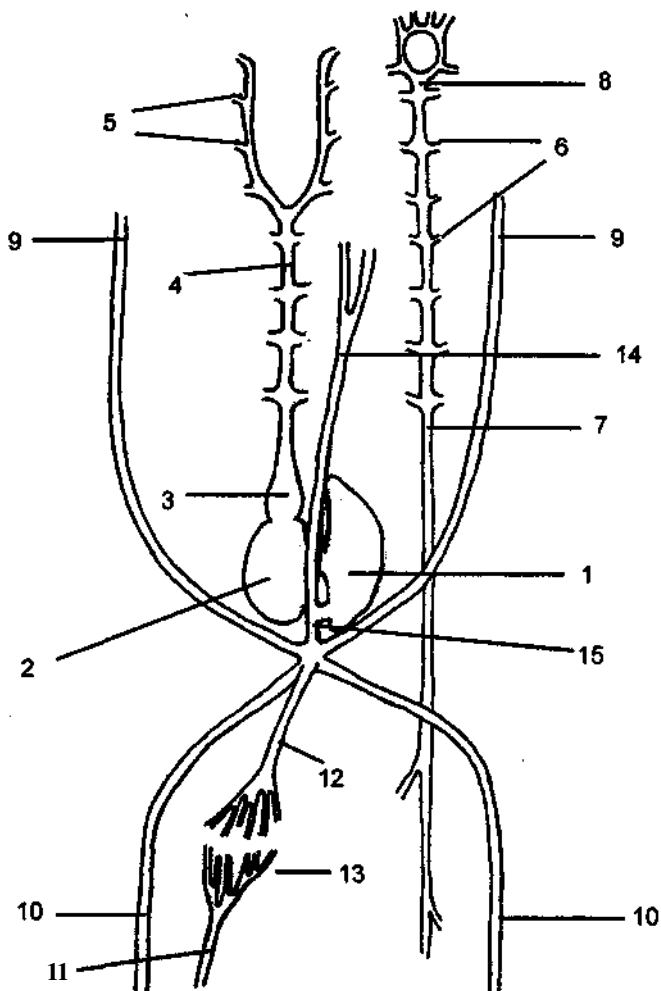


Рис. 6. Принципиальная схема строения кровеносной системы миноги: 1 — предсердие; 2 — желудочек; 3 — луковица аорты; 4 — брюшная аорта; 5 — приносящие жаберные артерии; 6 — выносящие жаберные артерии; 7 — спинная аорта; 8 — сонная артерия; 9 — передние кардинальные вены; 10 — задние кардинальные вены; 11 — воротная вена печени; 12 — печеночная вена; 13 — воротная система печени; 14 — нижняя яремная вена; 15 — венозный синус

ловину первого жаберного мешка, второй — заднюю половину первого и переднюю половину второго. И так далее. А последняя, восьмая приносящая жаберная артерия обслуживает только заднюю половину седьмого жаберного мешка. Таким образом, приносящие жаберные артерии связаны не с жаберными мешками, а с перегородками между ними. Выносящие жаберные артерии у миноги (в отличие от ланцетника) впадают сразу в спинную аорту, корни спинной аорты у миноги отсутствуют.

Некоторые отличия от ланцетника имеются и в венозной системе. Кровь из печеночной вены, передних и задних кардинальных вен (кювьеровы протоки у миноги отсутствуют) собирается в **венозном синусе**, откуда она уже попадает в предсердие. Сюда также впадает **нижняя яремная вена**, несущая кровь от нижней части головы. Возникновение этой вены у миноги связано с появлением крупного ротового аппарата и мускулистого языка, обильно снабжающихся кровью.

Венозный синус, как и предсердие, играет роль накопителя. Кровь в нем собирается от всего тела и затем поступает в предсердие.

В остальном кровеносная система сходна с таковой ланцетника. В крови миноги имеется дыхательный пигмент **гемоглобин**, содержащийся в специальных клетках — **эритроцитах**. С помощью гемоглобина эритроциты переносят значительно больше дыхательных газов, чем если бы кислород был просто растворен в крови. Это позволяет круглоротым иметь более интенсивный метаболизм, чем у бесчерепных, и, соответственно, вести более активный образ жизни.

4. Хрящевые рыбы

Перейдем к **челюстноротым позвоночным**. У всех животных, которых мы будем в дальнейшем рассматривать, есть челюсти.

К хрящевым рыбам относят акул, скатов, а также небольшую группу обитающих на больших глубинах химер. У всех этих существ нет костей — их скелет полностью состоит из хряща, за что они и получили свое название.

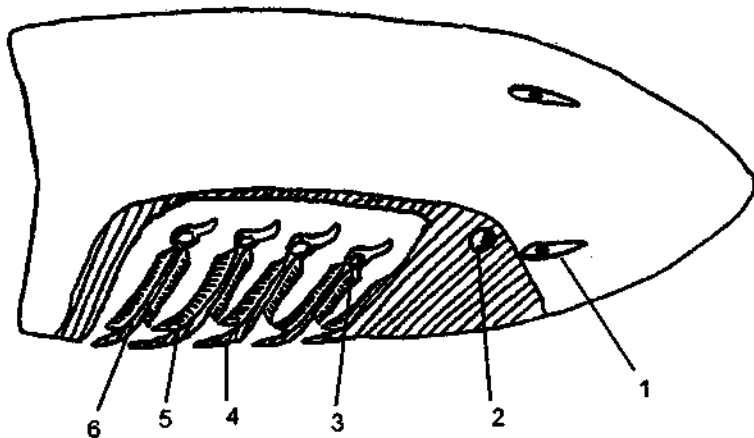


Рис. 7. Передняя часть туловища акулы: 1 — глаз; 2 — щель брызгальца; 3 — скелетный элемент жаберной перегородки; 4 — складка, образованная наружным краем жаберной перегородки; 5 — жаберные лепестки; 6 — жаберная перегородка

У акул и скатов, как и у миноги, есть жаберные мешки. Они лежат между **ротоглоточной полостью** и наружной стенкой тела. Жаберные мешки отделены друг от друга жаберными перегородками, наружный край которых покрывает лежащую следом **жаберную щель*** (рис. 7). На жаберных перегородках сидят складки — жаберные лепестки, значительно увеличивающие поверхность газообмена.

Жаброй называется жаберная перегородка с сидящими на ней жаберными лепестками. Она состоит из двух полужабр. Передняя — это жаберные лепестки, отрастающие от передней стенки жаберной перегородки, а задняя — лепестки, отрастающие от задней. **Жаберных щелей** с каждой стороны тела у большинства видов акул пять. Жаберных мешков, соответствующих этим щелям, тоже пять. Но вот жабр — четыре с половиной. Пятый жаберный мешок не имеет полужабры на своей задней стенке.

У большинства акул, кроме жаберных щелей, есть еще **брызгальце**. Это рудимент первой жаберной щели, расположенный

* У химер кожная складка перед первым жаберным мешком образует единую кожную жаберную крышку.

за глазом. В брызгальце у акул также есть остаток полужабры, называемый **ложной жаброй**. К нему подходит кровь, идущая к глазу и уже прошедшая через жабры, то есть насыщенная кислородом. Возможно, в ложной жабре она получает дополнительный кислород.

Акула использует механизм дыхания, называемый **гулярным***. При вдохе дно ротоглоточной полости опускается, давление в ней падает, и вода насасывается внутрь через рот. Края жаберных перегородок не позволяют воде войти через наружные жаберные отверстия, поскольку более высокое внешнее давление прижимает кожные складки жаберных перегородок к телу, и жаберные щели оказываются закрытыми. При выдохе акула поднимает дно ротоглоточной полости, закрывает рот, сжимает с помощью специальной мускулатуры брызгальце, и вода выталкивается наружу через жабры. Поскольку жаберные лепестки смыкаются внешними концами, вода движется между жаберными лепестками второго порядка к жаберной перегородке, а затем по краевому каналу — в сторону жаберной щели. Проходя между жаберными лепестками, вода отдает кислород через капилляры в кровь.

Акулам, ведущим придонный образ жизни, а также скатам, набирать воду через рот не так легко. Они проводят много времени, уткнувшись ртом в дно. Поэтому у них вода насасывается в ротоглоточную полость через хорошо развитое отверстие брызгальца. А вот у пелагических акул брызгальце часто зарастает.

Кровеносная система хрящевых рыб во многом очень сходна с кровеносной системой бесчелюстных. Сердце акулы, как и миноги, **двухкамерное**. Однако, кроме предсердия и желудочка, в нем есть еще одно мускульное образование — **артериальный конус**. Он находится между желудочком и брюшной аортой и играет роль амортизатора — так же, как и луковица аорты у круглоротых. Почему же артериальный конус считается отделом сердца, а луковица аорты круглоротых — нет? Дело в том, что артериальный конус хрящевых рыб — это часть желудочка, взяв-

* Плавающие в толще воды (пелагические) акулы используют напорную вентиляцию.

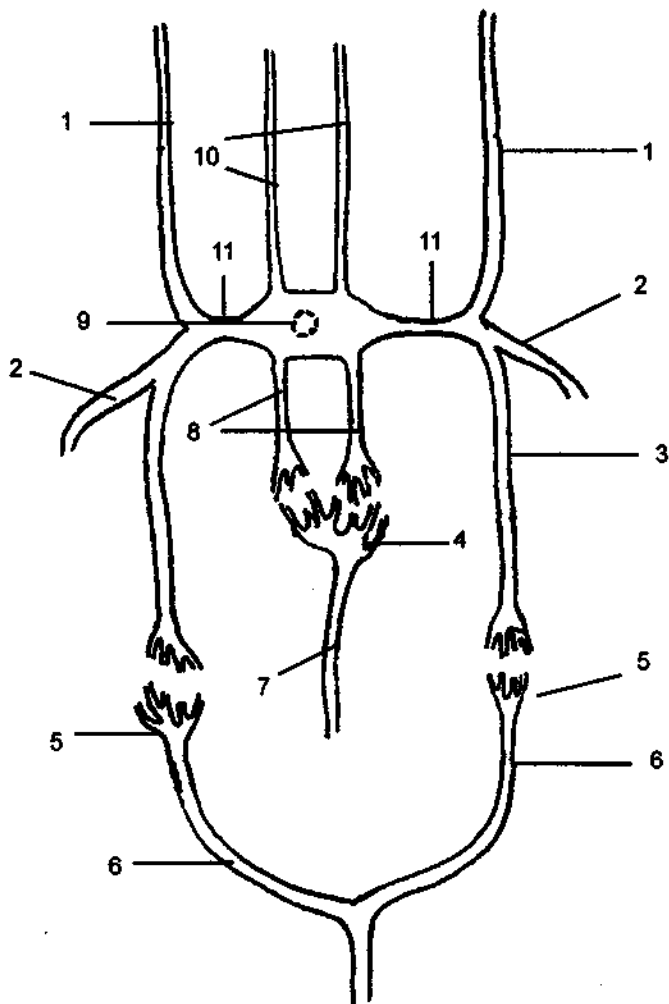


Рис. 8. Схематроениявенознойсистемакулы: 1 — передниекардинальные вены; 2 — боковые вены; 3 — задние кардинальные вены; 4 — воротнаясистемапечени; 5 — воротные системыпочек; 6 — воротные веныпочек; 7 — воротная вена печени; 8 — печеночные вены; 9 — венозный синус; 10 — нижние яремные вены; 11 — кювьеровы протоки

шая на себя функцию амортизации. Его стенки, как и стенки сердца, образованы поперечно-полосатой мышечной тканью, а внутри находятся клапаны, не позволяющие крови течь назад в сердце. А луковица аорты миноги — это просто утолщение стенок брюшной аорты, образованное гладкой мышечной тканью.

От брюшной аорты отходят пять пар приносящих жаберных артерий. Как и у миноги, первая артерия приносит кровь только к передней полужабре первого жаберного мешка, вторая — к жаберной перегородке между первым и вторым жаберными мешками, и так далее.

В остальном артериальные системы акулы и миноги почти не отличаются. Однако в строении венозной системы (рис. 8) есть одно очень важное отличие. Сосуды, несущие кровь от задней части тела, у акул проходят через **почки**, где распадаются на капилляры, образуя **воротную систему почек**. В ней происходит обмен некоторыми продуктами метаболизма между кровью и мочой.

Таким образом, у хрящевых рыб два типа воротных систем: воротная система печени и почек. А всего капиллярных систем четыре: это капилляры в жабрах, в тканях тела, в воротных системах почек и печени. За один круг кровообращения (от сердца к сердцу) большая часть крови проходит три из них (жабры, ткани и одну из воротных систем) и, следовательно, сильно затормаживается. Поэтому необходимо мощное сердце, которое с силой проталкивает кровь, придавая ей нужную скорость.

Однако не вся кровь из задней части тела проходит по воротным системам почек или печени. Часть крови попадает непосредственно в венозный синус по **боковой вене**.

5. Костные рыбы

К классу костных рыб относится большинство современных рыб. У всех них в скелете есть настоящая костная ткань, хотя у некоторых (например, у осетровых) очень много хряща. Костные рыбы — это активные животные с интенсивным обменом веществ и прекрасно развитыми органами дыхания. Разнообразие

костных рыб очень велико — к ним относится множество животных, сильно отличающихся друг от друга как внешним видом, так и внутренним строением. Мы рассмотрим только **Костистых рыб**. Это наиболее специализированные представители костных рыб. Из обитающих в нашей стране рыб к костистым не относятся только осетровые.

У костистых рыб, как и у акул, органы дыхания — жабры. По строению они напоминают жабры акул. Однако их четыре, причем каждая состоит из двух полужабр. Жаберная перегородка у костистых рыб не развита, и поэтому жаберные лепестки отрастают лишь от жаберной дуги*, а их наружные края оказываются свободными. Жаберных дуг у костных рыб пять, но на пятой жаберной дуге жаберных лепестков нет.

Другое важное отличие жаберных аппаратов костистых рыб и акул заключается в том, что у первых имеется **жаберная крышка**. Она прикрывает сверху жабры, и получается, что наружное жаберное отверстие только одно (рис. 9). Рыбы активно используют жаберную крышку при дыхании. Делая вдох, рыба разводит жаберные крышки в стороны, и в жаберных полостях давление понижается. Вода устремляется туда через рот, поскольку пройти через наружное жаберное отверстие ей не дает специальный кожистый клапан. При выдохе рыба сжимает жаберные крышки, и вода выталкивается наружу через единственное наружное жаберное отверстие — щель позади жаберной крышки. Выйти назад через ротовое отверстие вода не может — этому препятствуют растопыренные жаберные лепестки. Пока вода движется между жаберными лепестками, в жаберной полости происходит газообмен. Такой механизм дыхания называется **оперкулярным**, от латинского "*оперкулюм*" — крышка.

Еще один механизм дыхания, который могут использовать рыбы (включая акул), — **напорная вентиляция**. Она заключается в том, что при большой скорости вода входит через откры-

* Внутри жаберной перегородки у круглоротых и рыб находится хрящевой или костный элемент, поддерживающий конструкцию жабр. Каждая такая кость и межжаберная перегородка, отрастающая от нее, называются жаберной дугой. Интересно, что у круглоротых жаберные дуги находятся снаружи от жабр, а у рыб — внутри.

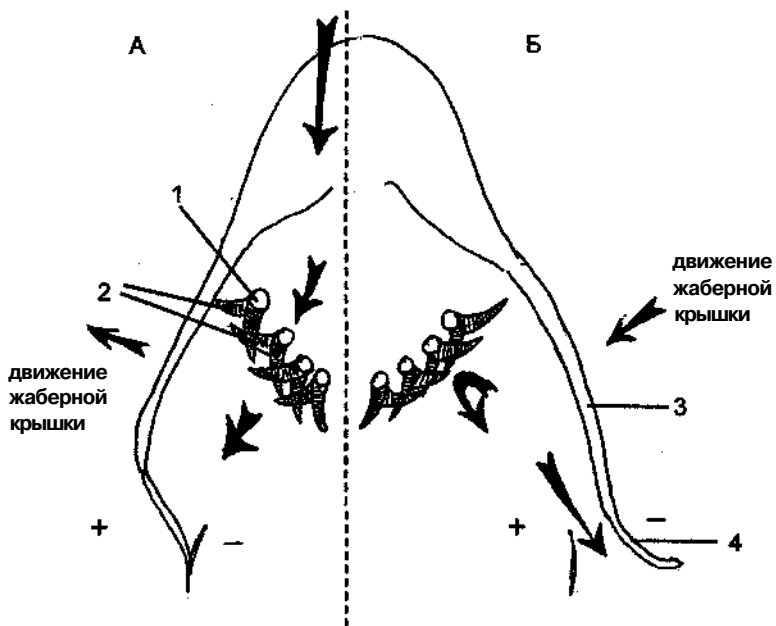


Рис. 9. Продольный разрез жаберной области костистой рыбы (стрелками показано движение воды): А — вдох; Б — выдох; 1 — скелетный элемент жаберной дуги; 2 — жаберные лепестки; 3 — жаберная крышка; 4 — кожный клапан; + — область повышенного давления; — область пониженного давления

тый рот и выталкивается через жабры встречным напором. Естественно, при этом рыба должна плыть с постоянно открытым ртом.

Кровеносная система костистых рыб мало отличается от таковой акул. Сердце двухкамерное, артериальный конус отсутствует. Вместо него роль амортизатора, как и у круглоротых, выполняет луковица аорты*. Также, как у акул и миноги, у костистых рыб есть венозный синус.

Зачем же иметь столько отделов в сердце: венозный синус, предсердие, желудочек, а у хрящевых рыб еще и артериальный

* Отличия луковицы аорты от артериального конуса хрящевых рыб описаны в предыдущей главе.

конус? Нельзя ли обойтись одним желудочком? Оказывается, нельзя. Кровь непрерывно подтекает к сердцу, которое сокращается прерывисто. Поэтому кровь сначала собирается в венозном синусе, откуда попадает в предсердие. Предсердие сокращается, и большое количество крови одновременно оказывается в желудочке. Именно в этот момент желудочек сокращается, выталкивая кровь в брюшную аорту (обратному току крови из желудочка в предсердие препятствуют расположенные на их границе клапаны). Ну, а о роли артериального конуса мы уже говорили.

Вернемся к кровеносной системе костных рыб (рис. 10). Две передние выносящие жаберные артерии (несущие кровь от первой и второй жабр) у костистых рыб впадают в корни спинной аорты, которые затем соединяются, образуя спинную аорту. В нее впадает общий сосуд, несущий кровь от третьей и четвертой жабр.

Есть некоторые отличия от хрящевых рыб и в строении венозной системы. Так, у костистых рыб отсутствует боковая вена. Однако часть крови все равно не проходит через воротную систему почки: она сразу попадает в правую заднюю кардинальную

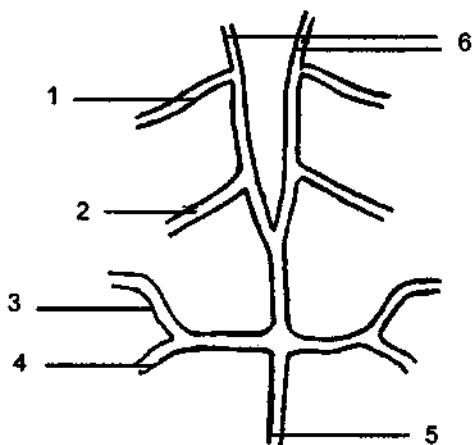


Рис. 10. Принципиальная схема выносящих жаберных артерий костистой рыбы: 1-4 — выносящие жаберные артерии (с первой по четвертую); 5 — спинная аорта; 6 — сонные артерии

вену из воротной вены почек, минуя капилляры воротной системы почек. При этом левая задняя кардинальная вена получает кровь, как и у хрящевых рыб, из воротной системы почки.

б. Особенности дыхания водных позвоночных

Как мы увидели, основным органом дыхания позвоночных* в воде являются жабры. Они представляют собой выросты межжаберных перегородок — жаберные лепестки с густой сетью кровеносных сосудов. У оболочников и ланцетников жабр нет, но ток проходящей через жаберные щели воды все равно используется для дыхания: стенки жаберных щелей густо оплетены кровеносными сосудами. Однако не следует думать, что жаберные щели — характерная черта только хордовых животных. Они имеются и у целого ряда беспозвоночных, например, у кишечнодышащих. По-видимому, изначально жаберные щели использовались для фильтрационного питания, как, например, у асцидий и ланцетника: вода выходит через щели, а пищевые частицы остаются в глотке. Получается, что дыхательная функция жаберных щелей вторична.

Как только круглоротые и рыбы перестали питаться, фильтруя воду, исчезла необходимость использовать жаберные щели в качестве **цедильного аппарата**. Жаберные щели всецело выполняют дыхательную функцию, на межжаберных перегородках вырастают жаберные лепестки — появляются жабры.

Рассмотрим более подробно движение воды в жаберной полости. Это движение не хаотично, а однонаправленно. Система особых клапанов при наружном жаберном отверстии не позволяет воде при выдохе выходить из центральной части мешка. Вода может выйти только через краевые каналы. Краевые каналы образуются у основания (внутренней части) лепестка первого

* Здесь мы не рассматриваем вторичноводных организмов, то есть обитателей водоемов, предки которых были наземными существами. Примеры вторичноводных позвоночных — китообразные и морские змеи.

порядка, поскольку этого места не достигают лепестки второго порядка. Вода, идущая из центра жаберного мешка в краевые каналы, омывает жаберные лепестки второго порядка. При этом ток воды оказывается однонаправленным, а кровь в кровеносных сосудах жаберных лепестков течет в противоположном направлении (**противоточная система**). Зачем же это нужно?

Вы помните, что обмен газами между кровью и водой осуществляется за счет диффузии: газ движется из области высокой его концентрации в область низкой, т.е. по градиенту. Противоточная система обеспечивает необходимую разность концентраций газов в крови и воде (рис. 11). Кровь постепенно насыщается кислородом, но интенсивность газообмена не снижается, поскольку кровь начинает контактировать с более насыщенной кислородом водой. Проходя вдоль жаберного лепестка, вода теряет кислород, но она всегда встречается с менее насыщенной кислородом кровью, и у кислорода есть возможность перейти из

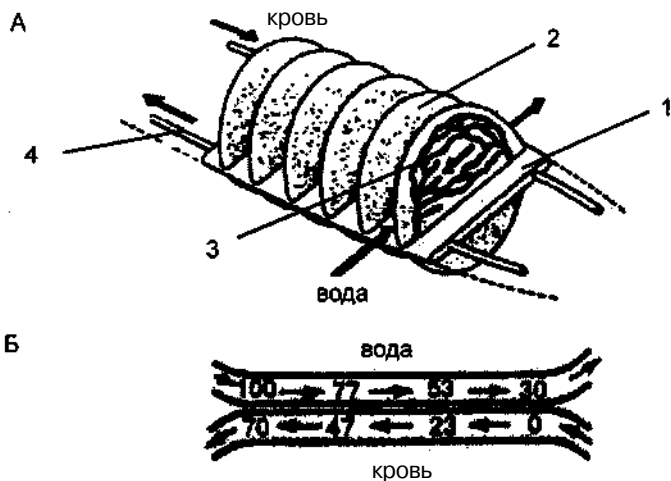


Рис. 11. Противоток воды и крови в жабрах костистых рыб (по Шмидту-Ниельсену): А — фрагмент жаберного лепестка; Б — схема противоточного обменника (стрелки показывают направление тока крови и воды, цифры — содержание кислорода); 1 — жаберный лепесток первого порядка; 2 — жаберный лепесток второго порядка; 3 — капилляры; 4 — кровеносные сосуды

воды в кровь, поскольку разница его концентраций остается примерно постоянной.

Морские рыбы обычно не сталкиваются с проблемой недостатка кислорода, но в мелких пресных водоемах уровень кислорода может очень сильно колебаться. В связи с этим многие пресноводные рыбы начинают дышать атмосферным воздухом. Жабры для этого не годятся — жаберный эпителий очень нежный и на воздухе очень быстро пересыхает. Поэтому рыбы используют для воздушного дыхания другие органы. Рассмотрим их.

Кожа. Эпителий кожи более грубый и высыхает не так быстро, как жабры; поэтому рыбы довольно часто используют кожное дыхание. Оно хорошо развито у угря, благодаря чему эта рыба может преодолевать по суше большие расстояния, правда, только ночью — когда солнце не иссушает кожу.

У тропической рыбы илистого прыгуна кожное дыхание играет особенно важную роль. Эта рыба лучше всего чувствует себя вне воды; она много времени проводит, ползая по илистым берегам рек с помощью передних плавников.

Жаберная полость. Некоторые рыбы имеют в жаберной полости специальные органы воздушного дыхания. Чаще всего они располагаются над жабрами и состоят из множества складок. Эти органы называют **лабиринтом**, они имеются у так называемых лабиринтовых рыб, к которым относятся хорошо известные аквариумистам гурами. Примечательно, что некоторые лабиринтовые рыбы получают до 80% кислорода из воздуха.

Ротовая полость также используется некоторыми рыбами для дыхания. Слизистая оболочка ротовой полости богата сосудами. Помимо этого, ротовая полость может образовывать складки для увеличения поверхности газообмена (например, у южноамериканского электрического угря).

Кишечник и плавательный пузырь. У многих современных рыб плавательный пузырь выполняет **гидростатическую функцию**, регулируя *плавучесть*. Однако он первоначально использовался для дыхания и возник как выпячивание пищевода или кишечника, лишенное пищеварительных желез, но обильно снабженное сосудами. Эту стадию эволюции можно проиллюстрировать на примере речного выюна, у которого дыхательную функцию выполняют лишенные пищеварительных желез отделы

кишечника. Рыба заглатывает пузырек воздуха, который проходит через кишечник, отдавая кислород и поглощая углекислый газ.

У так называемых открытопузырных рыб плавательный пузырь всю жизнь сохраняет связь с кишечником, а у закрытопузырных рыб эта связь имеется только у мальков. Однако мальки многих закрытопузырных рыб обязательно должны сделать "первый вдох", чтобы пузырь наполнился воздухом*. Некоторые из современных рыб используют плавательный пузырь для дыхания, например, североамериканская панцирная щука. У нее плавательный пузырь ячеистый, он не теряет связи с кишечником, и рыба может наполнять его воздухом, который просто заглатывает ртом.

Легкие — безусловно, самый специализированный орган воздушного дыхания. Обычно легкие парные и представляют собой выросты пищевода, располагающиеся под ним и имеющие густую сеть капилляров. У двоякодышащей рыбы неocerатода и у кистеперой рыбы латимерии легкое непарное. У латимерии, обитающей в море на большой глубине, легкое, помимо этого, заполнено жиром. Из современных рыб легкие характерны для двоякодышащих рыб протоптеруса, лепидосирена и неocerатода, живущих в пересыхающих водоемах и способных полностью или частично переходить на легочное дыхание во время засушливого периода. Так, протоптерус в это время сидит в подземном "коконе" и дышит атмосферным воздухом.

* Правда, в течение жизни закрытопузырная рыба может регулировать количество газов в плавательном пузыре с помощью специальных желез, расположенных в стенках пузыря.

7. Земноводные

Теперь мы начнем знакомиться с наземными позвоночными. К ним относятся амфибии, или земноводные, рептилии, или пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. Амфибии (самая древняя из этих групп) происходят от особой группы костных рыб, называемой **мясистолопастными** (из современных рыб в эту группу включают двоякодышащих рыб и латимерию). Некогда, вскоре после появления, амфибии были многочисленной группой с множеством разнообразных форм, в том числе и довольно крупных. До сегодняшнего дня дожили лишь немногие их потомки — бесхвостые амфибии (лягушки, жабы и другие), хвостатые амфибии (тритоны и саламандры) и безногие (червяги). Мы рассмотрим дыхательную и кровеносную системы земноводных на примере лягушки (бесхвостой амфибии), имея в виду, что у хвостатых амфибий кровеносная система более сходна с таковой рыб.

Земноводные, как животные, вышедшие на сушу, вынуждены активно использовать воздушное дыхание. И хотя оно у них еще во многом несовершенно, легкие развиты хорошо и играют важную роль в дыхании. Заметим, что легкие земноводным достались от предков — мясистолопастных рыб.

Легкие лягушки — это прозрачные мешки с тонкими стенками. Они сплошь пронизаны кровеносными сосудами и поэтому розовые. Внутренняя поверхность легкого образует множество перегородок, которые вдаются внутрь. Кажется, что легкое имеет пенистую структуру. На самом деле этот эффект создается из-за перегородок, по которым проходит множество кровеносных сосудов и капилляров. Такая система выростов увеличивает поверхность, через которую осуществляется газообмен*.

Механизм дыхания земноводных — гулярный, как у акул, с той только разницей, что у акулы в ротоглоточной полости движется вода, а у лягушки — воздух. Если мы посмотрим на лягушку, то увидим, что ее ротоглоточная полость совершает движения двух типов: мелкие колебательные движения дна полости, а также

* Наибольшего развития перегородки в легких достигают у жаб, что связано с более наземным образом жизни. У хвостатых земноводных (тритонов) и у головастиков (личинок лягушек) легкие устроены гораздо проще: они не имеют перегородок, а выглядят как удлинненный мешок.

более сильные. Оказывается, лягушка дышит еще и поверхностью ротоглоточной полости (получая таким путем до 15% кислорода), в которой также много капилляров. Во время мелких движений воздух не попадает в легкие, а только заполняет через ноздри ротоглоточную полость. А во время глубоких движений воздух попадает в легкие. Как же это происходит?

Сначала лягушка опускает дно ротоглоточной полости, в ней возникает пониженное давление, и воздух насасывается внутрь через ноздри (рис. 12). Поскольку **гортанная щель*** в этот момент закрыта, в легких сохраняется старый воздух. Затем гортанная щель открывается, и насыщенный углекислым газом воздух выходит из легких, смешиваясь с воздухом ротоглоточной щели (дно ротоглоточной полости еще опускается). При этом закрываются ноздри, чтобы воздух не входил снаружи. Интересно, что ноздри у лягушек не закрываются клапанами, а просто прижимаются расположенными на кончике рыла предчелюстными костями.

На третьем этапе лягушка поднимает дно ротовой полости. Ноздри остаются закрытыми, и воздух устремляется в легкие. Однако это — смесь воздуха, уже побывавшего в легких, и свежего воздуха, набранного в ротоглоточную полость на вдохе. Получается, что лягушки вдыхают смешанный воздух.

Затем ноздри открываются и остатки воздуха выходят наружу. Теперь можно начинать новый цикл.

Кроме того, что в легкие попадает смешанный воздух, существует еще одно принципиальное ограничение эффективности ротоглоточного дыхания земноводных. У амфибий очень мала дыхательная поверхность легких (площадь составляет не более $\frac{2}{3}$ от площади всего тела), и они не способны ее увеличить: ведь в сильно ячеистые легкие (с большой площадью перегородок) нельзя будет затолкнуть воздух при помощи ротовой полости. Амфибии пытаются бороться с этим — у них очень широкая голова, довольно крупная по сравнению с другими наземными позвоночными. Некоторые ископаемые амфибии имели поистине гигантские головы, позволяющие не только ловить более крупную добычу, но и заметно увеличить поверхность рото-

* Гортань — это полость, связывающая легкие с ротоглоточной полостью.

вой полости и, таким образом, интенсифицировать газообмен в ней, а также увеличить суммарную силу, с которой ротовая полость заталкивает воздух в легкие.

Земноводные так и не утратили связь с водой. Ежегодно практически все виды амфибий, даже самые сухопутные, возвращаются в воду, чтобы отложить икру. А многие виды зимуют исключительно под водой. Соответственно, у земноводных есть дополнительные органы дыхания. Во-первых, это жабры. Они имеются у личинок всех амфибий (даже у тех, которые не развиваются в воде), включая *неотенических*, то есть размножающихся на личиночной стадии, хвостатых. Жабры земноводных во многом напоминают жабры личинок рыб.

Другой важный орган, участвующий в дыхании амфибий, — кожа. В коже амфибий развита мощная сеть капилляров, в ко-

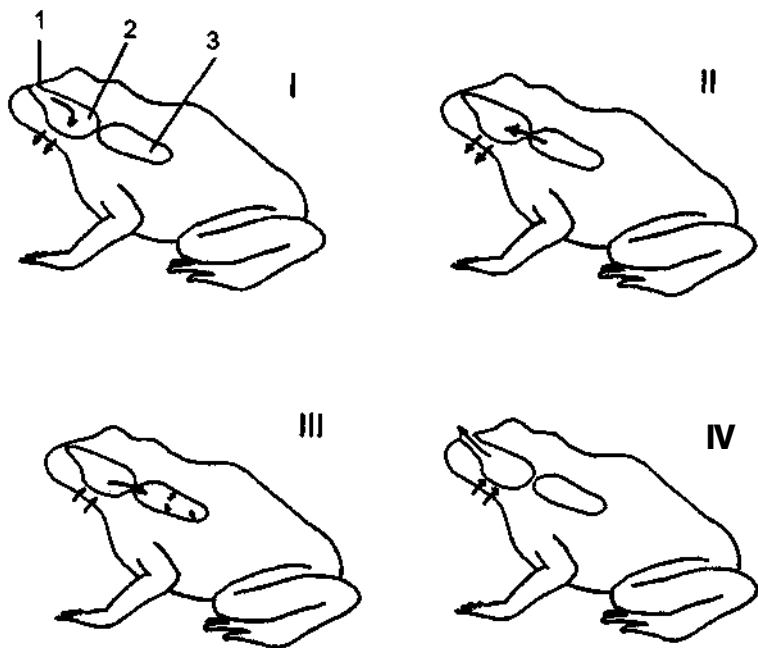


Рис. 11. Дыхание лягушки (римские цифры — фазы дыхательного цикла): 1 — ноздри и хоаны (внутренние носовые отверстия); 2 — ротовая полость; 3 — легкие

торых происходит газообмен. Доля кожного дыхания велика, и земноводные не могут дышать одними только легкими. Когда кожа высыхает, лягушка или тритон могут погибнуть. Дело в том, что в сухой коже, как и в сухих жабрах, газообмен не идет: кислород проникает в кровь только в растворенном состоянии. При кожном дыхании кислород растворяется в тонком слое воды, покрывающем влажную кожу. Легкие же не пересыхают, поскольку находятся внутри тела животного. Заметим, что во время зимовки, находясь под водой, лягушки полностью переходят на кожное дыхание.

Для хвостатых земноводных использование кожного дыхания особенно выгодно по двум причинам. Во-первых, относительная площадь поверхности тела у них значительно больше (туловище длинное, есть хвост), а, значит, и поверхность газообмена больше. Во-вторых, *подъязычный аппарат* (скелетные элементы и мышцы, лежащие в дне ротовой полости) у хвостатых земноводных (в отличие от бесхвостых) образует скелет языка и поэтому не может быть полностью приспособленным к гуляющему дыханию. Ведь если он кардинально изменит свою конструкцию, приспособившись к опусканию и подниманию дна ротовой полости, то не сможет обслуживать язык. Поэтому не удивительно, что у многих хвостатых легочное дыхание сильно редуцировано, а у некоторых легкие исчезли. С другой стороны, грубая кожа жаб позволяет им жить в более засушливых местах. Но кожное дыхание оказывается сильно затрудненным, и оно у жаб довольно слабо развито.

* * *

Кровеносная система бесхвостых амфибий значительно отличается от кровеносной системы рыб.

Во-первых, сердце у лягушки не двухкамерное, как у рыб, а *трехкамерное*. Предсердий не одно, а два. В правое впадает венозный синус, а в левое — легочная вена, несущая кровь от легких. Оба предсердия открываются в желудочек. Кровь из желудочка поступает в артериальный конус, после чего направляется в сосуды.

У костистых рыб с каждой стороны по четыре приносящих и выносящих жаберных артерий. Приносящую жаберную артерию, переходящую в выносящую, называют жаберной дугой (не пере-

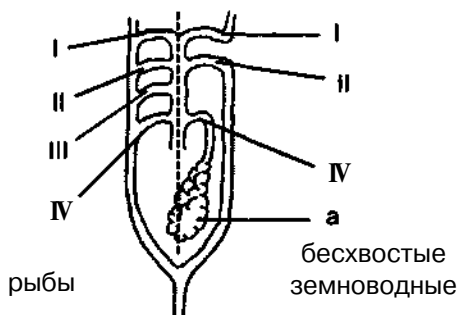


Рис. 13. Преобразование артериальных дуг бесхвостых земноводных. Слева — артериальные дуги рыб, римскими числами показан их номер. Справа — преобразование этих дуг у лягушки; а — легкие

путайте — так же называются и скелетные элементы, поддерживающие жаберную перегородку). Эти дуги имеются у амфибий, обладающих жабрами. Отличие лишь в том, что жабр у амфибий обычно три. Четвертая дуга не имеет капилляров, а сразу впадает в спинную аорту.

Во взрослом состоянии у амфибий жабр нет, поэтому вся система жаберных дуг видоизменена. У рыб от первой пары выносящих жаберных артерий отходят сонные артерии, несущие кровь в голову. У амфибий эти дуги преобразовались в начальные участки сонных артерий и потеряли связь со спинной аортой*. Вторая пара дуг продолжается в корни аорты, которые сливаются, образуя спинную аорту. Разница только в том, что у земноводных в спинную аорту не впадают первая, третья и четвертая дуги (рис. 13).

Третья пара дуг полностью редуцируется. А вот четвертая пара дуг превращается в кожно-легочные артерии, каждая из которых вскоре разделяется на кожную артерию, несущую кровь к коже, и легочную, несущую кровь к легким.

Таким образом, от артериального конуса у амфибий отходят три пары крупных артерий: сонные артерии (соответствующие первой жаберной дуге рыб), левая и правая дуги аорты (вторая дуга) и кожно-легочные артерии (четвертая дуга).

* У некоторых хвостатых амфибий эта связь иногда остается в виде сонного протока.

Из передней части тела венозная (бедная кислородом) кровь собирается в передние полые вены (рис. 14). В них же попадает кровь из кожной вены, несущей от капилляров кожи богатую кислородом артериальную кровь. Венозная и артериальная кровь сливаются, и в венозный синус впадает уже **смешанная кровь**.

Венозная кровь (рис. 15) от задней части тела приносится в венозный синус по задней полую вену. Эта вена начинается от выносящих вен почек, по которым кровь, пройдя через воротную систему почек, выходит из этого органа. Ближе к сердцу в заднюю полую вену впадает печеночная вена, несущая кровь от воротной системы печени. Часть крови от задних конечностей минует воротные системы почек и по брюшной вене впадает в воротную систему печени.

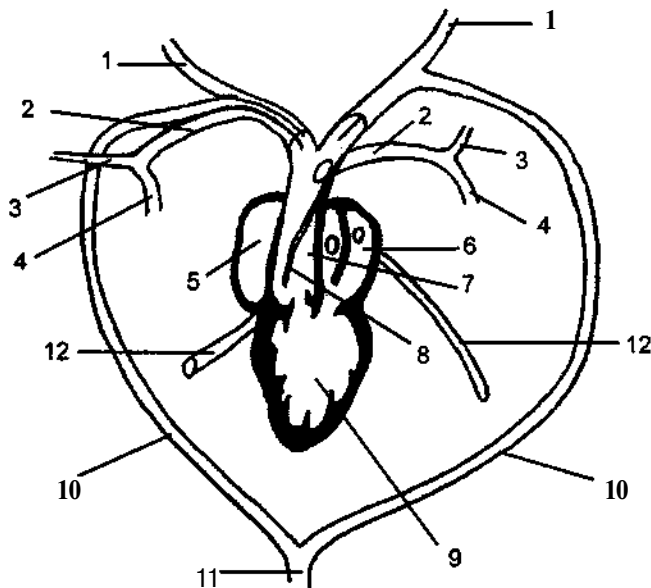


Рис. 14. Сердце лягушки с отходящими от него сосудами: 1 — сонные артерии; 2 — кожно-легочные артерии; 3 — кожные артерии; 4 — легочные артерии; 5 — правое предсердие; 6 — левое предсердие; 7 — артериальный конус; 8 — спиральный клапан; 9 — желудочек; 10 — дуги спинной аорты; 11 — спинная аорта; 12 — легочные вены

Артериальная кровь от легких поступает по легочной вене в левое предсердие. Таким образом, в правом предсердии — смешанная кровь (ведь туда же вливается артериальная кровь из кожной вены), а в левом — артериальная. Когда оба предсердия одновременно сокращаются, кровь поступает в желудочек. Однако выросты внутри желудочка препятствуют полному перемещению

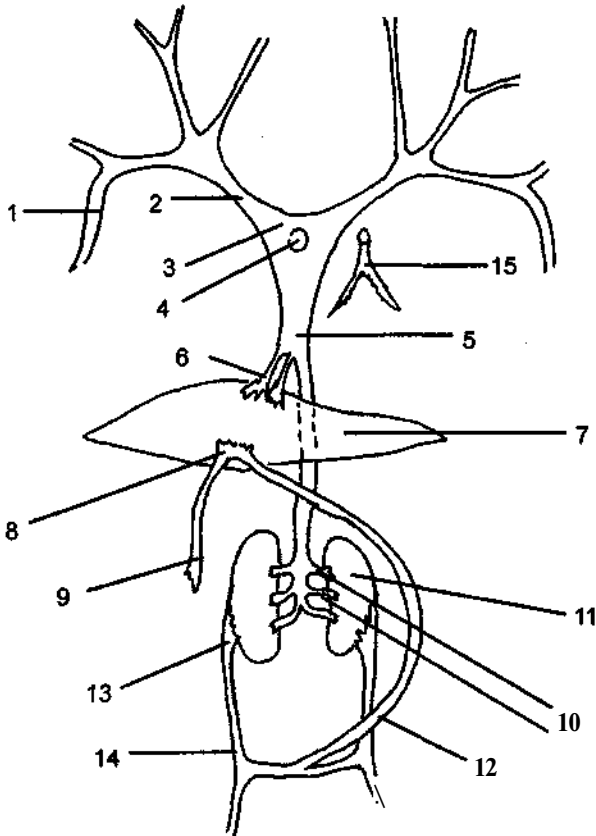


Рис. 15. Венозная система лягушки: 1 — кожная вена; 2 — передняя полая вена; 3 — венозный синус; 4 — место открытия венозного синуса в предсердие; 5 — задняя полая вена; 6 — печеночная вена; 7 — печень; 8 — воротная система печени; 9 — воротная вена печени; 10 — выносящие вены почек; 11 — почка; 12 — брюшная вена; 13 — воротная система почек; 14 — воротная вена почки; 15 — легочная вена

ванию крови, поэтому в его правой части оказывается более венозная кровь, а в левой — более артериальная.

От правой части желудочка отходит артериальный конус. В правой части желудочка находится наиболее венозная кровь, и она первой попадает в артериальный конус. Первыми от артериального конуса отходят очень крупные кожно-легочные артерии. Они имеют наиболее растяжимые стенки. Первая порция крови (самая венозная) обладает относительно низким давлением (так как приходит в артериальный конус на начальной стадии сокращения желудочка) и поэтому поступает преимущественно в кожно-легочные артерии с легко растяжимыми стенками. Это выгодно, поскольку наиболее бедная кислородом кровь отправляется насыщаться кислородом.

В последнюю очередь в артериальный конус из желудочка поступает артериальная кровь, находившаяся в левой части желудочка и попадающая туда из левого предсердия, то есть из легких. Эта порция крови обладает наибольшим давлением и идет в наименее растяжимые сонные артерии. Важно, что в них поступает самая артериальная (наиболее насыщенная кислородом) кровь, поскольку именно эти сосуды снабжают головной мозг — очень чувствительный к недостатку кислорода орган.

Очень важно, что в сердце амфибий есть поперечный градиент крови. Поперечный — потому, что в правой части желудочка кровь более венозная, а в левой — более артериальная. Поэтому разная по составу кровь может попасть в одноименные парные артерии, а значит, — в две половины тела. Чтобы такого не было, в артериальном конусе амфибий специальная складка (**спиральный клапан**) разворачивает поток крови так, что градиент становится вертикальным.

Теперь давайте подумаем, какое главное отличие кровеносных систем амфибий и рыб. Как вы помните, у рыб кровь насыщалась кислородом в жабрах на пути ко всем органам тела, и в мозг поступала уже артериальная кровь. У амфибий, как и у всех животных, обладающих легкими, такое невозможно. Легкие находятся в брюшной полости, и поэтому крови необходимо вернуться в сердце по легочной вене, а уже после этого поступить к телу. Так возникает **второй круг кровообращения** (он называется **малым**): сердце — легкие — сердце. **Большой круг кровообращения** начинается дугами аорты и сонными арте-

риями. По нему кровь от сердца идет к органам и тканям, а затем возвращается в сердце.

В заключение разговора об амфибиях необходимо отметить, что у них не сформировались два желудочка, как у птиц и млекопитающих, и кровь смешивается. Что же мешает амфибиям иметь четырехкамерное сердце и полностью разделенный кровоток? Одна из возможных причин — в кожном дыхании. Насыщенная кислородом в результате кожного дыхания кровь поступает по кожной вене в правое предсердие. Чтобы направить эту порцию крови к органам, приходится иметь смешанный кровоток — в таком случае значительная часть кислорода, полученного при кожном дыхании, доставляется в органы и ткани.

Конечно, какая-то часть артериальной крови, поступившей в сердце по кожной вене, снова попадает в кожу и легкие. Именно благодаря этому амфибии могут долго пребывать под водой (даже зимовать), когда работает только кожное дыхание. Легкие, чувствительные к недостатку кислорода, при нахождении под водой именно таким образом обеспечиваются кислородом.

Заметим, что, имея влажную кожу, амфибиям невыгодно повышать уровень обмена веществ, поскольку при этом возрастает температура тела. А тепло будет легко теряться с поверхности влажной кожи. Ведь испаряющаяся влага уносит с собой очень много тепла (именно поэтому, чтобы охладиться, мы потеем). Но главное, амфибии не могут повысить уровень обмена веществ, так как при этом резко возросло бы потребление кислорода, а его в таких количествах невозможно получить при неэффективном дыхании земноводных.

8. Пресмыкающиеся (КерННа)

Пресмыкающиеся, или рептилии — первые действительно наземные позвоночные. Они уже не нуждаются для откладки яиц в воде, и поэтому им не надо, как амфибиям, постоянно к ней возвращаться. Современные рептилии — это крокодилы, черепахи, клювоголовые (гаттерия), ящерицы и змеи. Время расцвета пресмыкающихся давным-давно прошло, и то, что мы сейчас наблюдаем, — лишь остатки некогда великого разнообразия этих животных.

Что же позволило рептилиям избавиться от привязанности к воде и влажным местообитаниям, которая была у их предков — земноводных? Рептилии не используют гулярное дыхание. Они имеют подвижную грудную клетку и могут с ее помощью насасывать в легкие воздух. Реберное дыхание более эффективно. Соответственно, и площадь дыхательной поверхности легких можно увеличить. У рептилий легкие имеют сложную ячеистую структуру, значительно увеличивающую дыхательную поверхность (за счет системы перегородок, по которым проходит множество кровеносных сосудов). У черепах и крокодилов система перегородок в легких настолько сильно развита, что легкие становятся губчатыми.

Как дышат рептилии? Для них характерен реберный механизм вентиляции: ребра подвижны, а крепящаяся к ним мускулатура может двигать их вперед, увеличивая объем грудной клетки. При этом в грудной клетке давление понижается, и воздух насасывается внутрь легких* — происходит вдох. При выдохе грудная клетка сжимается (при помощи других мышц), и воздух выталкивается из легких.

* Черепахи не могут использовать реберный механизм вентиляции легких. Их грудная клетка неподвижна — ребра включены в состав панциря. Необходимое увеличение внутреннего объема тела у черепах осуществляется благодаря изменению кривизны участков мягкой кожи, затягивающей вырезки в панцире. А при выдохе легкие сжимает специальная мышца. Некоторым морским черепахам свойственно также и кожное дыхание. Для этого они используют слизистую ротовой полости и клоаки, которая выворачивается наружу, увеличивая площадь поверхности газообмена.

У крокодилов в нагнетании воздуха в легкие, по-видимому, участвуют также мышцы тазовой области. Они опускают лобковые кости, увеличивая объем грудной клетки.

У пресмыкающихся видоизменяются дыхательные пути. Появляется **трахея** — дыхательная трубка, никогда не спадающая благодаря тому, что ее стенки укреплены эластичными хрящевыми кольцами. При реберном дыхании рептилиям иметь армированную хрящами трахею просто необходимо: если бы она спалась, воздух перестал бы попадать в легкие. На подходе к легким трахея делится на два бронха. В легких каждый из них распадается на мелкие трубочки.

У некоторых ящериц (например, хамелеонов) и змей задняя часть легких образует воздушные мешки — тонкостенные пальцевидные выросты. В них не происходит газообмена, но они используются как резервуары для запасаания воздуха. С помощью воздушных мешков рептилии могут шипеть, но главное, — содержащийся в них воздух вновь проходит через легкие при выдохе и отдает кислород крови.

Развив легочное дыхание, пресмыкающиеся смогли полностью отказаться от кожного. Им перестала быть нужна влажная кожа, и поэтому у рептилий она может ороговеть. Ороговевшая кожа — хорошая защита от неблагоприятных условий внешней среды. Благодаря такой коже рептилии легко переносят засуху и достаточно хорошо себя чувствуют даже в пустынях.

Из-за эффективного дыхания метаболизм у рептилий в несколько раз интенсивнее, чем у земноводных.

Теперь рассмотрим кровеносную систему рептилий.

Их сердце трехкамерное — с одним желудочком и двумя предсердиями*. Однако, в отличие от сердца амфибий, артериальный конус отсутствует и все основные артерии отходят непосредственно от желудочка. Хотя желудочек всего один, кровь почти не смешивается. Препятствует этому специальная горизонтальная перегородка, разделяющая желудочек на спинную и

* Только у крокодилов сердце четырехкамерное, с вертикальной перегородкой, как у млекопитающих и птиц.

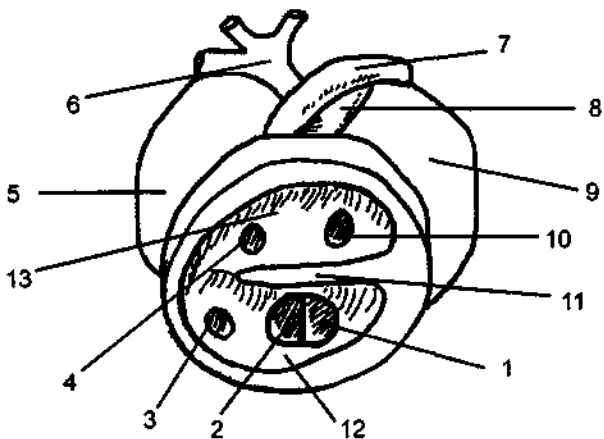


Рис. 16. Схема строения сердца ящерицы (разрез на уровне желудочка): 1 — место впадения левого предсердия; 2 — место впадения правого предсердия; 3 — отверстие правой дуги аорты; 4 — отверстие левой дуги аорты; 5 — правое предсердие; 6 — правая дуга аорты; 7 — левая дуга аорты; 8 — легочная артерия; 9 — левое предсердие; 10 — отверстие легочной артерии; 11 — неполная перегородка желудочка; 12 — спинная камера; 13 — брюшная камера

брюшную камеры. С помощью этой перегородки кровяной поток направляется таким образом, что наиболее насыщенная кислородом кровь, пришедшая от легких, попадает в сонные артерии (отходящие от правой дуги аорты), а самая венозная кровь поступает в легочные артерии.

Почему это происходит? Внимательно рассмотрим рис. 16. Когда кровь начинает поступать из предсердий в желудочек, то левая часть спинной камеры (на рисунке — правая часть нижней камеры) наполняется артериальной кровью из левого предсердия. Правее (на рисунке — левее) в желудочек открывается правое предсердие; так что в правой части спинной камеры (на рисунке — левой части) находится венозная кровь, поступающая из правого предсердия. Таким образом, в спинной камере возникает градиент крови. По мере продолжения сокращений предсердий кровь проталкивается в брюшную камеру желудочка, огибая неполную перегородку. Венозная кровь из правой части спинной камеры оказывается в левой части брюшной (на рисунке

— правой части верхней камеры) и поступает в отходящую в этом месте легочную артерию. Артериальная же кровь остается в спинной камере и попадает преимущественно в правую дугу аорты. В левую дугу аорты поступает смешанная кровь.

Как мы уже упоминали, основные артериальные стволы у рептилий отходят непосредственно от желудочка (рис. 17). Это три крупных сосуда: дуги аорты (производные второй пары жаберных дуг) и общая легочная артерия, распадающаяся затем на правую и левую легочные артерии. Производные первой жаберной дуги — сонные артерии — отходят от правой дуги аорты. Однако

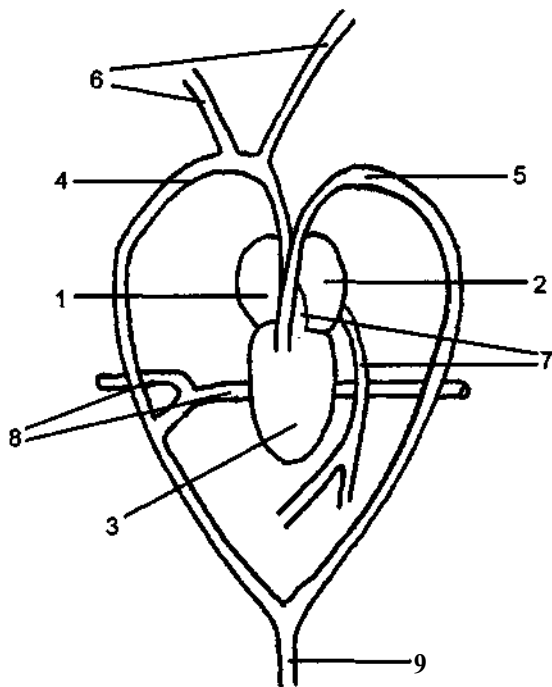


Рис. 17. Схема артериальной системы ящерицы: 1 — правое предсердие; 2 — левое предсердие; 3 — желудочек; 4 — правая дуга аорты; 5 — левая дуга аорты; 6 — сонные артерии; 7 — легочная артерия, 8 — подключичные артерии; 9 — спинная аорта (отходящая от желудочка правой дуги аорты не видно, общая легочная артерия после отхождения от желудочка уходит за предсердия)

этим асимметрия не ограничивается. Главные артерии, несущие кровь в передние конечности, также отходят от правой дуги аорты.

У крокодилов происходит перекрещивание дуг аорты: правая дуга отходит от левого желудочка, а левая — от правого. Затем они, как и у других пресмыкающихся, сливаются в единую спинную аорту. Правый желудочек крокодилов заполнен венозной кровью, поступающей туда из правого предсердия (напомним, что у амфибий в правое предсердие открывается венозный синус, а у рептилий туда впадают передние и задняя полые вены). Следовательно, и в левую дугу аорты крокодилов (как и в легочную артерию) из правого желудочка поступает венозная кровь. Но дуги аорты сливаются, и значит, кровь смешивается. Вскоре после отхождения от сердца дуги аорты соприкасаются. В этом месте у крокодилов имеется отверстие, называемое *паницевым*. Через это отверстие кровь из левой дуги может сбрасываться в правую. Получается, что у крокодилов не разделены полностью артериальная и венозная кровь, хотя эти рептилии и приобрели четырехкамерное сердце! Почему такое могло случиться?

Скорее всего, причина — в водном образе жизни. В мышцах крокодилов содержится много миоглобина — белка, способного связывать кислород, запасая его на время интенсивной работы. При нахождении под водой кислород высвобождается из мышц и приносится по венам в правое предсердие. Под водой легочная артерия, отходящая от правого желудочка, рефлекторно сжимается, поэтому давление в левой дуге (также отходящей от правого желудочка) возрастает. Избыточное давление в левой дуге вбрасывает кровь через паницево отверстие в правую дугу, и кислород, высвобожденный из мышц и поступивший по венам большого круга кровообращения в правое предсердие, попадает к мозгу.

Венозная система рептилий принципиально почти не отличается от таковой земноводных. У рептилий отсутствует венозный синус, три полые вены впадают единым отверстием в правое предсердие, а легочные вены — в левое.

9. Птицы

Птицы — класс позвоночных, великолепно освоивших активный полет. Они выработали множество приспособлений, позволяющих хорошо летать. Глубина этих приспособлений настолько велика, что именно птиц выделяют в отдельный класс, хотя полет осваивали и другие группы позвоночных (летучие мыши, птерозавры). Однако именно потому, что многие системы органов сильно видоизменены в связи с адаптацией к полету, все птицы довольно схожи друг с другом. Хотя они и заняли множество экологических ниш, но не достигли даже малой части того разнообразия форм, которое наблюдается у их предков — рептилий — или у млекопитающих.

Среди современных животных ближайшими родственниками птиц являются крокодилы. Часть общих для птиц и крокодилов черт имеется и в строении кровеносной системы.

Дыхательная система птиц уникальна тем, что у них легкие почти не растяжимы. Они компактно уложены в грудной полости и имеют совсем небольшой размер. В отличие от всех остальных животных, дышащих легкими, у птиц не происходит насыщения воздуха за счет изменения объема легких. Как же вентилируются легкие птиц?

Для этого имеются специальные выросты легких — воздушные мешки. Они бывают парными или непарными и занимают все основные части тела: пара мешков тянется в шее, брюшные мешки заполняют пространство между внутренностями в брюшной полости, а выросты некоторых мешков заходят в кости (у пеликанов и некоторых других птиц — даже в фаланги пальцев), частично замещая там костный мозг!

Рассмотрим, как воздушные мешки обеспечивают вентиляцию легких. При вдохе за счет движения ребер грудная клетка расширяется, давление в ней понижается, и воздух заполняет передние и задние воздушные мешки (рис. 18). При этом в передние воздушные мешки он проходит по легким, где осуществляется газообмен. В воздушных мешках с гладкими стенками газообмен не идет — мешки используются лишь в качестве насоса.

В отличие от млекопитающих, у птиц газообмен в легких осуществляется не в **альвеолах** — слепо замкнутых пузырьках.

Чтобы обмен газов происходил в альвеолах, в них нужно насыщать воздух, то есть менять объем легких. У птиц все по-другому. По мере того, как воздух насыщается в воздушные мешки, он про-ходит через легкие по системе трубочек — **парабронхов**, ответвляющихся от главного магистрального **бронха**. Магистр-альный бронх пронизывает легкие и является, по сути, продол-жением трахеи. Стенки парабронхов образуют губчатую ткань, в которой и происходит газообмен. При вдохе участвующий в газообмене воздух поступает в передние воз-душные мешки, а в задние воздушные мешки попадает воздух непосредственно из магистрального бронха. Таким образом, в задних воздушных мешках оказывается свежий воздух, а в передних — "использованный".

Диаметр воздушных капилляров в 3-10 раз меньше, чем диаметр альвеол в легких млекопитающих. Это приводит к боль-шей площади дыхательной поверхности легких, а значит — к бо-лее интенсивному газообмену. Однако при таком маленьком диаметре стенки парабронха при сжатии слиплись бы намерт-во силой поверхностного натяжения воды. Поэтому легкие птиц не меняют объема (несжимаемы), а в качестве насоса использу-ются воздушные мешки.

Теперь рассмотрим выдох. При сжатии грудной клетки воз-дух выталкивается из воздушных мешков в бронхи, затем в тра-хею и, наконец, во внешнюю среду. Свежий воздух из задних воздушных мешков снова идет через легкие по тем же параброн-хам, в губчатой ткани стенок которых снова осуществляется



Рис. 18. Схема движения воздуха в дыхательной системе птиц (по Шмидту-Ниельсену). Сплошные стрелки показывают направление тока воздуха, пунктирные стрелки—расширение или сужение воздуш-ных мешков: 1 — передние воздушные мешки; 2 — легкое; 3 — задние воздушные мешки

газообмен. А уже использованный при вдохе воздух из передних воздушных мешков выходит наружу, минуя парабронхи. Получается, что у птиц строение дыхательной системы позволяет совершать непрерывный газообмен как на выдохе, так и на вдохе. Из-за того, что газообмен у птиц происходит на вдохе и на выдохе, их дыхание называют двойным.

Непрерывность газообмена и его высокая эффективность заметно увеличивают интенсивность обмена веществ у птиц. Это очень важно, поскольку полет требует очень больших затрат энергии. Птицы могут летать на высоте нескольких километров, где млекопитающие гибнут от недостатка кислорода.

Перейдем теперь к кровеносной системе. У птиц венозная и артериальная кровь полностью разделены. Межжелудочковая перегородка у птиц полная — сердце четырехкамерное (как у крокодилов). Однако, в отличие от крокодилов, у птиц нет левой дуги аорты, и большой и малый круги кровообращения не перекрываются.

Как и у других четвероногих, венозная кровь у птиц собирается в полых венах, впадающих в правое предсердие. Оттуда кровь поступает в правый желудочек, от которого отходит легочная артерия, несущая насыщенную углекислым газом венозную кровь к легким. В легких кровь насыщается кислородом и по двум легочным венам попадает в левое предсердие. Это малый круг кровообращения.

Большой круг кровообращения начинается с поступления артериальной крови из левого желудочка в дугу аорты (рис. 19). Это кровь, которая пришла из легких в левое предсердие, а затем в левый желудочек. Она насыщена кислородом и предназначена для того, чтобы снабдить им все ткани тела. У птиц сохраняется только одна дуга аорты — правая, отходящая так же, как и у крокодилов, от левого желудочка.

От правой дуги аорты (называемой у птиц просто дугой аорты) отходят безымянные артерии, разветвляющиеся на сонные, несущие кровь в голову, и подключичные, несущие кровь в передние конечности. Получается асимметрия, доставшаяся пти-

цам по наследству от пресмыкающихся: основные артерии передней части тела отходят от правой дуги аорты.

Важной особенностью венозной системы птиц (по сравнению с рептилиями) является то, что большая часть крови проходит мимо воротной системы почек. Однако у птиц имеется специальный клапан, способный перекрыть ток крови и направить ее в капилляры воротной системы почек. Таким образом может регулироваться скорость кровотока, что крайне важно для птиц из-за их высокого метаболизма. Напомним, что при прохождении крови по капиллярам воротной системы ее скорость сильно снижается.

Полное разделение артериальной и венозной крови позволяет птицам интенсифицировать обмен веществ. Высокий уровень метаболизма дает возможность поддерживать постоянную температуру тела. Раньше животных с постоянной температурой

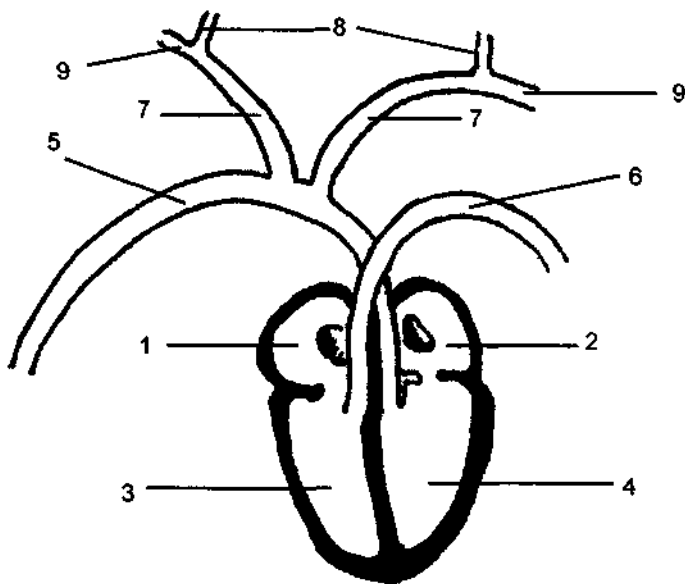


Рис. 19. Схема строения сердца птиц: 1 — правое предсердие; 2 — левое предсердие; 3 — правый желудочек; 4 — левый желудочек; 5 — дуга аорты (правая); 6 — легочная артерия; 7 — безымянная артерия; 8 — сонные артерии; 9 — подключичные артерии

крови (птиц и млекопитающих) называли теплокровными, но сейчас используется термин **гомойотермные**. Температура тела гомойотермных животных не зависит от температуры окружающей среды, и, как следствие, птицы и млекопитающие могут быть активны при широком диапазоне температур. У **пойкилотермных** животных — рептилий и амфибий — температура тела зависит от температуры окружающей среды; поэтому им, чтобы быстро бегать, нужно сначала хорошенько нагреться на солнце.

10. Млекопитающие

Млекопитающие традиционно считаются самыми высокоорганизованными животными. Для них характерны гомойотермия и выкармливание детенышей молоком.

Млекопитающие — очень древние животные, долгое время существовавшие в тени господствовавших на земле рептилий. Предки млекопитающих произошли от примитивных рептилий, сохранявших много сходного с земноводными, и поэтому у млекопитающих осталось несколько общих с амфибиями черт в строении тела. Млекопитающие независимо от предков птиц "конструировали" четырехкамерное сердце и приобретали гомойотермию.

Дышат млекопитающие только легкими. Доля кислорода, попадающего в кровь через кожу и слизистые, ничтожно мала.

Для млекопитающих характерна хорошо развитая **носовая раковина**, образующая в носовой полости многочисленные складки, пронизанные густой сетью кровеносных капилляров*. По пути в легкие воздух проходит между этими складками, отдавая небольшую часть кислорода в кровь. Он также увлажняется, согревается протекающей по капиллярам кровью и очищается. Поэтому дыхание носом для млекопитающих (и для нас с вами) очень важно — в легкие приходит очищенный, увлажненный и теплый воздух!

* У птиц тоже есть носовая раковина, но у млекопитающих она развита особенно сильно.

Из носовой полости воздух попадает в гортань, а затем в трахею. Трахея, образованная хрящевыми полукольцами, распадается на два бронха, несущих воздух в легкие. Бронхи имеют меньший, чем трахея, диаметр и образованы хрящевыми кольцами. В легких каждый бронх делится, распадаясь на все более тонкие трубочки. **Бронхиолы** (так называются самые тонкие из них) приносят воздух непосредственно в легочные **альвеолы** — расширения на концах бронхиол, выстланные дыхательным эпителием, богатым кровеносными капиллярами. Именно в альвеолах происходит газообмен. Благодаря множеству маленьких пузырьков — альвеол — площадь поверхности дыхательного эпителия у млекопитающих в 50-100 раз превышает площадь поверхности тела.

Интересно, что у млекопитающих воздух доставляется отдельными бронхиолами в каждую из альвеол. Это отличается от того, что мы видели у рептилий: там воздух приносился в довольно крупные "карманы".

У млекопитающих двойной механизм насасывания воздуха. Во-первых, с помощью межреберных мускулов расширяется и сужается грудная клетка; давление меняется, и воздух насасывается или выталкивается из легких. Это — реберный механизм дыхания, такой же, как у рептилий или птиц. Однако у млекопитающих есть еще и диафрагмальный механизм дыхания. **Диафрагма** — это тонкая плоская мышца, разделяющая внутреннюю полость тела на две полости: брюшную и грудную. Диафрагма в спокойном состоянии вогнута вперед, а при сокращении опускается, при этом объем грудной полости увеличивается, и легкие растягиваются, засасывая воздух.

Обычно у млекопитающих оба механизма дыхания работают одновременно, дополняя друг друга. Однако в некоторых случаях один из механизмов может преобладать.

Кровеносная система у млекопитающих, как и у птиц, с двумя кругами кровообращения и четырехкамерным сердцем. Круги кровообращения полностью разделены, кровь не смешивается. У млекопитающих также сохраняется одна дуга аорты, но не правая, как у птиц, а левая (рис. 20). Это особенно ничего не меняет,

так как она также отходит от левого желудочка (наполненного артериальной кровью), как и правая дуга птиц. Но наличие у млекопитающих левой дуги аорты служит еще одним свидетельством того, что четырехкамерное сердце они приобрели независимо от рептилий — предков птиц. Сердце млекопитающих и сохранившаяся левая дуга не могут быть выведены из сердца каких-либо ныне живущих рептилий. Следовательно, предки млекопитающих отделились от вымершей группы рептилий с кровеносной системой, отличной от таковой всех современных пресмыкающихся.

Из особенностей периферической кровеносной системы млекопитающих отметим полное отсутствие воротной системы почек. Кровь от задних конечностей и хвоста поступает сразу в заднюю полую вену.

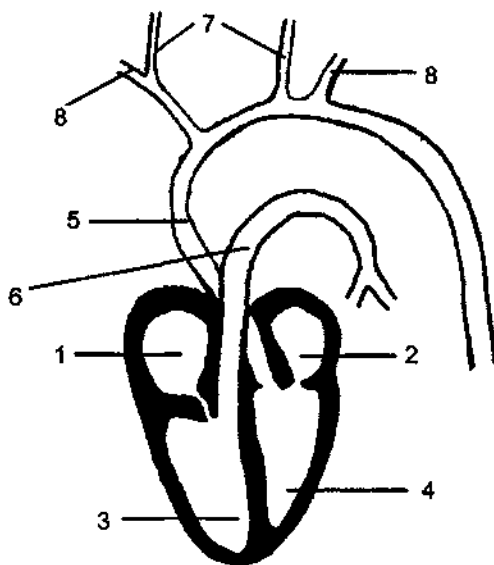


Рис. 20. Схема строения сердца млекопитающих с основными артериями: 1 — правое предсердие; 2 — левое предсердие; 3 — правый желудочек; 4 — левый желудочек; 5 — дуга аорты (левая); 6 — легочная артерия; 7 — сонные артерии; 8 — подключичные артерии

Другая интересная особенность — у некоторых млекопитающих сохраняются задние кардинальные вены, хотя и очень слабо развитые. Как вы помните, задние кардинальные вены были только у рыб, а уже у части амфибий их нет, а есть непарная задняя полая вена. Получается, что млекопитающие сохранили очень древнюю и примитивную особенность своих предков! Это подтверждает их происхождение от группы довольно примитивных рептилий.

У млекопитающих очень интересные эритроциты. Помните, что это клетки крови, переносящие кислород? У млекопитающих они не имеют ядра! Ядро необходимо клетке для жизни, поэтому безъядерные эритроциты млекопитающих — это, по сути, умирающие клетки! И действительно, у млекопитающих по сравнению с рептилиями срок жизни эритроцитов совсем невелик. Почему же выгодно иметь такие элементы крови? Эритроциты, лишенные ядра, эффективнее переносят кислород, поскольку в них больше гемоглобина. Кроме того, сами эритроциты расходуют кислорода гораздо меньше. Таким образом, интенсивность газообмена возрастает.

Приложение

Классификация Типа Хордовые

- Подтип Бесчерепные
 - Класс Головохордовые
- Подтип Оболочники
 - Класс Асцидии
 - Класс Сальпы
 - Класс Аппендикулярии
- Подтип Позвоночные
 - Раздел Бесчелюстные
 - Класс *Двухноздревые**
 - Класс *Одноноздревые*
 - Класс Круглоротые
 - Раздел Челюстноротые
 - Первичноводные
 - Надкласс Рыбы
 - Класс *Панцирные рыбы*
 - Класс *Акантодии*
 - Класс Хрящевые рыбы
 - Класс Костные рыбы
 - Надкласс Четвероногие
 - Класс Земноводные, или Амфибии
 - Первичноназемные
 - Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии
 - Класс Птицы
 - Класс Млекопитающие, или Звери

* Курсивом выделены вымершие классы

Рекомендуемая литература

- Глаголев СМ., Бвркинблит М.Б.* Биология: Протисты и животные. Учебные материалы для учащихся V11A/111 классов. — В 2-х т. — Т.2 — М.: МИРОС, 1997.
- Грин И., Стаут У., Тейлор Д.* Биология. — В 3-х т. — М.: Мир, 2002.
- Дзержинский Ф.Я.* Сравнительная анатомия позвоночных. — М.: Аспект-Пресс, 2005.
- Жизнь животных.* — Под ред. Т.С. Расса. — В 7-ми т. — Тт. 4-7. — М.: Просвещение, 1983-1988.
- Кемп П., Арме К.* Введение в биологию. — М.: Мир, 1988.
- Левушкин СИ., Шилов И.А.* Общая зоология. — М.: Высшая школа, 1994.
- Наумов Н.П., Карташов Н.Н.* Зоология позвоночных. — В 2-х т. — М.: Высшая школа, 1979.
- Ромер А., Парсонс Т.* Анатомия позвоночных. — В 3-х т. — М.: Мир, 1992.
- Сравнительная физиология животных.* — Под ред. Л. Проссера. — В 3-х т. — М.: Мир, 1977-1978.
- УэстДж.* Физиология дыхания: Основы. — М.: Мир, 1988.
- Шмидт-Ниельсен К.* Как работает организм животного. — М.: Мир, 1976.
- Эккерт Р., Рэндэлл Д., Огастин Дж.* Физиология животных: Механизмы и адаптации. — В 2-х т. — М.: Мир, 1992.

Оглавление

1. Введение.....	3
2. Оболочники.....	5
3. Бесчерепные.....	7
4. Круглоротые.....	11
5. Хрящевые рыбы.....	15
6. Костные рыбы.....	19
7. Особенности дыхания водных позвоночных.....	23
8. Амфибии.....	27
9. Пресмыкающиеся.....	36
10. Птицы.....	41
11. Млекопитающие.....	45
Приложение.Классификация Типа Хордовые.....	49
Рекомендуемая литература.....	50

Учебное пособие

ЗЕЛЕНКОВ Никита Владимирович

ДЫХАНИЕ И КРОВООБРАЩЕНИЕ ХОРДОВЫХ

Редактор - *А.В. Жердев*

Подготовка оригинал-макета - *Н.П. Маркелова*

Открытый Лицей

«ВСЕРОССИЙСКАЯ ЗАОЧНАЯ МНОГОПРЕДМЕТНАЯ ШКОЛА»
при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова

119234, Москва, Воробьевы горы,
МГУ, ОЛ ВЗМШ, Биологическое отделение

Напечатано с готового оригинал-макета

Издательство ООО "МАКС Пресс"

Лицензия ИД N 00510 от 01.12.99 г.

Подписано к печати 05.09.2005 г.

Формат 60x90/16. Усл.печ.л. 3,25. Тираж 600 экз. Заказ 522.

Тел. 939-3890, 939-3891. Тел./факс 939-3891.

119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы, МГУ им. М.В. Ломоносова,
2-й учебный корпус, 627 к.