

Подписано электронной подписью:
Вержицкий Данил Григорьевич
Должность: Директор КГПИ ФГБОУ ВО «КемГУ»
Дата и время: 2024-02-21 00:00:00
471086fad29a3b30e244c728abc3661ab35c9d50210dcf0e75e03a5b6fdf6436
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Кемеровский государственный университет»
Новокузнецкий институт (филиал)
Кафедра естественнонаучных дисциплин

Михайлова Н.Н., Горохова Л.Г..

Эволюционная физиология

*Методические указания к лекционному курсу по дисциплине
для обучающихся по направлению подготовки
44.03.05 Педагогическое образование (с двумя профилями подготовки)*

***Новокузнецк
2020г***

УДК 575.87
ББК 28.027
М 45

Михайлова Н.Н., Горохова Л.Г.

Методические указания к лекционным занятиям по дисциплине «Эволюционная физиология» для бакалавров, обучающихся по направлению подготовки 44.03.05 Педагогическое образование (с двумя профилями подготовки) / Н.Н. Михайлова, Л.Г. Горохова; Новокузнец. ин-т. (фил.) Кемеров. гос. ун-та. – Новокузнецк: НФИ КемГУ, 2020 - 51с.

В настоящих методических указаниях для студентов-бакалавров направления подготовки 44.03.05 Педагогическое образование (с двумя профилями подготовки) представлены методические материалы по работе на лекциях при изучении дисциплины «Эволюционная физиология»: темы лекционных занятий, вопросы для самопроверки и др. для усвоения лекционного материала.

Рекомендовано
на заседании кафедры
естественнонаучных дисциплин
27 августа 2020г.

и.о. заведующего кафедрой



А.Г. Жукова

Утверждено
методической комиссией факультета
физической культуры, естествознания и
природопользования
« 05 » октября 2020г.

Председатель комиссии



Н.Т. Егорова

УДК 575.87
ББК 28.027
М 45

© Михайлова Н.Н., Горохова Л.Г.
© Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Кемеровский государственный университет»
Новокузнецкий институт (филиал), 2020

Текст представлен в авторской редакции

Оглавление

Пояснительная записка	4
1 Методические указания обучающимся по подготовке к лекциям	5
2 Методические указания обучающимся по слушанию лекции	5
3 Методические указания обучающимся по конспектированию лекции	6
4 Методические указания по доработке конспекта лекции обучающимся	7
5 Планы лекций по учебной дисциплине «Эволюционная физиология» с методическими указаниями для обучающихся	8
6 Методические указания обучающимся по работе с учебной литературой после лекции	12
7 Список рекомендуемой учебной литературы по дисциплине «Эволюционная физиология»	13
Приложение. Примеры лекций по курсу «Эволюционная физиология»	14
Лекция: Филогенез нервной системы и нервной регуляции	14
Лекция: Филогенез эндокринной системы и гормональной регуляции	20
Лекция: Филогенетическое развитие метаболических процессов	23

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Методические указания по изучению дисциплины «Эволюционная физиология» подготовлены на основе Федерального государственного образовательного стандарта высшего образования, в соответствии с учебными планами направлений подготовки 44.03.05 «Педагогическое образование (с двумя профилями подготовки)» и рабочей учебной программы по предмету.

Профессиональная подготовка по учебной дисциплине «Эволюционная физиология» предполагает усвоение обучающимися сведений с учетом новых педагогических тенденций, обозначившихся в последнее время в сфере образования.

При отборе материала учитывается, что эволюционное и физиологическое образование является элементом общей культуры и одной из составляющих подготовки будущего учителя биологии. Содержательное наполнение дисциплины направлено на формирование научного мировоззрения и создание единой научной картины окружающего органического мира; обусловлено кругом задач, которые рассматриваются в дисциплинах естественно - научного цикла, и необходимостью установления внутрипредметных и межпредметных связей общебиологических дисциплин. Эволюционная физиология имеет тесную связь с такими разделами биологических дисциплин, как цитология, гистология, анатомия, общая физиология, антропология, эмбриология, сравнительная анатомия, биохимия, эволюционное учение и генетика

Цель дисциплины: формирование понятий и представлений о биологических законах развития, функционирования, уровней организации живого организма и его систем с позиции эволюционного развития органического мира.

Задачи дисциплины:

- сформировать у студентов понимание значимости эволюционной физиологии в естественнонаучном образовании будущего учителя биологии;
- определение места человека в биологической истории и филогенетических взаимосвязях;
- ознакомить студентов с системой понятий, используемых для изучения закономерностей жизнедеятельности человека и высших животных с точки зрения их эволюционного развития;
- сформировать навыки и умения использования в будущей профессиональной деятельности знаний по эволюционной физиологии человека и животных.

Настоящие методические указания составлены на основе рабочей программы по эволюционной физиологии для бакалавров, обучающихся по профилям «Биология и география» и «Биология и Химия», направлен на оказание помощи студентам и преподавателям в организации и обеспечении наиболее рационального унифицированного подхода к изучению и преподаванию дисциплины.

В учебном пособии представлены методические разработки для студентов, содержащие материалы по организации учебной деятельности студентов (включая основные разделы рабочей программы по учебной дисциплине), а также план проведения лекционных занятий. Отражена цель обучения, перечень необходимых знаний и умений.

Лекция считается традиционно ведущей формой организации обучения в высшем учебном заведении. Она представляет собой систематическое, последовательное, монологическое изложение преподавателем-лектором учебного материала по какой-либо теме (проблеме), как правило, теоретического характера.

Цель лекции – способствовать организации целенаправленной познавательной деятельности студентов по овладению программным материалом учебной дисциплины.

Чтение курса лекций позволяет дать связанное, последовательное изложение материала в соответствии с новейшими данными науки, сообщить обучающимся основное содержание предмета в целостном, систематизированном виде. В ряде случаев лекция выполняет функцию основного источника информации: при отсутствии учебников и учебных пособий, чаще по новым курсам; в случае, когда новые научные данные по той или иной теме не нашли отражения в учебниках; отдельные разделы и темы очень сложны для самостоятельного изучения. В таких случаях только лектор может методически помочь студентам в освоении сложного материала.

Задачи лекции заключаются в обеспечении формирования системы знаний по учебной дисциплине, в умении аргументировано излагать научный материал, в формировании профес-

сионального кругозора и общей культуры, в отражении еще не получивших освещения в учебной литературе новых достижений науки, в оптимизации других форм организации учебного процесса.

Функции лекции, информационная, мотивационная, ориентировочная, воспитательная, реализуются в изложении системы знаний, в формировании познавательного интереса к содержательной стороне учебного материала и профессиональной мотивации обучающегося, в обеспечении основ для дальнейшего усвоения учебного материала, в формировании сознательного отношения к процессу обучения, стремления к самостоятельной работе и всестороннему овладению специальностью, в развитии интереса к учебным дисциплинам.

1. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ОБУЧАЮЩИМСЯ ПО ПОДГОТОВКЕ К ЛЕКЦИЯМ

При подготовке к лекционным занятиям обучающимся важно соблюдать следующие правила:

- приобрести общую тетрадь, в которой будут вестись записи лекций по конкретной учебной дисциплине;
- перед каждой лекцией просматривать рабочую программу дисциплины, что позволит сэкономить время на записывание темы лекции, ее основных вопросов, рекомендуемой литературы;
- на отдельные лекции приносить соответствующий материал на бумажных носителях, представленный лектором на портале или присланный на «электронный почтовый ящик группы» (таблицы, графики, схемы); данный материал будет охарактеризован, прокомментирован, дополнен непосредственно на лекции;
- перед очередной лекцией необходимо просмотреть по конспекту материал предыдущей лекции; при затруднениях в его восприятии следует обратиться к основной учебной литературе; если разобраться в материале опять не удалось, то необходимо обратиться к преподавателю;
- студенты, присутствующие на лекционном занятии, обязаны не только внимательно слушать преподавателя кафедры, но и конспектировать излагаемый им материал;
- студенту, пропустившему лекционное занятие (независимо от причин), рекомендуется не позже чем в 10-дневный срок явиться на консультацию к преподавателю и отчитаться по теме, изучавшейся на лекции.

2. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ОБУЧАЮЩИМСЯ ПО СЛУШАНИЮ ЛЕКЦИИ

Внимательное слушание лекций предполагает интенсивную умственную деятельность обучающегося. В процессе слушания студент должен разобраться в том, что излагает преподаватель; обдумать сказанное им; связать новое с тем, что ему уже известно по данной теме из предыдущих лекций, прочитанной учебной и научной литературы.

Слушая лекции, надо стремиться понять цель и логическую последовательность изложения, уловить ход мыслей лектора. Таким образом, первая и важнейшая задача при слушании лекции - *осмысление излагаемого в ней материала*. Для этого нужно слушать лекцию с самого начала, не упуская общих, ориентирующих в материале рассуждений и установок лектора. То, что действительно внимательно прослушано, продумано и записано на лекциях, становится достоянием студента, входит в его образовательный фонд.

Осмысленно слушать лекцию помогают следующие рекомендации.

1. *Необходимо психологически подготовиться к процессу восприятия новой информации*. Если у вас будет положительный настрой на данное выступление, то вы сможете услышать много полезной информации, которая расширит ваш кругозор. В любом сообщении всегда присутствует информация, которая сможет пригодиться. Важным аспектом умения эффективно слушать является анализ и сортировка услышанной информации, а также собственных представлений о ней. Как услышанное соотносится с тем, что мне уже известно? Что из сказанного я

могу применить? Где это может быть использовано? В каких ситуациях данная информация может мне пригодиться?

2. *Выделять на слух основные положения лекции.* Для этого необходимо обращать внимание на стандартные приемы построения любого выступления, в том числе лекции: формулировка темы и плана лекции, вводные фразы, которые используются для перехода к новым положениям, «мостики» от одного предмета обсуждения к другому, примеры, словесные иллюстрации, выводы, заключения, рекомендации по применению материала.

3. *Не отвлекаться на внешние обстоятельства.* Сядьте там, где вам будет видно и слышно лектора, где вас не будут отвлекать. Нужно сконцентрировать свое внимание, и тогда все шумы и помехи не будут вам мешать. Восприятие содержания гораздо важнее, чем оценка внешности говорящего, поэтому не позволяйте себе реагировать на манеру речи, голос, внешний вид выступающего. Старайтесь не поддаваться унынию и внутренне не сопротивляйтесь самому трудному материалу.

4. *Использовать разнообразные способы конспектирования лекционного материала.* Чтобы улучшить свои способности усваивать и запоминать материал, нужно владеть разными способами конспектирования и ведения кратких записей основных положений лекции.

5. *Регулярно практиковаться в совершенствовании своего умения слушать.* Приобретайте опыт в процессе слушания сложной информации, требующей максимального умственного напряжения. Убедите себя в том, что ваше умение слушать постоянно улучшается и становится вашей отличительной особенностью.

3. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ОБУЧАЮЩИМСЯ ПО КОНСПЕКТИРОВАНИЮ ЛЕКЦИИ

Конспектирование лекций – сложный вид вузовской аудиторной работы, предполагающий интенсивную умственную деятельность студента.

Конспект является полезным тогда, когда он оформляется самим обучающимся. Запись лекции должна вестись четко, разборчиво, аккуратно, чтобы в ходе последующей работы с конспектом можно было им воспользоваться.

Структура записи конспекта должна отражать структуру содержания излагаемого лектором материала.

Конспект лучше подразделять на параграфы, пункты, подпункты, соблюдая красную строку. Этому в большой степени будут способствовать вопросы плана лекции, предложенные преподавателем.

Важно правильно выбрать момент записи. Записывать основное содержание услышанного надо тогда, когда лектор, изложив очередной, сравнительно небольшой по объему и законченный по смыслу раздел лекции, переходит к новому разделу. В процессе этого перехода, когда лектор произносит связующие фразы или дает дополнительные комментарии к прочитанному разделу, запись может быть осуществлена наиболее удачно, без ущерба для слушания и дальнейшего понимания лекции.

Следует обращать внимание на акценты, выводы, которые делает выступающий, отмечая наиболее важные моменты в лекционном материале замечаниями «важно», «хорошо запомнить» и т.п., выделяя их и с помощью разноцветных маркеров или ручек, подчеркивая термины и определения. Такие записи представляют своего рода модели осмысленно переработанной информации и оказывают существенную помощь в процессе слушания лекции, облегчают запоминание и особенно воспроизведение учебного материала.

В процессе конспектирования лекции на полях целесообразно записывать возникающие по ходу изложения материала свои мысли, вопросы, оценку тех или иных событий, научно-теоретических положений.

Не надо стремиться записать дословно всю лекцию. Целесообразно сначала понять основную мысль, излагаемую лектором, а затем записать ее. Желательно запись осуществлять на одной странице листа или оставляя поля, на которых позднее, при самостоятельной работе с конспектом, можно сделать дополнительные записи, отметить непонятные места.

Целесообразно разработать собственную систему сокращений, аббревиатур и символов, условных обозначений, подчеркивания, терминов, кроме общепринятых; разработать собственную «маркографию». Например: ! - важно; !!! - очень важно; ? - под вопросом; NB - обратить внимание; R - запомнить; C - скопировать и т. д.

В процессе дальнейшей работы по курсу конспект надо дополнять, дописывать, возвращаясь к нему по мере ознакомления с литературой, учебниками, материалами практических/семинарских занятий, производственной практики. Переписывать конспект с черновика на белое нецелесообразно.

Работая над конспектом лекций, всегда необходимо использовать не только учебник, но и ту учебную литературу, которую дополнительно рекомендовал преподаватель. Именно такая серьезная, кропотливая работа с текстом лекции позволит глубоко овладеть теоретическим материалом.

Правила ведения конспекта лекции:

1. Запись лекций делается в тетради на одной стороне каждого листа или на двух сторонах листа, но с оставлением широких полей — для внесения дополнительных данных.
2. Необходимо четко выделять (фломастерами или цветными карандашами) главы и разделы, подчеркивать основные мысли, даты, имена, определения, части рисунка.
3. На последней странице тетради следует сделать оглавление с указанием названий тем лекций и страниц, для чего страницы конспекта пронумеровать.
4. В конце конспекта лекций полезно поместить терминологический словарь.
5. При записи цитат нет необходимости записывать их дословно, но на полях нужно сделать ссылку на источник.

4. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО ДОРАБОТКЕ КОНСПЕКТА ЛЕКЦИИ ОБУЧАЮЩИМСЯ

После прослушивания лекций необходимо систематически работать над их конспектами, так как процесс забывания особенно интенсивно происходит в первый период после усвоения (заучивания); это одна из закономерностей человеческой памяти. Записи лекций следует периодически перечитывать, выправлять текст, делать дополнения, размечать цветом то, что должно быть глубоко и прочно закреплено в памяти.

Первый просмотр конспекта рекомендуется сделать вечером того дня, когда была прослушана лекция (предварительно вспомнить, о чем шла речь, и просмотреть записи). Доработать его, пока материал еще легко воспроизводим в памяти (через 10 часов после лекции в памяти остается не более 30-40 % материала). С целью доработки необходимо прочитать записи, восстановить текст в памяти, а также исправить описки, расшифровать не принятые ранее сокращения, заполнить пропущенные места, понять текст, вникнуть в его смысл. В ходе доработки конспекта углубляются, расширяются и закрепляются знания, а также дополняется, исправляется и совершенствуется сам конспект.

Затем вновь просмотреть конспект через 3-4 дня. Времени на такую работу уходит немного, но результаты обычно бывают эффективными: студент основательно и глубоко овладевает материалом и к сессии приходит хорошо подготовленным. Непременным условием глубокого усвоения учебного материала является знание основ, на которых строится изложение материала. Обычно преподаватель напоминает, какой ранее изученный материал и в какой степени требуется подготовить к очередному занятию. Обращение к ранее изученному материалу не только помогает восстановить в памяти известные положения, выводы, но и приводит разрозненные знания в систему, углубляет и расширяет их. Каждый возврат к старому материалу позволяет найти в нем что-то новое, переосмыслить его с иных позиций, определить для него наиболее подходящее место в уже имеющейся системе знаний.

Работая над конспектом лекций, всегда следует использовать не только учебную литературу, но и те источники, которые дополнительно рекомендовал лектор. Только такая серьезная, кропотливая работа с лекционным материалом позволит каждому студенту овладеть прочными знаниями и развить в себе научные и творческие задатки, способности.

5. ПЛАНЫ ЛЕКЦИЙ ПО УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ «Эволюционная физиология» С МЕТОДИЧЕСКИМИ УКАЗАНИЯМИ ДЛЯ ОБУЧАЮЩИХСЯ

Раздел 1. Введение. Основные понятия эволюционной физиологии. 2 часа

Лекция 1.

Тема лекции: Введение. Основные понятия эволюционной физиологии.

Ключевые понятия: эволюционная физиология, аналогия и гомология органов

Цель лекции: познакомить студентов с основными понятиями эволюционной физиологии

Вид лекции: вводно-установочная

План лекции:

1. Задачи и основные понятия эволюционной физиологии.
2. Место эволюционной физиологии в системе биологических дисциплин.
3. Физиологическая аналогия и гомология органов.
4. Гомеостаз и уровни организации жизни.
5. Основные принципы гомеостаза.
6. Основные компоненты, условия и уровни поддержания физиологического гомеостаза.

Форма экспресс-контроля на лекции: В ходе лекции сформулируйте, запишите в тетради и задайте вопрос лектору по содержанию лекции.

Методические указания обучающимся по работе с лекционным материалом: Внимательное слушание и конспектирование лекций стимулирует интенсивную умственную деятельность студента. Самостоятельное ведение кратких записей лекций помогают усвоить учебный материал. Не следует стремиться записать дословно всю лекцию, такое конспектирование не эффективно. Запись лекций рекомендуется вести по возможности собственными формулировками, оставлять место для проработки учебного материала самостоятельно в домашних условиях. Желательно конспект лекции подразделять на пункты, параграфы, соблюдая красную строку. Принципиальные места, определения, формулы и др. следует сопровождать замечаниями «важно», «особо важно», «хорошо запомнить» и т.п., либо использовать маркеры. При работе над конспектом лекций следует использовать не только учебник, но и рекомендованные педагогом источники, сайты. Такая серьезная, кропотливая работа с лекционным материалом позволит глубоко овладеть знаниями.

Сравнительная физиология (эволюционная физиология) – изучает функции органов и систем у различных групп животных в зависимости от их положения в филогенетическом ряду, выявляя общие принципы функциональной организации, которые формировались в процессе эволюции органического мира. Данная отрасль общей физиологии изучает механизмы, посредством которых различные организмы осуществляют одинаковые функции. Порой, генетически несходные организмы проявляют удивительное сходство своих функциональных характеристик и реакций, в то же время, близкородственные животные часто реагируют на факторы среды весьма различно. Важной задачей сравнительной физиологии является определение места человека в биологической истории и филогенетических взаимосвязях.

Физиологические особенности любой группы животных отражают её эволюционную историю, поэтому специалисты по филогении основываются, прежде всего, на палеонтологических данных, таксономии и сравнительной морфологии. Для сравнительной физиологии наиболее важное значение имеет изучение функциональных аналогий и гомологий и их соответствие с морфологическими данными о родстве тех или иных групп животных.

Гомология – является следствием общности генофонда, имевшейся в древности, и прослеживается главным образом как на молекулярном уровне (структура белка, липидов), так и на уровне органов. Понятием физиологической гомологии пользуются, когда говорят о функциях генетически родственных систем (или ферментов), выполняющих общую функцию (например, натриевый насос в разных органах или родопсин в глазах различных животных).

Физиологическая **аналогия** – являет собой эволюционную конвергенцию или сходство выполнения определённой функции с помощью различных, не связанных между собой средств

(например, использование разными животными различных металлопротеидов для транспорта кислорода).

Сравнительная физиология использует таксономические единицы от подвида до типа, поэтому необходимо знание родственных отношений, существующих между различными организмами, и пути их формирования (филогенетическое древо животного царства). Изучением этого вопроса занимается отдельная самостоятельная наука – зоология и теория эволюции.

Раздел 2. Уровни организации, усложнение организации физиологических процессов и механизмов взаимодействия организмов с окружающей средой. 2 часа

Лекция 2.

Тема лекции: Уровни организации, усложнение организации физиологических процессов и механизмов взаимодействия организмов с окружающей средой.

Ключевые понятия: функциональная система, саморегуляция,

Цель лекции: дать понятие об уровнях организации организма и о функциональной системе по П.К. Анохину.

Вид лекции: лекция-визуализация

План лекции:

1. Понятие об организме и уровнях организации.
2. Основные свойства организма.
3. Понятие о скелете и его функциях.
4. Понятие функциональной системы по П.К. Анохину.
5. Системный принцип регуляции физиологических функций.

Форма экспресс-контроля на лекции: В ходе лекции сформулируйте, запишите в тетради и задайте вопрос лектору по содержанию лекции.

Методические указания обучающимся по работе с лекционным материалом: Внимательное слушание и конспектирование лекций стимулирует интенсивную умственную деятельность студента. Самостоятельное ведение кратких записей лекций помогают усвоить учебный материал. Не следует стремиться записать дословно всю лекцию, такое конспектирование не эффективно. Запись лекций рекомендуется вести по возможности собственными формулировками, оставлять место для проработки учебного материала самостоятельно в домашних условиях. Желательно конспект лекции подразделять на пункты, параграфы, соблюдая красную строку. Принципиальные места, определения, формулы и др. следует сопровождать замечаниями «важно», «особо важно», «хорошо запомнить» и т.п., либо использовать маркеры. При работе над конспектом лекций следует использовать не только учебник, но и рекомендованные педагогом источники, сайты. Такая серьезная, кропотливая работа с лекционным материалом позволит глубоко овладеть знаниями.

Раздел 3. Филогенетическое развитие органов и систем. Эволюция органов чувств (анализаторов). 2 часа

Лекция 3.

Тема лекции: Филогенетическое развитие органов и систем. Эволюция органов чувств (анализаторов).

Ключевые понятия: филогенез, эволюция, развитие, эволюция рецепции

Цель лекции: познакомить студентов с основными этапами филогенетического развития органов и систем.

Вид лекции: программная

План лекции:

1. Филогенетическое развитие органов и систем: нервной, эндокринной, опорно-двигательной.
2. Филогенетическое развитие органов и систем: кровеносной, сердечно-сосудистой, пищеварительной, выделительной, репродуктивной.
3. Филогенез нервной системы и нервной регуляции.
4. Эволюция нервной системы.

5. Развитие сознания в филогенезе. Эволюция рецепции.

Форма экспресс-контроля на лекции: В ходе лекции сформулируйте, запишите в тетради и задайте вопрос лектору по содержанию лекции.

Методические указания обучающимся по работе с лекционным материалом: Внимательное слушание и конспектирование лекций стимулирует интенсивную умственную деятельность студента. Самостоятельное ведение кратких записей лекций помогают усвоить учебный материал. Не следует стремиться записать дословно всю лекцию, такое конспектирование не эффективно. Запись лекций рекомендуется вести по возможности собственными формулировками, оставлять место для проработки учебного материала самостоятельно в домашних условиях. Желательно конспект лекции подразделять на пункты, параграфы, соблюдая красную строку. Принципиальные места, определения, формулы и др. следует сопровождать замечаниями «важно», «особо важно», «хорошо запомнить» и т.п., либо использовать маркеры. При работе над конспектом лекций следует использовать не только учебник, но и рекомендованные педагогом источники, сайты. Такая серьезная, кропотливая работа с лекционным материалом позволит глубоко овладеть знаниями.

Раздел 4. Особенности регуляторных и обменных процессов у организмов различного уровня организации. 2 часа

Лекция 4.

Тема лекции: Особенности регуляторных и обменных процессов у организмов различного уровня организации.

Ключевые понятия: креаторная регуляция, гуморальная регуляция, гормональная регуляция, стресс-реакция

Цель лекции: систематизировать знания об особенностях регуляторных и обменных процессов у организмов различного уровня организации.

Вид лекции: лекция-визуализация

План лекции:

1. Филогенез эндокринной системы и гормональной регуляции.
2. Креаторный, гуморальный, гормональный типы регуляции.
3. Значение нервно-гуморальной регуляции в обеспечении жизнедеятельности организма.
4. Нейросекреторная система и реакция на стресс беспозвоночных.
5. Нейросекреторные системы позвоночных (каудальная нейросекреторная система; гипоталамо-гипофизарно-адренокортикальная система).

Форма экспресс-контроля на лекции: Задай вопрос лектору по теме. Терминологический диктант по теме.

Методические указания обучающимся по работе с лекционным материалом: Внимательное слушание и конспектирование лекций стимулирует интенсивную умственную деятельность студента. Самостоятельное ведение кратких записей лекций помогают усвоить учебный материал. Не следует стремиться записать дословно всю лекцию, такое конспектирование не эффективно. Запись лекций рекомендуется вести по возможности собственными формулировками, оставлять место для проработки учебного материала самостоятельно в домашних условиях. Желательно конспект лекции подразделять на пункты, параграфы, соблюдая красную строку. Принципиальные места, определения, формулы и др. следует сопровождать замечаниями «важно», «особо важно», «хорошо запомнить» и т.п., либо использовать маркеры. При работе над конспектом лекций следует использовать не только учебник, но и рекомендованные педагогом источники, сайты. Такая серьезная, кропотливая работа с лекционным материалом позволит глубоко овладеть знаниями.

Раздел 5. Становление, развитие и усложнение иммунной системы в онтогенезе и филогенезе. 2 часа

Лекция 5.

Тема лекции: Иммуитет – контролирующий фактор прогрессивной эволюции.

Ключевые понятия: иммуитет, Т- и В- системы иммуитета

Цель лекции: познакомить студентов с основными этапами становления, развития и усложнения иммунной системы в онтогенезе и филогенезе.

Вид лекции: программная

План лекции:

1. Иммунитет – контролирующий фактор прогрессивной эволюции.
2. Эволюция Т- и В- системы иммунитета.
3. Роль иммунитета в эволюции.
4. Становление, развитие и усложнение иммунной системы в онтогенезе и филогенезе.

Форма экспресс-контроля на лекции: контрольный срез.

Методические указания обучающимся по работе с лекционным материалом: Внимательное слушание и конспектирование лекций стимулирует интенсивную умственную деятельность студента. Самостоятельное ведение кратких записей лекций помогают усвоить учебный материал. Не следует стремиться записать дословно всю лекцию, такое конспектирование не эффективно. Запись лекций рекомендуется вести по возможности собственными формулировками, оставлять место для проработки учебного материала самостоятельно в домашних условиях. Желательно конспект лекции подразделять на пункты, параграфы, соблюдая красную строку. Принципиальные места, определения, формулы и др. следует сопровождать замечаниями «важно», «особо важно», «хорошо запомнить» и т.п., либо использовать маркеры. При работе над конспектом лекций следует использовать не только учебник, но и рекомендованные педагогом источники, сайты. Такая серьезная, кропотливая работа с лекционным материалом позволит глубоко овладеть знаниями.

Раздел 6. Поведение как фактор эволюции. 2 часа

Лекция 6.

Тема лекции: Эволюция форм поведения.

Ключевые понятия: формы поведения, инстинкты

Цель лекции: познакомить студентов с основами эволюции форм поведения

Вид лекции: программная

План лекции:

1. Поведение как фактор эволюции.
2. Поведение в эволюции вида и популяции.
3. Поведение и репродуктивная изоляция.
4. Поведение и генетическое разнообразие популяции.
5. Поведение животных и современная этология.
6. Инстинкты — сложнорефлекторные комплексы.
7. Общие типы ВНД животных и человека.

Форма экспресс-контроля на лекции: опрос.

Методические указания обучающимся по работе с лекционным материалом: Внимательное слушание и конспектирование лекций стимулирует интенсивную умственную деятельность студента. Самостоятельное ведение кратких записей лекций помогают усвоить учебный материал. Не следует стремиться записать дословно всю лекцию, такое конспектирование не эффективно. Запись лекций рекомендуется вести по возможности собственными формулировками, оставлять место для проработки учебного материала самостоятельно в домашних условиях. Желательно конспект лекции подразделять на пункты, параграфы, соблюдая красную строку. Принципиальные места, определения, формулы и др. следует сопровождать замечаниями «важно», «особо важно», «хорошо запомнить» и т.п., либо использовать маркеры. При работе над конспектом лекций следует использовать не только учебник, но и рекомендованные педагогом источники, сайты. Такая серьезная, кропотливая работа с лекционным материалом позволит глубоко овладеть знаниями.

Раздел 7. Совершенствование функциональных систем в процессе филогенеза. 2 часа

Лекция 7.

Тема лекции: Механизмы адаптации организма к условиям обитания в зависимости от

уровня его организации.

Ключевые понятия: адаптация, резистентность, аллогенез, идиоадаптация, арогенез, дегенерация, регресс

Цель лекции: познакомить студентов с принципами формирования механизмов адаптации организма к условиям обитания в зависимости от уровня его организации

Вид лекции: программная

План лекции:

1. Адаптация к действию низкой температуры.
2. Адаптация к действию высокой температуры.
3. Адаптация к режиму двигательной активности. Повышенная активность. Пониженная активность.
4. Адаптация к гипоксии. Адаптация к невесомости.
5. Направление эволюции живых организмов.

Форма экспресс-контроля на лекции: контрольный опрос.

Методические указания обучающимся по работе с лекционным материалом: Внимательное слушание и конспектирование лекций стимулирует интенсивную умственную деятельность студента. Самостоятельное ведение кратких записей лекций помогают усвоить учебный материал. Не следует стремиться записать дословно всю лекцию, такое конспектирование не эффективно. Запись лекций рекомендуется вести по возможности собственными формулировками, оставлять место для проработки учебного материала самостоятельно в домашних условиях. Желательно конспект лекции подразделять на пункты, параграфы, соблюдая красную строку. Принципиальные места, определения, формулы и др. следует сопровождать замечаниями «важно», «особо важно», «хорошо запомнить» и т.п., либо использовать маркеры. При работе над конспектом лекций следует использовать не только учебник, но и рекомендованные педагогом источники, сайты. Такая серьезная, кропотливая работа с лекционным материалом позволит глубоко овладеть знаниями.

6. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ОБУЧАЮЩИМСЯ ПО РАБОТЕ С УЧЕБНОЙ ЛИТЕРАТУРОЙ ПОСЛЕ ЛЕКЦИИ

Работу с учебной литературой после лекции целесообразно начать с изучения общих работ по теме, а также учебников и учебных пособий, рекомендованных лектором. Далее следует перейти к анализу монографий и статей, рассматривающих отдельные аспекты проблем, изучаемых в рамках курса, а также официальных материалов и неопубликованных документов (научно-исследовательские работы, диссертации), в которых могут содержаться основные вопросы изучаемой проблемы.

Работу с источниками надо начинать с ознакомительного чтения, т.е. просмотреть текст, выделяя карандашом его структурные единицы. При ознакомительном чтении закладками отмечаются те страницы, которые требуют более внимательного изучения.

В зависимости от результатов ознакомительного чтения выбирается дальнейший способ работы с источником. Если для разрешения поставленной задачи требуется изучение некоторых фрагментов текста, то используется метод выборочного чтения. Если в книге нет подробного оглавления, следует обратить внимание ученика на предметные и именные указатели.

Избранные фрагменты или весь текст (если он целиком имеет отношение к теме) требуют вдумчивого, неторопливого чтения с «мысленной проработкой» материала. Такое чтение предполагает выделение: 1) главного в тексте; 2) основных аргументов; 3) выводов. Особое внимание следует обратить на то, вытекает ли тезис из аргументов или нет.

Необходимо также проанализировать, какие из утверждений автора носят проблематичный, гипотетический характер.

Умение работать с текстом приходит постепенно. Наилучший способ научиться выделять главное в тексте, определять проблематичный характер утверждений, давать оценку авторской позиции – это сравнительное чтение, в ходе которого происходит знакомство с различными

ми мнениями по одному и тому же вопросу, сравнивается весомость и доказательность аргументов сторон и делается вывод о наибольшей убедительности той или иной позиции.

Если в учебной литературе встречаются разные точки зрения по тому или иному вопросу из-за сложности прошедших событий и правовых явлений, нельзя их отвергать, не разобравшись. При наличии расхождений между авторами необходимо найти рациональное зерно у каждого из них, что позволит глубже усвоить предмет изучения и более критично оценивать изучаемые вопросы. Знакомясь с особыми позициями авторов, нужно определять их схожие суждения, аргументы, выводы, а затем сравнивать их между собой и применять из них ту, которая более убедительна.

Следующим этапом работы с учебными источниками является создание конспектов, фиксирующих основные тезисы и аргументы. Можно делать записи на отдельных листах, которые потом легко систематизировать по конкретным темам изучаемого курса. Другой способ – это ведение тематических тетрадей-конспектов по одной какой-либо теме. Большие специальные работы монографического характера целесообразно конспектировать в отдельных тетрадях. Здесь важно вспомнить, что конспекты пишутся на одной стороне листа, с полями и достаточным для исправления и ремарок межстрочным расстоянием (эти правила соблюдаются для удобства редактирования). Если в конспектах приводятся цитаты, то непременно должно быть дано указание на источник (автор, название, выходные данные, № страницы). Впоследствии эта информация может быть использована при написании текста реферата или другого задания.

Таким образом, при работе с источниками и учебной литературой важно уметь:

- сопоставлять, сравнивать, классифицировать, группировать, систематизировать информацию в соответствии с определенной учебной задачей;
- обобщать полученную информацию, оценивать прослушанное и прочитанное;
- фиксировать основное содержание сообщений; формулировать, устно и письменно, основную идею сообщения; составлять план, формулировать тезисы;
- готовить и презентовать развернутые сообщения типа доклада;
- работать в разных режимах (индивидуально, в паре, в группе), взаимодействуя друг с другом;
- пользоваться реферативными и справочными материалами;
- контролировать свои действия и действия своих товарищей, объективно оценивать свои действия;
- обращаться за помощью, дополнительными разъяснениями к преподавателю, другим студентам;
- пользоваться различными словарями, опорами в тексте (ключевые слова, структура текста, предваряющая информация и др.);
- использовать при говорении и письме синонимичные средства, слова-описания общих понятий, разъяснения, примеры, толкования и др.;
- повторять или перефразировать реплику собеседника в подтверждении понимания его высказывания или вопроса;
- обратиться за помощью к собеседнику (уточнить вопрос, переспросить и др.)

7. СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ УЧЕБНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ ПО ДИСЦИПЛИНЕ

«Эволюционная физиология»

1. Чиркова, Е.Н. Физиология человека и животных: учебное пособие / Е.Н. Чиркова, С.М. Завалеева, Н.Н. Садыкова; Оренбургский государственный университет. – Оренбург: Оренбургский государственный университет, 2017. – 117 с.: ил. – Режим доступа: по подписке. – URL: <http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=481733> (дата обращения: 06.10.2020). – Библиогр. в кн. – ISBN 978-5-7410-1743-2. – Текст: электронный.
2. Добротворская, С.Г. Анатомия и физиология основных систем и органов человека: учебное пособие / С.Г. Добротворская, И.В. Жукова; Казанский национальный исследовательский технологический университет. – Казань: Казанский научно-исследовательский технологический университет (КНИТУ), 2017. – 96 с. : схем., табл., ил. – Режим доступа: по подписке. – URL: <http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=500679> (дата обращения: 06.10.2020). – Биб-

лиопр.: с. 90. – ISBN 978-5-7882-2100-7. – Текст: электронный.

3. Яблоков А.В. Эволюционное учение: Учеб. для биол. спец. Вузов / А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов. – М.: Высш. шк.. - 2004. – 310 с.: ил. Всего –11
4. Ряднов, А. А. Физиология и этология животных: учебное пособие / Ряднов А.А., - 2-е изд., дополненное - Волгоград:Волгоградский ГАУ, 2015. - 196 с. - Текст : электронный. - URL: <https://znaniyum.com/catalog/product/615151> (дата обращения: 06.10.2020). – Режим доступа: по подписке.
5. Сравнительная физиология животных. – Под ред. проф. Л. Проссера. – М. – Мир. – в трёх томах - 1977.
6. Гинецинский А.Г. Об эволюции функций и функциональной эволюции. – М.-Л. – АН СССР. – 1961.
7. Коштойанц Х.С. Основы сравнительной физиологии. – М. –АН СССР. – в двух томах. – 1950-1957.
8. Крепс Е.М. и др. Эволюция функций. Физиологические, биохимические и структурные основы эволюции функций. – М.-Л. – Наука. – 1964.
9. Орбели Л.А. Вопросы эволюционной физиологии. – М.-Л. – Наука. – 1961.
10. Сахаров Д.А. Генеалогия нейронов. – М. – Наука. – 1974.
11. Общий курс физиологии человека и животных – Под ред. проф. Ноздрачёва А.Д. – М. – Высшая школа. – 1991.

Приложение

Примеры лекций по курсу «Эволюционная физиология»

Лекция: Филогенез нервной системы и нервной регуляции

Стимулом для развития, дифференциации и совершенствования систем связи и регуляции явилось появление в процессе эволюции многоклеточных организмов. Конечным результатом филогенетического процесса развития регулирующих систем является обеспечение:

- целостности живого организма,
- оптимального протекания всех жизнеобеспечивающих процессов (обмена веществ, роста, развития и функционирования всех органов и систем),
- адекватного и целесообразного взаимодействия организма с внешним миром.

Основными типами регуляции в процессе эволюции органического мира являются: креаторный, затем гуморальный, далее нервный и самый молодой способ регуляции – гормональный. В основе развития систем регуляции лежит древнейшее свойство клеток – способность к синтезу и секреции биологически активных химических веществ, посредством которых осуществляется взаимосвязь между отдельными клетками, тканями, органами и системами сложного живого организма.

Эволюция нервной системы. Предполагается, что исходной формой нервной системы многоклеточных животных является **диффузная**. На её основе в процессе эволюции у первичноротых получила развитие **узловая** форма нервной системы (например, у насекомых брюшная нервная цепочка с окологлоточными ганглиями), а у вторичноротых сформировалась **трубчатая** (спинная) нервная система (с головным и спинным мозгом).

Основными направлениями эволюционного процесса развития нервной системы и, соответственно, нервной регуляции являются:

- централизация нервных структур,
- цефализация (доминирование развития головного мозга),
- дифференциация всех нервных элементов (увеличение количества нейронов, синапсов, усложнение морфологии нервных клеток за счет миелинизации нервных волокон, формирования униполярных и мультиполярных нейронов из простых веретёнообразных нейронов, совершенствования рецепторных молекулярных структур и ионных каналов). Относительно последнего есть мнение, что эволюция клеточных мембран всегда опережала и происходила на более ранних стадиях филогенеза (возмож-

но, на «донецейронных»), так как они в основе своей являются универсальными для всех живых организмов, независимо от их уровня эволюционного развития.

Наиболее примитивный тип нервной системы как системы специализированной появляется у типа кишечнополостных и представляет собой диффузную сеть мультиполярных и биполярных нейронов, отростки которых перекрещиваются, прилегают друг к другу и не имеют функциональной дифференциации на аксоны и дендриты. Данная нервная сеть локализована как в эктодерме, так и в энтодерме и не формирует отделы типа ЦНС и периферической. Подобные эпидермальные нервные сплетения диффузного типа представлены и у более высокоорганизованных представителей беспозвоночных: плоских и кольчатых червей, однако у этих животных уже выделяется ЦНС. Централизация нервной системы плоских червей выражена в ортогональной нервной системе. Ортогон высших турбеллярий представляет собой упорядоченную структуру, состоящую из ассоциативных и двигательных нейронов. Концентрация нервной ткани происходит на переднем конце тела (формируются головные ганглии), так как именно здесь располагаются рецепторные образования: пигментные глазки, обонятельные ямки,статоцисты, чувствительные покровные клетки.

Формирование и усложнение ганглионарной нервной системы продолжается у высших беспозвоночных: кольчатых червей, моллюсков и членистоногих. В связи с сегментарным строением ганглии формируются парно в каждом сегменте и связаны нейронными контактами. Система ганглиев образует цепочечный тип нервной системы, который часто сравнивают со спинным мозгом позвоночных животных, так как в ганглиях также выделяется поверхностное расположение проводящих путей и их четкая дифференциация на моторные, чувствительные и ассоциативные зоны. У головоногих моллюсков и насекомых элемент прогрессивного развития мозга выражен в появлении иерархии управленческих систем со стороны головного мозга над системой брюшных ганглиев. Такой мозг может осуществлять анализ биологически значимой информации.

На ранних этапах эволюции животного мира сформировался второй ствол филогенетического древа, давший начало появлению иглокожих и хордовых. Основными критериями выделения типа хордовых являются: наличие хорды, глоточных жаберных щелей и дорсальной нервной трубки, которая закладывается из эктодермы в виде сплошного тяжа, в последствие дифференцирующего на различные отделы нервной системы. Нервная трубка ланцетника, как и спинной мозг более высокоорганизованных позвоночных, имеет метамерное строение, состоит из сегментов в центре которых располагается спинно – мозговой канал, от каждого сегмента отходят двигательные (брюшные) и чувствительные (спинные) корешки. В головной части располагаются крупные ганглионарные клетки Овсянникова, имеющие синаптические контакты с чувствительными нейронами обонятельной ямки. Здесь имеются нейросекреторные клетки, напоминающие отдаленно гипофизарную систему высших позвоночных. На этой стадии эволюции нервной системы четко прослеживается процесс энцефализации. В период филогенетического развития от уровня бесчерепных до уровня круглоротых формируется головной мозг. Головной мозг миноги и миксины имеет все основные структурные элементы ЦНС и отделы головного мозга в зачаточном состоянии.

У миноги формируются вестибулолатеральная система, ядра блуждающего нерва и дыхательный центр, которые создают основу для формирования заднего мозга (мозжечок и продолговатый мозг). Развивается дистантная зрительная рецепция, как основа формирования среднего мозга и обонятельная – как основа формирования переднего мозга, к которому примыкает слабо развитый промежуточный мозг. Описанный процесс энцефализации согласуется с этапами эмбриогенеза круглоротых, характеризующийся формированием из нервной трубки трёх мозговых пузырей: передний пузырь даёт начало развитию переднего и промежуточного отделов головного мозга; средний пузырь – среднего мозга; задний пузырь – продолговатого отдела и мозжечка. Подобная эмбриональная закладка и формирование отделов головного мозга сохраняется у всех представителей позвоночных животных.

Таким образом, у низших позвоночных на смену спинальной системе интеграции приходит доминирование бульбomezенцефальной системы (уровень среднего и продолговатого мозга). Параллельно с энцефализацией усложняется спинной мозг, в связи с появлением у позво-

ночных сложных форм двигательного поведения. У хрящевых рыб (акулы, скаты) наблюдается разделение кожной и мышечно – суставной чувствительности, на фоне мощного развития мозжечка (многослойный с формированием серого вещества, состоящего из клеток Пуркинье и зернистого слоя). В промежуточном мозге происходит дифференциация гипоталамуса, связанного с передним мозгом, который разрастается и состоит из обонятельной луковицы и двух полушарий (зачатки древней коры – палеокортекс, связанный с обонятельной луковицей и старой коры – архикортекс – гиппокампальная кора).

Выход позвоночных на сушу сопровождался целым рядом перестроек в ЦНС. У амфибий в спинном мозгу появляются два утолщения, соответствующие верхним и нижним конечностям. В спинальных ганглиях на смену биполярным чувствительным нейронам развиваются униполярные с Т-образным ветвящимся отростком, по которым скорость передачи проведения возбуждения осуществляется намного быстрее. На периферии и в коже формируются специализированные рецепторы и рецепторные поля, обеспечивающие дискретную чувствительность. У амфибий в продолговатом отделе головного мозга происходит некоторая редукция ядер боковой линии и мозжечка. Наиболее существенные изменения происходят на уровне промежуточного мозга: обособляется зрительный бугор – таламус, формируются структурированные ядра. В полушариях продолжается дифференциация древней коры и старой, в последней появляются звездчатые и пирамидные нейроны, т.е. формируется прообраз новой коры (неокортекс) между старой и древней слоями. Постепенно ведущим становится передний мозг, а зрительный бугор промежуточного отдела превращается в центр всех афферентных (чувствительных) сигналов. В полной мере эта система интеграции представлена у рептилий и знаменует новый этап морфофункциональной эволюции мозга.

У рептилий формируется температурная и болевая чувствительность, проводимая через спиноталамический тракт в головной мозг, система вестибулярной и двигательной регуляции (мотонейроны спинного мозга-красного ядра среднего отдела головного мозга-мозжечка-ядер ретикулярной формации ствола, т.е. многоуровневая система регуляции и подчинение её переднему мозгу). Возрастает роль зрительной и акустической информации, которая начинает сопоставляться с обонятельной и вкусовой – всё это даёт мощный толчок развитию полушарий переднего отдела головного мозга. Эволюция переднего мозга пошла по двум различным типам организации:

- **стриальный тип** организации – характерный для современных ящериц, отличается доминирующим развитием глубинных ядер полушарий – базальных ганглиев (полосатое тело). По этому типу организации шла эволюция головного мозга птиц;
- **кортикальный тип** организации – свойственный современным черепахам, характеризуется преимущественным развитием полушарий переднего отдела головного мозга и параллельным развитием новых ядер мозжечка. Этот тип организации в процессе эволюции совершенствовался у млекопитающих и в последствие отличался интенсивным развитием новой коры, тесно связанной функционально со зрительным бугром промежуточного мозга. В коре закладываются эфферентные (двигательные) пирамидные клетки с длинными аксонами, идущими к мотонейронам спинного мозга.

Таким образом, у млекопитающих появляются прямые пирамидные пути, которые обеспечивают непосредственный контроль двигательных функций. Кортикальная регуляция моторики приводит к развитию филогенетически наиболее молодой части мозжечка – неocerebellума, который приобретает двусторонние связи с неокортексом. Интенсивный рост и развитие новой коры оттесняет древнюю и старую кору к мозговой перегородке, сам неокортекс постепенно приобретает складчатую структуру. Предполагают, что формирование новой коры было определено зрительной и соматической афферентными проекциями.

Интересно отметить тот факт, что у сумчатых млекопитающих на поверхности полушарий закладываются первые две постоянные борозды, остальная же поверхность остаётся гладкой (лиссэнцефальный тип коры). Кроме того, полушария лишены соединяющих спаек (мозолистое тело) и сенсорные проекции коры перекрываются, не дифференцируя на четкие моторные, зрительные и слуховые проекции.

У плацентарных млекопитающих такая локализация более чёткая и наряду с моторными и чувствительными проекционными зонами формируются ассоциативные области неокортекса.

Уже у хищных млекопитающих в процессе эволюции появляются теменные и лобные ассоциативные зоны, ответственные за анализ биологически значимой информации, мотивацию поведения и программирование сложных поведенческих актов.

Наиболее высокий уровень организации коры головного мозга отмечается у приматов, характеризуется шестислойностью, четкой дифференциацией функциональных зон. Ассоциативные структуры таламуса с их обширной и четко дифференцированной проекцией в лобные и теменные области коры образуют целостную интегративную систему больших полушарий. Это достигается, прежде всего, наличием развитых у приматов кортико-кортикальных ассоциативных связей, базирующихся на функционировании целостных структурно – функциональных модулей (принцип Маунткласа).

В настоящее время нейрофизиологи придерживаются классификации американского физиолога Мак-Лина (1970), который рекомендовал разделить мозг млекопитающих на три отдела в соответствие с их филогенетическими, функциональными и нейроанатомическими признаками:

- **древний мозг рептилий** – ствол мозга, промежуточный отдел и базальные ганглии. Контролирует в основном врожденные (безусловные), стереотипные поведенческие акты (инстинкты). Этому отделу не свойственна пластичность и поэтому он обеспечивает регуляцию процессов жизнедеятельности лишь в условиях постоянства окружающей среды;
- **древний мозг млекопитающих** – структуры лимбической системы. Согласно предположениям Мак-Лина, этот отдел пластичен и послужил первым этапом на пути к возникновению сознания. Этот отдел называют ещё «висцеральным мозгом», так как к нему поступает большое количество информации от внутренних органов, которая имеет значение для формирования и эмоциональной окраски памяти. Древний мозг млекопитающих способен изменять жесткие, генетически детерминированные, программы поведения; в нём локализируются структуры, отвечающие за видоспецифичное поведение млекопитающих;
- **новый мозг млекопитающих** – неокортекс. Отдел пространственно – временного анализа информации, построения концепций и схем поведения и прогнозирования.

Развитие сознания в филогенезе. Сознание – это особое состояние, представляющее собой главный признак нашего существования. Существуют некоторые критерии наличия сознания у человека и животных:

1. Внимание и способность сосредоточиваться адекватно и целесообразно на различных объектах и явлениях;
2. Способность порождать абстрактные мысли и оперировать ими, а также выражать их словами или какими-либо другими способами;
3. Способность к ожиданию и прогнозированию (способность оценить предстоящий поступок или поведение);
4. Осознание своего «Я» и признание других индивидуумов;
5. Наличие эстетических и этических ценностей.

Значимость всех этих критериев различна, некоторые из них свойственны только человеку. Однако, если принять их в качестве предварительных, то следует признать существование сознания не только у человека, но и у животных. У высших позвоночных (птиц, млекопитающих) с высокодифференцированной нервной системой существуют те или иные признаки сознательного поведения, в то же время, у животных с элементарной нервной системой подобное поведение либо не наблюдается, либо весьма несовершенно. Следовательно формирование сознания в процессе филогенеза связано с усложнением структур нервных образований в процессе эволюции животных. Таки образом сознание в той или иной форме возникало всегда, когда более примитивные формы нервной деятельности (рефлексы) уже не могли обеспечивать регуляцию и адаптацию организма. Если это так, то возникновение сознания представляет собой закономерный этап эволюции, абсолютно необходимый для оптимального приспособления к окружающей среде.

- появление специфического уровня электрической активности структур мозга – промежуточный уровень, который проявляется в виде десинхронизированной ЭЭГ при бодрствовании. Так, слишком низкая нейронная активность (например, при наркозе или в состоянии комы) несовместима с сознанием, в то же время, сознание невозможно и при чрезмерной активности нейронов – например при эпилептических припадках (на ЭЭГ – пики и волны) или электрошоке. Следовательно, сознание обеспечивается промежуточным уровнем активности нейронов мозга;
- формирование взаимодействия между структурами коры и подкорки. Возможно, ключевую роль в этом взаимодействии в процессе эволюции сыграла ретикулярная формация, так как именно она играет ведущую роль в регуляции цикла сон/бодрствование;
- появление функциональной асимметрии больших полушарий головного мозга. Постепенное доминирование левого полушария в обеспечении сознания и функции речи.

В процессе исторического развития уровень сознания максимально развился у человека, что соотносится и с самой сложной морфо-функциональной организацией ЦНС человека.

Эволюция рецепции.

Одновременно с развитием нервной системы происходило эволюционное развитие воспринимающих структур (рецепторов), а также дифференциация и усложнение органов чувств. Филогенез рецепторов основывался на их способности преобразовывать внешние воздействия в нервные импульсы. Предполагается, что в процессе эволюции превращение определенных эпителиальных клеток в рецепторные произошло ещё до дифференцировки нервных клеток. Например, простейшие **механорецепторы** представляют собой свободные нервные окончания, лежащие либо между эпителиальными клетками, либо под ними. Далее, в процессе эволюции вокруг нервных окончаний стали формироваться различного рода оболочки: капсулы, чувствительные шипики и сенсиллы (насекомые), волоски (членистоногие), концевые луковички, диски, тельца и спирали.

Одновременно с усложнением структуры рецепторов происходила их дифференциация и специализация в соответствии с воспринимающими ими раздражителями, так начали формироваться механорецепторы, рецепторы вкуса и обоняния (хеморецепторы), фоторецепторы, терморецепторы, ионорецепторы и т.д. Независимо от дифференциации рецепторов, принцип их работы универсален – интенсивность внешнего воздействия (стимула) кодируется именно в них и в неизменном виде передаётся в отделы ЦНС.

Для контактной ориентации у животных сформировались механорецепторы: тактильные, рецепторы на растяжение, на вибрацию, рецепторы боковых линий (самостоятельно заполнить таблицу).

Для пространственной ориентации сформировались более сложные и специализированные рецепторные образования:

- **звуковая рецепция** – фонорецепция и генерация звуков. У насекомых орган слуха может быть представлен **тимпанальной мембраной**, за которой находится воздушная полость, пересекаемая связками (ночные бабочки) – импульсный детектор, а не частотный дискриминатор. Некоторые бабочки (сем. медведицы) имеют цимбальные органы, генерирующие звуковые сигналы. Многие прямокрылые издают звуки при помощи стридуляционных органов (кузнечик трёт бедра задних ног о наружную поверхность крыльев; сверчки трут передние крылья друг о друга; самцы пауков издают звуки при помощи палы; цикады изгибают жёсткие рёбра на мембране цимбал; пчелы издают звуковые сигналы благодаря деформации кутикулярного скелета крыловых мышц). Кодирование звука у насекомых осуществляется в основном с помощью амплитудно-временных характеристик звуковых сигналов, а у позвоночных – частоты и гармоник сигналов. У позвоночных формируется специализированный слуховой аппарат, состоящий из наружного образования (уха) и внутреннего. Слуховая часть внутреннего уха появилась впервые в виде **лагены** у рыб и амфибий. У млекопитающих это образование удлинилось и приняло форму спирали.

Класс	Лагена	Частота МП (Гц)
Амфибии	длиннее чем у рыб	50 - 3500
Пресмыкающиеся	длиннее чем у амфибий	до 5000
Птицы	вытянута и имеет центр. основную мембрану	до 3000
Млекопитающие	улитка	многочастотное восприятие

Таким образом, развитие рецепторов, воспринимающих звуковые колебания воздуха, шло у членистоногих и позвоночных различными путями. Восприятие у ракообразных осуществляется с помощью **статоциста**, у насекомых – **тимпального органа**, у позвоночных с помощью постепенно развивающихся лабиринта и **улитки**.

- **хеморецепция** – необходима для поиска пищи, избегания вредных факторов и хищников, распознавания особей другого пола, вида и пр. Простейшим свойственна общая химическая чувствительность, поскольку они избегают щелочей, кислот и солей. Кишечнополостные способны хорошо различать химические вещества. Ракообразные обладают развитой системой вкусовых рецепторов. У насекомых появляется способность не только реагировать на хим. стимулы, но и выделять видоспецифические вещества – феромоны. Вкусовые клетки позвоночных обычно состоят из сенсорных клеток вкусового эпителия (вкусовые сосочки). Обонятельные рецепторы позвоночных представлены первичными сенсорными клетками, дендриты которых в виде микроворсинок и ресничек проникают в слой слизи. Аксоны этих клеток идут к обонятельной луковице, где происходит синаптический контакт с вторичными нейронами, аксоны которых передают импульс в составе обонятельного тракта в передний мозг.
- **фоторецепция** – электромагнитный спектр охватывает широкий диапазон длин волн от 10 в –13 степени метров до радиоволн длиной 10 километров. Фотобиологические процессы приурочены к узкой полоске спектра от 300 до 900 нм, в соответствии с этим эволюция фоторецепторных структур была ориентирована на этот спектр, так как именно эти излучения преобладают около поверхности Земли и три четверти всей солнечной энергии приходится на диапазон длин волн от 300 до 1100 нм. Кроме того, на пути к биосфере спектр сужается вследствие поглощения света в атмосфере и воде. Самые примитивные формы фотореакции проявляются в виде движения амёбы к свету, движения игл морского ежа, разряда фоторецепторных нейронов ганглия речного рака – всё это примеры, в которых точная локализация фоторецепторов неизвестна. У дождевых червей светочувствительные клетки разбросаны по всему телу. Далее в процессе эволюции специализированные светочувствительные клетки объединялись в группы, образуя маленькие глазные пятна – **оцеллии**. Филогенез фоторецепторов шёл по пути развития дирекциональной чувствительности и способности формировать изображение. Это достигалось преобразованием светочувствительных клеток в чашу, выстланную рецепторами, окружёнными тёмным пигментом, или в линзу перед рецепторами, или комбинацией того и другого. Простой глазок планарии по обе стороны дорсальной поверхности представляет собой открытую пигментную чашу. Фоторецепторные нейроны снабжены рабдомерными окончаниями, внедряющимися в полость пигментной чаши. У морского гребешка уже имеется двойная сетчатка: дистальная содержит фоторецепторы, которые формируются из ресничек, и проксимальная с рабдомерными рецепторами; имеется роговица, линза, отражающий слой, пигмент, зрительный нерв, пигментный эпителий. Пигменты фоторецепторов, которые поглощают свет и вызывают реакцию, для многих из этих неспециализированных систем неизвестны, так как большая часть информации о фотобиологических процессах у животных изучена на зрительных системах животных с крупными глазами. Обычно фоторецепторы имеют органеллы, образованные развитой плазматической мембраной. Морфологическая специализация этих структур происходила эволюционно различными путями. Фоторецепторы, развивающиеся из ресничек (цилий), обнаружены в основном у позвоночных или у вторичноротых (т.е. в тех филогенетических

ветвях беспозвоночных, которые близки к главному стволу позвоночных), тогда как нециллиарные (или рабдомерные) образования характерны для первичноротых (кольчатых червей, моллюсков, членистоногих).

Рабдомерные образования. Этот тип фоторецепторных клеток характеризуется наличием микровилл, не связанных с базальными телами или центриолями. У членистоногих фоторецепторные клетки собираются в пучки или гроздья, причем каждая клетка направляет свои микровиллы к центру, так что образуется палочкоподобная структура – **рабдом**. Каждый рабдом окружён опорными клетками, заполненными пигментом. Каждая группа рецепторов (ретинула) вместе со своими пигментными клетками составляет **омматидий**, и сложные глаза образуются за счет скопления сотен или тысяч омматидиев (у мух, пчёл).

Цилиарные образования. Чаще всего формирование фоторецепторных органелл связано с увеличением площади поверхности клеточной мембраны. Модификация ресничек для формирования сенсорных окончаний обнаруживается не только у фоторецепторов (некоторые механорецепторы так же являются производными ресничек). У кишечнораотовых и иглокожих мембрана каждой реснички разделена на пальцеобразные выросты, тогда как в фоторецепторных клетках личинок асцидий цилиарная мембрана изгибается, образуя два параллельных диска, ориентированных параллельно продольной оси реснички. Такой тип организации напоминает палочки и колбочки сетчатки позвоночных, которые являются наиболее высокоспециализированными из цилиарных фоторецепторов. Характерной чертой сетчаток всех позвоночных, за исключением млекопитающих, является наличие двойных (амфибии, рептилии, птицы) и близнецовых (рыбы) колбочек. Глаз позвоночных, состоящий из большого числа фоточувствительных клеток и расположенной перед ними линзой, имеет очевидное преимущество перед сложным глазом, который можно рассматривать как совокупность простых глаз. Камерный глаз превосходит по остроте зрения или угловой разрешающей способности. Глаз позвоночных не приемлем для очень мелких животных (насекомых), так как он не способен фокусировать объекты, находящиеся вблизи роговицы. Поскольку у сложного глаза нет механизма аккомодации, такой проблемы у него не возникает. Разрешающая способность сложного глаза тем больше, чем ближе находится объект.

Несмотря на огромные анатомические различия, глаза позвоночных и членистоногих имеют определённое сходство. В обеих группах протекают схожие фотохимические процессы, хотя мембранные реакции несколько различаются. Морфология нейронов сетчатки и характер синаптических связей позвоночных существенно отличаются от таковых у беспозвоночных, тем не менее, и у тех и у других вставочными нейронами высшего порядка извлекается сходная информация, т.е. представление об окружающем мире создаётся нервными системами обоих типов сходным образом.

Лекция: Филогенез эндокринной системы и гормональной регуляции

План:

1. Особенности эволюции гормональных регуляторных механизмов.
2. Эволюция гормонов.
3. Филогенез эндокринных органов.

Одно из древнейших свойств клеток живых организмов – способность синтезировать и экскретировать химические биологически активные вещества, которые выполняют роль регуляторов, модуляторов и координаторов почти всех функций организма. В процессе эволюции, по мере усложнения морфофункционального устройства организмов, развивались специфические структуры и органы, осуществляющие выброс специфических веществ – гормонов. Необходимым условием их развития явилось формирование циркуляторной системы, которая необходима для транспорта гормонов к клеткам и органам – мишеням.

В связи с этим, специализированные эндокринные органы впервые появляются у кольчатых червей, моллюсков, ракообразных, затем у членистоногих и, наконец, у позвоночных животных.

Филогенез двух главных интегративных систем организма – нервной и гормональной – тесно связан между собой. У трёх групп животных, эндокринная система которых изучена наиболее детально – у ракообразных, насекомых и позвоночных – обнаруживаются черты удивительного сходства функций и общего плана организации этой системы, но здесь нет истинных гомологий. В пределах каждой из перечисленных групп гормоны сходны по химической природе, но обычно отличаются по эффектам действия в зависимости от того, в каком организме они вырабатываются. В то же время они выполняют функции общего типа, характеризующиеся длительным временем реакции: регуляция обменных процессов, на основе которых происходит рост, дифференцировка и развитие организма. Такая общность имеет определённую основу – единство филогенетического происхождения.

Несомненно, ряд важнейших эндокринных структур произошёл от тканей, обладавших ранее обычной нервной функцией и расположенных внутри ЦНС – и этот путь регуляции является наиболее древним. На каком то этапе эти клетки утратили истинное нейронное значение и специализировались как нейроэндокринные, а затем и вовсе только эндокринные. Постепенно эти ткани обособились от нервной ткани в отдельные структуры и самостоятельные органы, сохранив связь с нервной системой.

У беспозвоночных животных преобладающее большинство гормонов вырабатывается клетками нервных ганглиев. Нейросекреторные клетки описаны у гидры, плоских червей, нематод, кольчатых червей, морских звёзд, моллюсков, членистоногих и позвоночных. Нейросекреторные центры имеются в мозгу у всех позвоночных животных: у рыб и земноводных они находятся в преоптическом ядре, а у рептилий и млекопитающих в гомологичных ядрах – супраоптическом и паравентрикулярном. Они образуют тесно интегрированный гипоталамо-гипофизарный комплекс, который занимает ключевую позицию в координации деятельности нервной и эндокринной систем. Подобный комплекс есть у насекомых, у ракообразных (посткоммиссуральный орган: синусная железа и секреторные клетки мозга), у паукообразных и т.д. Даже у кольчатых червей некоторые крупные ганглиозные клетки дают при окраске хромаффиновую реакцию, характерную для тканей, вырабатывающих адреналин. Таким образом, наличие нейроэндокринных комплексов является общей особенностью всех многоклеточных организмов животных, что подтверждается закладкой в эмбриогенезе некоторых эндокринных желёз из нервной ткани.

Другие эндокринные органы возникли морфологически независимо от нервной системы. У более высокоорганизованных беспозвоночных животных – у первичноротых (черви, моллюски) и вторичноротых (иглокожие, оболочники) наряду с нейросекреторными структурами появляются железы эпителиального происхождения. У насекомых появляется иерархия между гормонами первого порядка (нейрогормонами) и второго порядка, которые активизируются под влиянием первых и непосредственно действуют на органы-мишени.

Интересно, что у позвоночных гормоны, выделяемые железами экто- и энтодермального происхождения, представляют собой белки или полипептиды (СТГ, ЛГ, АДГ, АКТГ, ТТГ) или по крайней мере содержат азот (адреналин); гормоны же желёз мезодермального происхождения относятся к стероидам (половые гормоны, гормоны коры надпочечников).

Между гормонами беспозвоночных и позвоночных существуют черты сходства не только по происхождению и химической структуре, самое интересное – это сходство по механизму действия на клеточном уровне. Например, в действии серотонина на мышечную ткань печёночной двуустки посредником служит ц-АМФ. Этот же посредник работает у некоторых бактерий, насекомых, ракообразных. Кроме того, в действии гормонов насекомых и ракообразных существенную роль играет синтез РНК и белков. Изучая влияние гормонов насекомых на эти процессы, удалось получить очень важные сведения о механизмах действия гормонов вообще.

Некоторые гормоны по мере усложнения организмов приобретают иные функции. Например, гормон пролактин у амфибий регулирует осмотическое давление, тогда как у млекопитающих его основная функция заключается в регуляции лактации.

Эволюция железистых органов происходила видоспецифично, поэтому рассматривать её эффективнее в сравнительном аспекте по каждой группе животных в отдельности.

Эволюция некоторых эндокринных желёз

Щитовидная железа – филогенетически связана с эндотелием первичнохордовых. Наиболее характерным эффектом тироксина у холоднокровных животных является его калоригенное свойство, связанное с усиленным потреблением кислорода большинством тканей организма. У теплокровных животных этот эффект обнаружен не был. Таким образом, главным внешним фактором, активизирующим активность щитовидной железы, является низкая температура, которая способствует усиленному выделению ТТГ из аденогипофиза и, как следствие, секрецию тироксина. У ящериц этот эффект может отсутствовать, если она находится в пределах от 21 до 38 градусов С.

У рыб щитовидная железа влияет на рост и развитие, а у некоторых видов и на метаморфоз.

У амфибий гормоны щитовидной железы регулируют все стадии метаморфоза. Однако, разные виды амфибий сильно различаются между собой по способности реагировать на тироксин. Чувствительность в этому гормону появляется у них на определённых стадиях развития, не на ранних этапах онтогенеза. А у мексиканского аксолотля вообще не развивается достаточная чувствительность к тироксину и поэтому, вероятно, метаморфоза у них обычно не происходит. Однако большими дозами тироксина можно вызвать метаморфоз и у аксолотля. Виды, которые вообще не способны реагировать на гормоны щитовидной железы, лишены способности метаморфозировать.

У рептилий и птиц влияние гормона щитовидной железы на интенсивность основного обмена веществ, по-видимому, сходно с млекопитающими. У птиц после полной тиреоидэктомии значительно снижается теплопродукция, что указывает на роль гормонов щитовидной железы в процессах энергообеспеченности организма. Этот эффект был показан на млекопитающих, у которых тироксин регулирует систему энергообеспеченности белкового обмена.

У всех позвоночных имеются особые клетки ульtimoбранхиального происхождения, которые секретируют гормон кальцитонин. У млекопитающих эти клетки (С-клетки) врастают в ткань щитовидной железы. Кальцитонин понижает концентрацию кальция в крови, подавляя резорбцию его из костной ткани.

Паращитовидные железы – эти железы отсутствуют у рыб, но имеются у амфибий и высших позвоночных. Главная функция паратгормона – регуляция обмена кальция и фосфора в организме. Он понижает содержание фосфата в крови и повышает уровень кальция в плазме крови. Снижение концентрации сывороточного кальция активизирует работу паращитовидных желёз. Посредником эффектов паратгормона является ц-АМФ.

Поджелудочная железа – эндокринные участки этой железы (островки Лангерганса) имеют энтодермальное происхождение и состоят у млекопитающих из трёх типов клеток: альфа-клетки (глюкагон), бета-клетки (инсулин) – их больше всего, дельта-клетки (предположительно – гастрин).

В островковой ткани низших позвоночных описаны амфифильные клетки (подобие бета- и дельта-клеток). У птиц и млекопитающих такие клетки не обнаружены. У некоторых видов жаб они появляются только весной. У рыб обнаружены промежуточные клетки, по свойствам между альфа – и бета-клетками.

У различных групп животных эффекты гормонов поджелудочной железы сходны и проявляются главным образом в регуляции углеводного обмена. Относительное значение инсулина и глюкагона у разных позвоночных различно. Среди млекопитающих отмечается высокая чувствительность к недостатку инсулина у собак, кошек, крыс; у травоядных это выражено меньше. У рептилий и птиц ткани также менее чувствительны к инсулину. У черепах после удаления поджелудочной железы развивается гипергликемия. В то же время и рептилии и птицы весьма чувствительны к глюкагону. Амфибии напротив высокочувствительны к инсулину и не реагируют на глюкагон (альфа-клетки у них отсутствуют).

Надпочечники – у различных позвоночных животных обнаружена довольно сходная картина синтеза и эффектов кортикостероидных гормонов. Круглоротые синтезируют кортизол и кортикостерон, хрящевые рыбы – гидрокортизон, кортизол и кортикостерон; костистые рыбы – кортизол, кортизон и 11-дезоксикортикостерон; у амфибий, рептилий и птиц образуется кортикостерон, альдостерон и 18-гидрокортикостерон. У большинства млекопитающих вырабаты-

вается главным образом кортизол, кортизон, кортикостерон, 18-оксикортикостерон и альдостерон. Таким образом, можно проследить древнее происхождение глюкокортикоидов и более современное – минералокортикоидов (альдостерон), которые появляются только у четвероногих. Схема регуляции углеводного и водно-солевого обмена гормонами надпочечников у всех позвоночных сходна. Эффекты мозгового слоя надпочечников (норадреналин и адреналин – катехоламины) у разных групп животных также схожи и носят общевоzbуждающий характер.

В целом, гормоны животных, регулируя все виды обменных процессов, определяют процессы роста и развития, метаморфоз, сезонные изменения окраски, линьку, половое поведение, стадии размножения и эмбрионального развития. У птиц сезонные изменения окраски регулируются в зависимости от видовой принадлежности либо эстрогенами (самки домашних кур), либо гормонами гипофиза (самцы африканских ткачиков), либо андрогенами (самцы серебристых чаек). Сезонная линька животных стимулируется гонадотропным гормоном гипофиза.

Эндокринная система беспозвоночных удивительно сходна по своей функциональной организации с эндокринной системой позвоночных. Над ней также господствуют нервные центры, образованные нейроэндокринными структурами, напоминающими ГГС позвоночных животных.

Ярким подтверждением этого положения может служить гормональная система у насекомых, постэмбриональное развитие которых состоит из упорядоченно последовательных стадий, обеспечивающих превращение личинки в имаго. По-видимому, всем насекомым свойственна единая схема эндокринного механизма регуляции роста и дифференцировки. Начало линьки стимулируется секрецией мозгового гормона, который активирует проторакальные железы, вырабатывающие гормон линьки, роста и дифференциации – экдизон, стероидный гормон по химической природе. По последним данным этот гормон у всех насекомых активирует синтез рибосомальной РНК. Второй гормон – антипод экдизона – ювенильный гормон, подавляющий дифференцировку имаго, способствуя формированию личиночных структур. Характерен тот факт, что оба гормона не проявляют специфичность не только по отношению к виду, но даже и к отряду насекомых. Нейросекреторные клетки также ответственны за развитие половых желёз – формирования семенников и яичников, гормоны которых регулируют цикл размножения.

Резюмируя, следует отметить, как правило, регуляторные молекулы возникали на эволюционной лестнице задолго до формирования метаболических процессов, которые они были призваны регулировать. Так, например, стероидные гормоны обнаружены у растений и животных, причем животные разных филогенетических линий синтезируют стероиды из холестерина.

По образному выражению Ф.Жакоба «природа ведёт себя подобно предусмотрительному ремесленнику, держа в запасе молекулярные средства, которые приобретают новые регуляторные функции по мере возникновения новых более сложных метаболических процессов. На этой основе появление новых функциональных потребностей в связи с возросшими размерами организма, его многоклеточной структуры и разделением функций между отдельными частями, привело в процессе длительной эволюции к формированию двух высокоспециализированных, взаимосвязанных систем регуляции – нервной и эндокринной.

Лекция: Филогенетическое развитие метаболических процессов

Краткое содержание:

Обменные процессы являются основой жизнеспособности и жизнедеятельности любого живого организма, независимо от его филогенетического уровня развития, тем не менее, процессы анаболизма и катаболизма имеют свои эволюционные особенности и пути формирования. Их

эволюция основывалась, прежде всего, на химической эволюции на Земле, которая первоначально проходила в условиях восстановительной атмосферы, и ранний синтез органических соединений происходил в отсутствие свободного кислорода. Вероятно, в первую очередь сформировались органические субстраты (типа АТФ, ферментов гликолиза и брожения), способные подробно переносить энергию, так как любой вид обмена веществ требует энергию.

Аэробный обмен, появившийся позднее анаэробного, менее универсален, зато более эффективен; вместе с тем, видимо оба типа обмена возникли до широкой дифференциации организмов. Некоторые микроорганизмы получают энергию исключительно анаэробным путём. Все растения и животные имеют ферменты анаэробного обмена, однако, большую часть энергии получают в результате окислительных процессов. Некоторые животные (например, кишечные паразиты), способные долгое время обходиться без кислорода, вторично приспособились к анаэробнозю.

Следует отметить, что анаэробный обмен (гликолиз, брожение) более распространён у живых организмов, чем аэробный. Это подтверждается тем, что, несмотря на то, что все животные в основном аэробы, в случае необходимости они могут в той или иной мере использовать анаэробные пути получения энергии.

Усложнение метаболических процессов по мере совершенствования животных основывалось на их способности поглощать кислород. Все клеточные поверхности проницаемы для кислорода, даже те, которые относительно непроницаемы для воды. В связи с этим, все многоклеточные животные в той или иной мере обладают **кожным дыханием**. Клетки простейших, нематод получают кислород путём диффузии непосредственно из окружающей среды. У многих свободноплавающих личинок система кровообращения развивается раньше, чем специальные органы дыхания, и кровь насыщается кислородом у поверхности тела.

У большинства кольчатых червей наружные покровы тела сильно васкуляризированы и обеспечивают практически весь газообмен. Кожное дыхание характерно также для иглокожих и некоторых водных насекомых. У угрей через кожу поступает 60% кислорода (40% через жабры), у легочных улиток 50% (50% через лёгкие), у саламандр – 65-75%. Для сравнения: у млекопитающих поглощение кислорода может служить лишь для обеспечения метаболизма самой кожи.

Следующим этапом в улучшении кислородоснабжения организмов явилось появление дыхальцев, открывающихся в **трахею** (характерно для насекомых, первичнотрахейных и некоторых пауков). При трахейном дыхании воздух попадает непосредственно к клеткам, потребляющим кислород, без участия крови. У некоторых животных воздух в трахеи попадает через жабры.

Следующим этапом развития явилось появление **жаберного дыхания**. Большинство моллюсков имеет хорошо развитые жабры с ренсичками, регулирующими ток воды в соответствии с содержанием в ней кислорода. Водные ракообразные имеют жаберное дыхание, многие водные насекомые имеют жабры, из которых кислород поступает прямо в сильно разветвлённые трахеи.

Очень хорошо развиты жабры у рыб. Ритмом дыхательных движений управляет спонтанная активность дыхательного центра продолговатого мозга. Вероятно, у рыб появляются и периферические и центральные рецепторы к O₂ и CO₂.

У лёгочных улиток мантийная полость видоизменяется; она сообщается с внешней средой через пневмостом, который может закрываться и открываться в соответствии с потребностью в кислороде – эти, так называемые **диффузные лёгкие**, вероятно, явились промежуточным звеном в эволюции дыхательной системы и более эффективной доставке кислорода внутрь организма. Возможно, что лёгкие первоначально возникли у примитивных рыб, а позднее превратились в плавательные пузыри, но при этом они сохранились у представителей боковой ветви филогенеза - у двоякодышащих рыб лёгкие отходят от брюшной стороны глотки. Причём, жабры используются в большей степени для выведения CO₂, а лёгкие для насыщения кислородом в период длительного пребывания вне воды. Лёгкие были также и у кистепёрых рыб, от которых произошли амфибии.

Все типы лёгких предназначены для дыхания воздухом, имеют увлажнённую поверхность, через которую диффундируют O₂ и CO₂. Активная лёгочная вентиляция возникла сравнительно недавно. У примитивных хвостатых амфибий лёгкие имеют гладкую внутреннюю поверхность, тогда как у большинства земноводных и пресмыкающихся они разделены перегородками, а у птиц и млекопитающих имеют альвеолярное строение.

У рептилий и амфибий дыхательная активность проявляется в виде периодических всплесков. У птиц и черепах акт вдоха и выдоха осуществляется за счет активного сокращения

дыхательных мышц, у млекопитающих вдох производится активно, а выдох – в основном пассивно (за исключением усиленного выдоха).

Одновременно с формированием и усовершенствованием дыхательной системы, у многоклеточных организмов выработалось несколько различных способов доставки кислорода тканям. Лишь в немногих случаях внешний кислород поступает непосредственно в ткани – у глубоководных, кишечнорастворимых и насекомых. У всех остальных животных источник внешнего кислорода сообщается с тканями через промежуточную жидкость (целомическую жидкость или кровь). Основным переносчиком газов является **гемоглобин**, который также претерпевал эволюционные изменения. У растений гемоглобин обнаружен лишь в корневых клубеньках ряда бобовых, синтезируемый только при симбиозе растения с бактериями. У простейших гемоглобин найден лишь у парамеций. У круглых червей гемоглобин обнаружен в псевдоцеломической жидкости. Интересен тот факт, что у некоторых нематод гемоглобин имеется в крови, у других – в эритроцитах, а у нематоды *Polia* – в клетках ганглиев. У моллюсков гемоглобин не представлен широко, зато у брюхоногих имеется миоглобин. Среди насекомых гемоглобин обнаружен лишь у оводов, достаточно представлен у членистоногих, иглокожих (в кровяных тельцах).

У большинства низших хордовых, в том числе и у ланцетника гемоглобина нет. У всех высших позвоночных гемоглобин имеется в эритроцитах и в красных мышцах (миоглобин).

Формирование обменных процессов происходило и в настоящее время оказалось под влиянием следующих факторов:

- размеры тела животного и его общая активность, определяющие энергетические затраты;
- сезон года, температура, солёность (для водных) окружающей среды;
- физиологические ритмы животных (ультрадианные и инфрадианные);
- воздействие гормонов на обменные процессы;
- стадия развития, на которой находится организм (эмбриогенез, метаморфоз, возраст).

В результате любого обменного процесса в организме накапливаются конечные продукты распада и полураспада (промежуточные продукты метаболизма), являющиеся в основном токсичными для организма. Поэтому формирование механизмов удаления этих веществ из организма также является важным и необходимым условием нормального существования. Прежде всего шла эволюция путей детоксикации продуктов азотистого обмена (белкового). Так, для детоксикации аммиака возник в процессе эволюции цикл аргинин – мочевины, с набором ферментов, доводящих азотистый обмен до конечного продукта – мочевой кислоты. Ферменты, участвующие в этом расщеплении, широко распространены как у беспозвоночных, так и у низших позвоночных животных. В процессе эволюции происходила систематическая утрата ферментов, катализирующих распад мочевой кислоты.

У беспозвоночных основными экскреторными продуктами являются аммиак и пурины (мочевая кислота, гуанин, ксантин). **Цикл аргинина – мочевины** сохранился в эволюционной линии беспозвоночных и выполняет помимо питания функцию детоксикации аммиака. Механизм детоксикации в клетках дождевого червя напоминает такие же механизмы, описанные у позвоночных, поскольку у этого вида так же имеется митохондриальный фермент (глутаматдегидрогеназа), который является обязательным компонентом процессов высвобождения аммиака из аминокислот путём трансдезаминирования и его последующей детоксикации посредством образования мочевины. Второй путь детоксикации у беспозвоночных – **пуриновый**, описан лишь у нескольких видов беспозвоночных. Многие беспозвоночные, включая брюхоногих моллюсков, ракообразных, насекомых и оболочников, накапливают в тканях пурины в высоких концентрациях. Детоксикация аммиака через пуриновый путь осуществляется ферментом глутаминсинтетазой.

Генетическая основа цикла аргинин – мочевины непрерывно сохранялась в ходе эволюционного развития филогенетической линии от иглокожих (первичнохордовых) до позвоночных.

Способность синтезировать мочевину в то время, когда вода была в ограниченном количестве, послужила древним позвоночным предадаптацией к выходу на сушу. У млекопитающих в период развития ферменты биосинтеза мочевины локализируются главным образом в печени. Некоторые ферменты, особенно те, что превращают цитруллин в аргинин, образуются и в других

тканях – почках, мозге. Таким образом, в процессе дифференцировки тканей генетические потенции для этих ферментов проявляются избирательно. Подобное явление можно наблюдать и в филогенетическом развитии. Полагают, что в генотипе многих видов заложена потенциальная способность к синтезу мочевины и мочевой кислоты в качестве конечных продуктов обмена.

Это свидетельствует о том, что в процессе филогенеза развивались фундаментальные регуляторные клеточные механизмы, связанные с транскрипцией и трансляцией генов и с изменением активности ферментов, обеспечивающих оптимальное для организма протекание обменных процессов в зависимости от уровня его организации и среды обитания.