

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ  
ИМЕНИ А. О. НОВАЛЕВСКОГО

**ЭКОЛОГО—  
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ  
ИССЛЕДОВАНИЯ  
ДОННЫХ  
ОРГАНИЗМОВ**

Институт биологии  
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 33582

---

ИЗДАТЕЛЬСТВО  
" НАУКОВА ДУМКА "  
КИЕВ — 1970

5. Нерест *S. pharaonis* носит порционный характер. Откладка яиц продолжается почти в течение всего года, наиболее интенсивный нерест в зимний период – декабрь–февраль. Ориентировочно самки достигают половой зрелости в конце первого года жизни и живут не более двух лет.

6. Представляется спорным вопрос об установлении нижней границы обитания *S. pharaonis* на глубине 1000 м. Морфологический анализ внешнего строения и раковины этой каракатицы дает веские доказательства того, что она обитает в сублиторали и, возможно, верхней батии, до глубины 300 м.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Котт Х. Приспособительная окраска животных. ИЛ М., 1950.
- Adam W. Cephalopoda from the Gulf of Aqaba-Sea Fish. Res. Stat. Haifa, 26; Contr. knowledge of the Red Sea, 16, 1960.
- Adam W., Kees W. A review of the Cephalopod family Sepiidae.-The John Murray Exp. 1933-34, sci. rep., 11, 1, 1966.
- Bott R. Kopula und Eiablage von *Sepia officinalis*.-Zts. Morph. Oecol. Tiere, 34, 1938.
- Denton E. a. Gilpin-Brown J. The buoyancy of the cuttlefish *Sepia officinalis* (L). -J. mar. biol. Ass. U.K., 41, 1961.
- Lane F. Kingdom of the Octopus. London, 1957.
- Mangold-Wirz K. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane.-Vie et Milieu, 13A, 1963.

#### НАДЕЖНОСТЬ И МОЗГ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Г.В.Зуев

Надежность – проблема первоначально техническая, возникшая как следствие технического прогресса, как его производное. Технический прогресс и автоматизация производства привели к появлению сложных машин, приборов и радиоэлектронных устройств, часто объединенных в единые комплексы и системы. При этом в развитии машиностроения, приборостроения и средств автоматики наблюдаются две тенденции. Во-первых, растет значимость создаваемых систем, что заставляет требовать повышения надежности их работы. Во-вторых, растет их сложность, что при-

водит к снижению надежности. Столкновение этих двух тенденций и привело к появлению проблемы надежности, от решения которой во многом зависит судьба технического прогресса.

Надежность определяют как одно из важнейших качеств устройства, свойство, обусловленное его безотказностью, долговечностью и ремонтнопригодностью и обеспечивающее нормальное выполнение заданных устройству функций (Ушаков, 1967).

С развитием общей теории систем понятия, используемые в теории надежности, находят все более широкое распространение и в биологии. К живым системам эти понятия вполне приложимы в силу того, что в принципе основные закономерности развития живого и техники оказываются едиными (Завадский, 1967), что в настоящее время уже ни у кого не вызывает сомнения. Для биологической особи надежность проявляется как способность поддержания и сохранения устойчивости основных функций, целостности всех систем организма (Астафьев, 1967). У живых систем естественный отбор создал столь высокую надежность, о которой инженеры могут лишь мечтать. Живые системы всех форм и ступеней организации в смысле экономичности, микроминиатюризации, помехоустойчивости и избыточности оставляют далеко позади любые творения человеческих рук. Надежность функционирования организма зависит от его связей с внешней средой и его места в популяции, биоценозе. Надежность пронизывает все формы и уровни организации живого, т.е. каждая структура — органы, ткани, клетки могут рассматриваться с этой точки зрения отдельно, однако это не значит, что простое суммирование надежности всех подсистем организма определяет его надежность как целого.

Как в технике, так и в живых системах повышение надежности достигается благодаря использованию различных способов, основным среди которых следует считать избыточность. Технически избыточность определяется как превышение показателей систем по сравнению с минимально необходимыми для функционирования данной структуры. Иными словами, избыточность характеризует дополнительные элементы и структуры. В интерпретации к живому это звучит как — с о щ е с т в о в а н и е в з а и м о д о п о л н я ю щ и х с т р у к т у р и ф у н к ц и о н а л ь н о й з а м е щ а е м о с т и р а з л и ч н ы х т к а н е й , о р г а н о в , с и с т е м о р г а н о в и и х ф у н к ц и о н а л ь н ы х к о м п о н е н т о в (Астафьев, 1967):

Широкое использование в живых системах избыточности как одного из основных способов повышения надежности, связано с тем, что избыточное количество реагирующих веществ имеет огромное значение не только для жизни индивидуума, но и в исторической эволюции живых систем, компенсируя, с одной стороны, возможные дефекты (в частности, генетические), а с другой — создавая возможность усложнения системы. Полимеризация является первичным и необходимым условием усложнения организации, предшествуя в качестве первой фазы процессам дифференциации, т.е. разнообразной специализации элементов, и интеграции — согласованию и объединенности их функций в целостный организм, ибо сохранение целостности является необходимым условием усложнения системы (Шмальгаузен, 1946; Завадский, 1967). "Увеличение числа сходных элементов — клеток — неизменно сопровождало эволюцию сложных организмов... Это увеличение числа сходных единиц дает неограниченные возможности дифференцировки, т.е. создания новых специализированных культур со своими специфическими свойствами, а вместе с тем и возможность интеграции этих структур и функций в новых типах организации" (Шмальгаузен, 1961).

В процессе эволюции живого усложнение организации неизбежно вело к снижению надежности, вследствие чего на отдельных этапах развития наступала фаза рационализации, сопряженная с дальнейшим усложнением, специально направленным на поддержание или повышение надежности (создание страхующих систем, аппаратов или систем реакций, призванных снизить число отказов и помех, возросших из-за сложности системы) (Завадский, 1967). Лишь обеспечение достаточной надежности системы открывало путь дальнейшей ее эволюции в сторону усложнения и организации на новом, более высоком уровне. Сложность системы и надежность находятся между собой в диалектическом развитии — одно противоречит другому и одновременно одно определяется другим. Именно благодаря их диалектическому единству могли возникнуть сверхоложные организмы и надорганизменные системы (популяции, биогеоценозы), обладающие высокой надежностью.

Большой интерес представляет изучение под углом зрения надежности принципа организации мозга головоногих моллюсков, деятельность которого обеспечивает сложные акты их высшей нервной деятельности. Нервная система по праву считается ведущей системой организма, соединяющей воедино все части тела и



тем самым усиливающая целостность последнего. Нервный аппарат является важнейшим интегрирующим аппаратом в теле животного. Обеспечить "автономность" организма от среды, позволяя ему тем успешнее "бороться" с неблагоприятными условиями, чем более совершенно организована его нервная система и ее центральный отдел, — в этом биологический смысл нервного аппарата. Прогрессивное развитие мозга ведет, прежде всего, к развитию способности организма все больше и больше адаптироваться к самым различным условиям и воздействовать на них, все более расширять диапазон соответствующих реакций благодаря совершенствованию систем хранения и переработки информации. Недаром в процессе исторического развития жизни магистральный путь эволюции характеризуется прогрессивным развитием центральной нервной системы, достигающей кульминации в строении мозга высших позвоночных и человека.

Всю деятельность мозга можно определить как некоторую переработку информации. Рецепторные нейтроны доставляют сведения о состоянии внешнего мира и внутренних органов; эти сведения дополняются записанной в памяти информацией о прошлом опыте, а затем эти комбинированные данные обрабатываются нейронными сетями и получается тот или иной конечный результат, представляющий собой определенное сочетание двигательных команд и отчасти "умственного" анализа ситуации, определяющего целесообразное поведение организма, как необходимое условие его выживаемости (Вулдридж, 1965).

Учитывая важность нервной системы для выживания организма, нет сомнений в том, что нормальная деятельность мозга возможна лишь при условии гарантии достаточной надежности. И действительно, в конструкции мозга головоногих моллюсков можно наблюдать развитие системы обеспечения надежности, которая складывается из комплекса изолирующих (защитных) и страхующих механизмов.

К истинно защитным образованиям, изолирующим мозг от внешних воздействий, следует отнести его положение глубоко под покровами головы, между глазами, внутри хрящевой капсулы — прообразе настоящего черепа позвоночных. Головная капсула цефалопод состоит из твердого соединительнотканного образования мезодермального происхождения, которое по своему гистологическому строению и механической прочности близко к хрящу позвоночных (Кондаков, 1940; Кабанов, 1967). Головная капсула окружает мозг со всех сто-

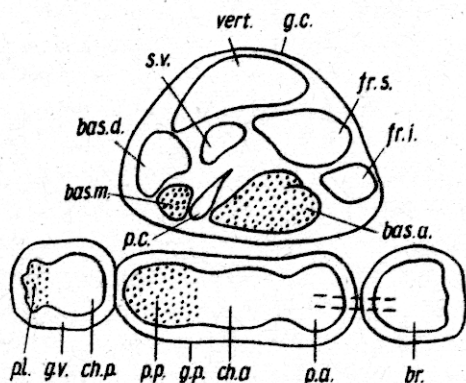
рон, особенно утолщена ее дорсальная сторона, защищающая сверху доли вертикальной системы, функционирующие как высший координационный отдел мозга, осуществляющий управление и координацию деятельности всех остальных отделов, ведающий хранением памяти и процессами обучения (Sanders a. Joung, 1940; wirz, 1959; Boyscott 1961; wells, 1962, и др.). По-видимому, более надежная защита этого отдела мозга не случайна, поскольку его нормальная деятельность в первую очередь обуславливает целеобразное поведение организма.

Размеры и вес мозга Cephalopoda достаточно велики, что отмечается всеми исследователями. Согласно нашим данным, относительный вес мозга представителей Decapoda (каракатиц и кальмаров) достигает 0,3-0,5% общего веса их тела, мозг осьминогов должен быть еще крупнее. Среди беспозвоночных мозг Cephalopoda действительно велик. Столь значительный вес мозга головоногих, по нашему мнению, обязан в немалой степени развитию страхующих структур, контролирующих его надежность, и мы попробуем это доказать на основе данных об устройстве и работе мозга.

Мозг головоногих моллюсков являет собой совокупность нескольких ганглиев, имеющих вид единого кольца, охватывающего пищевод. Верхняя, или надглоточная, часть мозга включает в себя слившиеся воедино церебральные ганглии, каждый из которых делится на несколько долей, внешне хорошо заметных. Самыми крупными являются парные оптические, или зрительные доли, значительно превышающие по своим размерам остальной мозг. Зрительные доли соединены с церебральным ганглием толстыми зрительными тяжами, которые включают в себя обонятельную и педункулярные доли и зрительную железу. Вертикальная доля церебрального ганглия образует верхушечную часть; ниже от нее, чуть впереди, лежит верхняя фронтальная доля; еще ниже и еще более впереди - нижняя фронтальная, длинными и тонкими коннективами связанная с буккальными ганглиями. В основании надглоточной части мозга лежат базальные доли - передняя и задняя. Гистологическое изучение церебральных ганглиев показывает, что внутри перечисленных выше долей можно видеть различные в структурном отношении части, или отделы, нередко называемые тоже долями. Например, Бойкотт (Boyscott, 1961) выделяет внутри задней базальной доли шесть различных долей: подвертикальную, дорсальную, базальную, прекомиссуральную, медианную базальную, латеральные базальные и интербазальные. Функциональная организация этих новых

додей также различна. Электронно-микроскопические исследования обнаруживают еще более дробные отделы и участки внутри мозга. Все это требует упорядочения анатомической терминологии, которая на сегодняшний день слишком запутана, однако это предмет специального исследования. В данном случае мы пользуемся терминологией авторов, на которых ссылаемся.

Нижняя, или подглоточная, часть мозга образована тремя ганглиями: педальным, висцеральным и плевральным. Самый передний из них — педальный. Как правило, он делится на два отдела, или доли: брахиальную и собственно педальную, или инфундибулярную (вороночную). Брахиальная доля иннервирует только руки, тогда как педальная — щупальца и воронку. Внутри педального ганглия выделяют переднюю педальную, латеральную педальную, заднюю педальную и переднюю хроматофорную доли со своими особыми функциями. Сзади к педалному ганглию примыкает висцеральный/палеовисцеральный/ ганглий, иннервирующий внутренние органы, мышцы мантии, плавников, воронки и т.д. Висцеральный ганглий сложен разными долями. Некоторые исследователи мозга цефалопод вместо названий подглоточных ганглиев применяют названия — передняя, средняя и задняя части подглоточного мозга. Плевральный ганглий чаще всего отождествляют с парными магноцеллюлярными долями, соединяющими надглоточную часть мозга с подглоточной (см. рисунок). Ниже приводим схему, иллюстрирующую принцип компенсаторности функций мозга *Sepia officinalis*. Точками отмечены отделы, контролирующие движения плавников.



vert. — вертикальная доля; fr.s. — верхняя фронтальная;  
fr.i. — нижняя фронтальная; bas. a. — передняя базальная;  
bas.d. — дорсальная базальная; bas. m. — медианная базальная;

j.v. - подвертикальная; p.c. - прекомиссуральная; p.l. - плавниковая; ch.a. - передняя хроматофорная; ch.p. - задняя хроматофорная; p.p. - задняя педальная; p.a. - передняя педальная; br. - брахиальная доли; c.c. - церебральный ганглий; c.v. - висцеральный ганглий; c.p. - педальный ганглий.

В функциональном отношении все структурное многообразие нервных клеток мозга цефалопод можно разделить на 4 основные группы. 1) Низшие и промежуточные моторные центры, регулирующие и контролирующие отдельные, частные движения разных органов типа автоматических. Сюда относятся брахиальный, педальный и висцеральный ганглии. 2) Высшие моторные центры, расположенные в базальных долях. Эти центры контролируют и координируют сложные движения органов и систем органов, обеспечивая сложные акты поведения. 3) Первичные сенсорные (чувствительные) центры, локализованные в оптических, обонятельной и нижней фронтальной долях. Они получают афферентные волокна непосредственно от органов чувств и передают информацию в высшие моторные центры, координирующие движения животного. 4) Высшие интеграционные центры, или центры молчания, включают систему вертикальных долей. С их помощью осуществляются процессы обучения и запоминания (хранения памяти) и другие комплексные формы адаптивного поведения, обеспечивающие выживаемость организма при неблагоприятных изменениях среды.

Общее количество клеток в мозге осьминога *Ostorus vulgaris* достигает 170 млн. - это чрезвычайно много по сравнению со всеми остальными *Invertebrata* (число нейронов в головном мозге муравья составляет всего лишь 250, а пчелы - 900 млн.), хотя и не так много по сравнению с мозгом человека, в котором насчитывается около 10 млрд. нервных клеток (Вулдридж, 1965; Уолтер, 1966).

Необходимо отметить, что структура человеческого мозга характеризуется большой избыточностью, и значительная часть его ткани может быть разрушена и даже удалена совсем без какого-либо заметного ущерба для умственных или физических способностей человека. Показателем надежности, до некоторой степени, можно считать относительное распределение нервных клеток в различных отделах. Например, в мозге *Ostorus* по числу нейронов на втором месте после оптических долей стоит система вертикальных долей - вертикальная, субвертикальная, верхняя фронтальная доли.

Такой характер распределения нервных клеток свидетельствует о той чрезвычайной функциональной важности, которую имеет система вертикальных долей для жизнедеятельности организма, и, следовательно, той степени надежности, которая должна быть достигнута за счет избытка клеток.

К числу страхующих механизмов, способствующих повышению надежности работы мозга, следует отнести многозначное дублирование одной и той же функции в различных отделах (функциональная взаимозаменяемость), что, несомненно, должно снижать вероятность отказов или помех. В качестве примера воспользуемся описанием функциональной организации мозга каракатицы *Sepia officinalis*, описанной Байкоттом (Boycott, 1961). Эти данные правомочны и для других цефалопод (эксперименты с осьминогами *Octopus* и *Eledone* свидетельствуют о том, что их мозг функционально устроен аналогичным образом) (Wells, 1962, 1966).

Экспериментами с электрической стимуляцией и экстирпацией различных отделов мозга было доказано, что контроль за деятельностью многих органов осуществляется сразу несколькими отделами, так что повреждение одного из контролирующих центров мозга не влечет за собой полной утраты функций этого органа. Функциональная заменяемость в конструкции мозга *Cephalopoda* представлена очень широко (табл. I). Необходимо отметить, однако, что любая функция, многократно представленная в различных отделах мозга, ни в коей мере не является точной копией самой себя. В каждом случае она характеризуется вполне определенными особенностями, присущими только тому или иному отделу, т.е. здесь проявляется тонкая функциональная дифференциация данной функции в зависимости от особенностей структуры.

Как видно из таблицы, система компенсаторных механизмов развита хорошо, по крайней мере, в отношении многих важных двигательных актов, обеспечивающих нормальную жизнедеятельность животного. Это касается прежде всего деятельности органов, связанных с поиском, обнаружением и захватом добычи, бегством от врагов, организацией активной и пассивной защиты и т.д. Что касается системы хранения памяти (система вертикальных долей), то, как это следует из многочисленных опытов по выработке условных рефлексов у осьминогов, полное удаление вертикальной доли все же не лишает животных способности к запоминанию и обучению



(Wells, 1962)<sup>X/</sup>. Оперированные осьминоги хоть и сохраняют остатки памяти и даже учатся различать новые ситуации, однако уровень "новой" памяти очень невысок, из долговременной она превращается в кратковременную. Тем не менее и в этом отделе мозга можно наблюдать развитие страхующей системы, в качестве которой выступает субвертикальная доля.

Следует назвать еще одну из интересных особенностей устройства мозга *Cephalopoda*, несомненно, имеющую непосредственное отношение к его надежности, — это рассеяние функционально однозначных клеток внутри мозга по площади, т.е. диффузная локализация мозговых функций. Вследствие этого, понятие центр как средоточие функции в какой-то единственной точке мозга утрачивает свой смысл, вместо него выступает функциональное поле, имеющее топографические границы, или "созвездие" центров. В этом отношении мозг головоногих сравнивают с мозгом человека, где наблюдаются такие же функциональные области, или поля (Holst и StPaul, 1960; Wells, 1962).

Не следует также забывать, что наряду с центральным отделом нервной системы, у головоногих имеется ряд периферических ганглиев (звездчатые, желудочный, жаберные), принимающих участие в постоянном контроле за деятельностью органов дыхания, пищеварения, кровоснабжения и т.д., т.е. тех органов и систем, которые не получили или получили недостаточно компенсаторных контрольных отделов в головном мозгу. Можно полагать, что система обеспечения надежности в работе мозга простирается много шире, чем мы представляем себе это. К сожалению, почти ничего не известно о таком качестве мозговой ткани, как пластичность, т.е. способность в случае повреждения какого-либо отдела выполнения его функций другим отделом, который в нормальных условиях функционально с ним не связан. Так, в человеческом мозге явления пластичности распространены довольно широко, и благодаря им надежность работы мозга, даже в случае значительных повреждений отделов, сохраняется достаточно высокой /Вулдридж, 1965/.

Внимательно анализируя данные, представленные в табл. I, можно заметить, что одни и те же отделы (доли) мозга контролируют,

---

X/ Чем выше организация центральной нервной системы, тем сложнее механизмы локализации и приурочивания функции к структуре.

Т а б л и ц а I

Развитие страхующих механизмов в мозгу *Sepia officinalis* L.  
(составлено по данным В.Boycott, 1961)

| Функция                                    | Доля мозга                                                                                                          |
|--------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Контроль движений рук                      | Передняя базальная, медианная базальная, оптическая, брахиальная, передняя pedalная                                 |
| Контроль движений плавников                | Передняя базальная, медианная базальная, оптическая, задняя pedalная, плавниковая                                   |
| Контроль движений головы                   | Передняя базальная, медианная базальная, оптическая, задняя pedalная, палеовисцеральная                             |
| Контроль движений воронки                  | Передняя базальная, оптическая, задняя pedalная, палеовисцеральная                                                  |
| Контроль дыхательных движений мантии       | Передняя базальная, медианная базальная, оптическая, палеовисцеральная, магнo-целлюлярная                           |
| Контроль расширения хроматофоров           | Латеральная базальная, медианная базальная, оптическая, педункулярная, передняя хроматофорная, задняя хроматофорная |
| Контроль выбрасывания чернильной жидкости  | Оптическая, палеовисцеральная                                                                                       |
| Контроль движений глаз                     | Передняя базальная, оптическая, латеральная pedalная, педункулярная                                                 |
| Контроль вращения головы                   | Передняя базальная, оптическая                                                                                      |
| Контроль движений щупалец                  | Интербазальная, оптическая, передняя pedalная                                                                       |
| Контроль движений кожи                     | Передняя хроматофорная, задняя хроматофорная, латеральная базальная                                                 |
| Возбуждение гигантских нервных волокон     | Оптическая, медианная базальная, магнo-целлюлярная                                                                  |
| Контроль деятельности буккального аппарата | Верхняя буккальная, нижняя буккальная, нижняя фронтальная, медианная базальная.                                     |

как правило, деятельность не одного, а нескольких органов, т.е. по своей природе являются мультифункциональными. Например, передняя базальная доля одновременно участвует в контроле движения головы, плавников, глаз, дыхательных движений мантии и т.д. (табл. 2). Благодаря мультифункциональности мозговых клеток облегчаются возможности функциональных компенсаций и пластичности, т.е. приобретения новых функций в случае повреждения соседних отделов мозга. Кроме того, отсутствие жесткой функциональной специализации исключает необходимость накопления слишком большого числа однозначных элементов, что ведет к уменьшению общего количества элементов системы, к ее миниатюризации и компактности.

В эволюционном плане столь значительная избыточность элементов мозга Cephalopoda может быть объяснена особенностями строения нервной системы этих моллюсков. Как известно, она относится к узловому типу и является более специализированной по сравнению с исходным типом — диффузным. Диффузная нервная сеть проводит раздражение по всем направлениям одинаково, так как каждая ее клетка связана со всеми окружающими без какого-либо определенного порядка. В диффузной нервной системе (например, кишечнополостных) еще нет разделения на центральный и периферический отделы, отсутствует специализация и среди самих нервных клеток. Множественность межнейронных связей приводит к их широкой взаимозаменяемости, а следовательно, и к большой надежности функционирования такой нервной системы. Вследствие этого, даже весьма значительные повреждения организма не только не грозят гибелью всей системе, но и оказываются легко исправимыми. Таким образом, диффузная нервная система, будучи весьма несовершенной в отношении организации точных и направленных реакций организма на раздражение, в то же время обладает достаточным запасом надежности (Коган, 1966).

Моллюски, и в особенности головоногие, будучи достаточно высоко организованными формами по сравнению с кишечнополостными, имеют и более совершенную нервную систему, а именно: узловую. Узловой тип строения нервного аппарата представляет дальнейший этап эволюции нервной организации. Он характеризуется разделением на центральный и периферический отделы. Дифференциация отделов сопровождается клеточной дифференциацией, которая проявляется как в их морфологии, так и в функциях. Все это дает возможность

Т а б л и ц а 2

Мультифункциональность мозговых структур *Sepia officinalis*  
(составлено по данным В.Boycott, 1961)

| Доля мозга            | Функция                                                                                                                                                                                                                        |
|-----------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Передняя базальная    | Контроль движений рук, плавников, головы, глаз; дыхательных движений воронки и мантии; вращательных движений головы                                                                                                            |
| Медианная базальная   | Контроль движений рук, плавников, головы; дыхательных движений воронки и мантии; расширения хроматофоров; возбуждения гигантских нервных волокон; деятельности буккального аппарата                                            |
| Латеральная           | Контроль движений головы, рук, плавников, глаз, воронки, щупалец; дыхательных движений мантии; расширения хроматофоров; выбрасывания чернильной жидкости; вращательных движений головы; возбуждение гигантских нервных волокон |
| Брахиальная           | Контроль движений рук                                                                                                                                                                                                          |
| Передняя педальная    | Контроль движений рук, щупалец                                                                                                                                                                                                 |
| Задняя педальная      | Контроль движений плавников, головы, воронки                                                                                                                                                                                   |
| Плавниковая           | Контроль движений плавников                                                                                                                                                                                                    |
| Налевовисцеральная    | Контроль движений головы, воронки; дыхательных движений мантии; выбрасывания чернильной жидкости                                                                                                                               |
| Мегноцеллюлярная      | Контроль дыхательных движений мантии; возбуждение гигантских нервных волокон                                                                                                                                                   |
| Латеральная базальная | Контроль расширения хроматофоров; движений кожи                                                                                                                                                                                |
| Педункулярная         | Контроль расширения хроматофоров; движений глаз                                                                                                                                                                                |

для объединения их в целостную систему на более высоком уровне с образованием высших координирующих отделов. Одновременно усложняются и дифференцируются нервные пути, соединяющие



отдельные ганглии (узлы) и проводящие возбуждение в периферические отделы и из них. Функционально формирование узлового нервного аппарата связано с развитием более точной моторики и ее рефлекторного управления, что принципиально противоположно диффузности, которую характеризует определенность и фиксированность межнейронных отношений, жесткая детерминированность путей проведения импульсов. Узловой тип организации по сравнению с диффузным означает централизацию нервной системы и вместе с тем ее специализацию, носящую структурно-функциональный характер. Одни клетки, эволюционно являющиеся более древними, сохраняют лишь воспринимающие функции — это так называемые сенсорные, или чувствительные, нейроны, другие специализируются в передаче воспринятого раздражения на другие клетки — либо нервные (ассоциативные нейроны), либо на эффекторный аппарат (двигательные нейроны). Морфологически эти группы нейронов также различны; нейроны низших моторных центров по своим размерам значительно крупнее нейронов сенсорных центров и центров высшей координации (области молчания).

Естественно, что наметившаяся специализация нервной системы ведет к падению ее надежности, — повреждение того или иного участка оказывается пагубным для организма. Вполне справедливо мнение (Коган, 1966) о том, что противоречие между жестким детерминированием межнейронных связей и обеспечением достаточной надежности системы явилось основным условием, ограничившим дальнейшее усложнение нервной системы по этому типу.

Разрешение этих противоречий нашло свое воплощение в нервной организации позвоночных животных, где система отдельных ганглиев превратилась в непрерывную мозговую трубку, символизируя собой пример рационализации (Завадский, 1967) и обеспечивая высокую степень интеграции целостных актов поведения в виде сложнейших систем высшей нервной деятельности.

### Заключение

Функционально-морфологический анализ мозга *Cephalopoda* (на примере *Sepia officinalis* L.) с точки зрения возможной оценки его надежности дает основание сделать вывод о чрезвычайно сильном развитии в его строении взаимодополняющих структур, функциональной заменяемости его отделов и пластичности.

Развитие страхующих систем вместе с развитием изолирующих



механизмов обеспечивает высокую степень надежности работы мозга головоногих моллюсков. Изоляция мозга достигается благодаря расположению его внутри головы, между глазами, обрастанию со всех сторон твердой и прочной хрящевой оболочкой — головной капсулой, аналогичной черепу позвоночных, и мягкими тканями. Толщина стенки головной капсулы настолько значительна, что в отдельных местах (в области системы вертикальных долей) превышает толщину самих долей.

Страхующие механизмы можно разделить на несколько групп. Первую группу составляет собственно нейронная избыточность (в мозге осьминога *Octopus vulgaris* насчитывается около 170 млн. нервных клеток, что, безусловно, способствует увеличению его абсолютных размеров). Вторую группу составляет функциональная взаимозамещаемость, чрезвычайно широко представленная в организации мозга, о чем свидетельствуют нейрофизиологические исследования. К третьей группе следует отнести способность мозговых клеток к пластичности, т.е. в случае травмы приобретения совершенно новых функций пораженного участка мозга. Наконец, надежность работы мозга не может не зависеть от диффузной локализации мозговых функций, что должно в значительной мере снижать вероятность случайных помех. Кроме того, к числу страхующих механизмов нервной системы у цефалопод следует отнести наличие ряда периферических ганглиев, осуществляющих постоянный контроль за деятельностью различных органов и систем органов. Такое разделение страхующих механизмов мозга на группы весьма условно и грешит механистичностью, поскольку на самом деле они и структурно, и функционально неразделимы. Единица субстрата обеспечивает и структурную избыточность (полимеризацию субстрата), и функциональную компенсаторность (дифференциацию), и пластичность, т.е. выступает уже как страхующая система высшего порядка.

В эволюционном плане развитие в мозге цефалопод совершенно устроенной системы обеспечения его надежности обусловлено значительной специализацией нервной системы этих моллюсков по сравнению с таковой низших беспозвоночных, с одной стороны, и позвоночных — с другой.

#### ЛИТЕРАТУРА

А с т а ф ь е в А.К. Надежность живых систем. — В кн.:  
Вопр. философии, 6, 1967.

В у л д р и д ж Л. Механизмы мозга. "Мир", М., 1965.

З а в а д с к и й К.М. Проблема прогресса живой природы. - В кн.: Вопр. философии, 9, 1967.

К а б а н о в Г.К. Скелет белемнитид. "Наука", М., 1967.

К о г а н А.Б. Эволюционный подход к изучению принципов нейронной организации мозга. - В кн.: Проблемы нейрокибернетики. Изд-во Ростовск. ун-та, 2, 1966.

К о н д а к о в Н.Н. Класс головоногих моллюсков (Cephalopoda) /.- кн.: Руководство по зоологии. Изд-во АН СССР, М.-Л., 2, 1940.

У о л т е р Г. Живой мозг. "Мир", М., 1966.

У ш а к о в И.А. Основные принципы и методы теории надежности. - В кн.: Вопр. философии, 6, 1967.

Ш м а л ь г а у з е н И.И. Факторы эволюции. Изд-во АН СССР, М., 1946.

Ш м а л ь г а у з е н И.И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция. - Бюлл. МОИП, отдел биол., 1961.

В о у с о t t В.В. The functional organization of the brain of the Cuttlefish, *Sepia officinalis*. - Proc. Roy. Soc., 153, 1961.

Н о l s t Е. u. StPaul U. Von Wirkungsgefüge der Triebe. - Naturwiss., 47, 1960.

S a n d e r s F.K. a. Y o u n g J.Z. Learning and other functions of the higher nervous centres of *Sepia*. - J. Neuropsychiol., 3, 1940.

W e l l s M.J. Brain and Behaviour in Cephalopods. Heinemann, London, 1962.

W e l l s M.J. The Brain and Behavior of Cephalopods. - In: Physiology of Mollusca, 2, 15, 1966.

W i r z K. Etude biometrique du systeme nerveux des Cephalopodes. - Bull. Biol., 93, 1, 1959.

## ВЛИЯНИЕ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА НЕКОТОРЫЕ БЕНТОСНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

О.Г. Мионов

Углеводороды в настоящее время являются одними из основных компонентов загрязнения морей и океанов. Наибольшее количество их поступает в морскую воду с нефтью и нефтепродуктами. По дан-