

БЕСПОЗИУМ

15 марта 2018: гидравлическая локомоция



Chapman G. 1958

The hydrostatic skeleton in the Invertebrates

Biological Reviews 33(3):338-371
DOI: 10.1111/j.1469-185X.1958.tb01260.x

THE HYDROSTATIC SKELETON IN THE INVERTEBRATES

By GARTH CHAPMAN

Queen Mary College, University of London

(Received 7 November 1957)

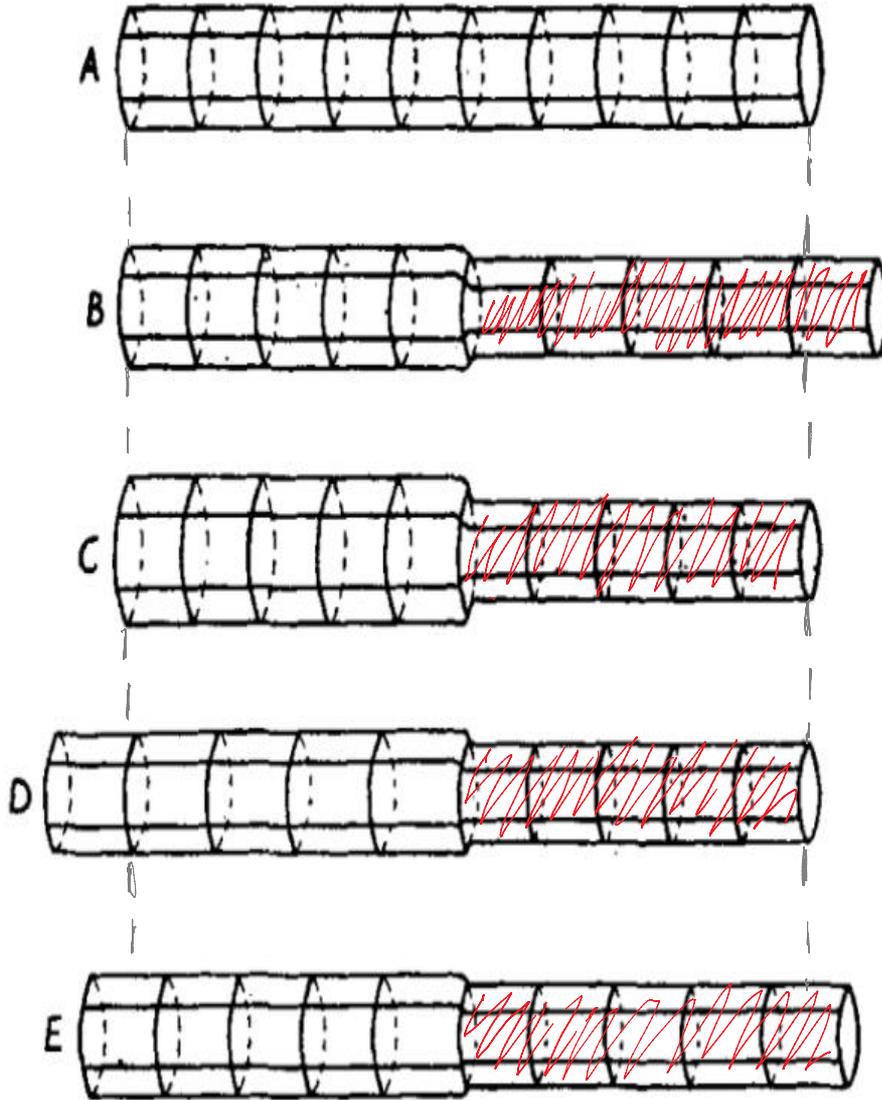
CONTENTS

	PAGE
I. Introduction	338
II. Some essential features of a fluid-muscle system	339
III. Functioning of circular and longitudinal arrangement of muscles in various animals	345
IV. Functioning of other muscle arrangements	353
V. Hydrostatic function in parts of animals	360
VI. Combination of solid and hydrostatic skeleton	363
VII. Connective tissues and the hydrostatic skeleton	364
VIII. Conclusions	366
IX. Summary	367
X. References	368
XI. Addendum	370

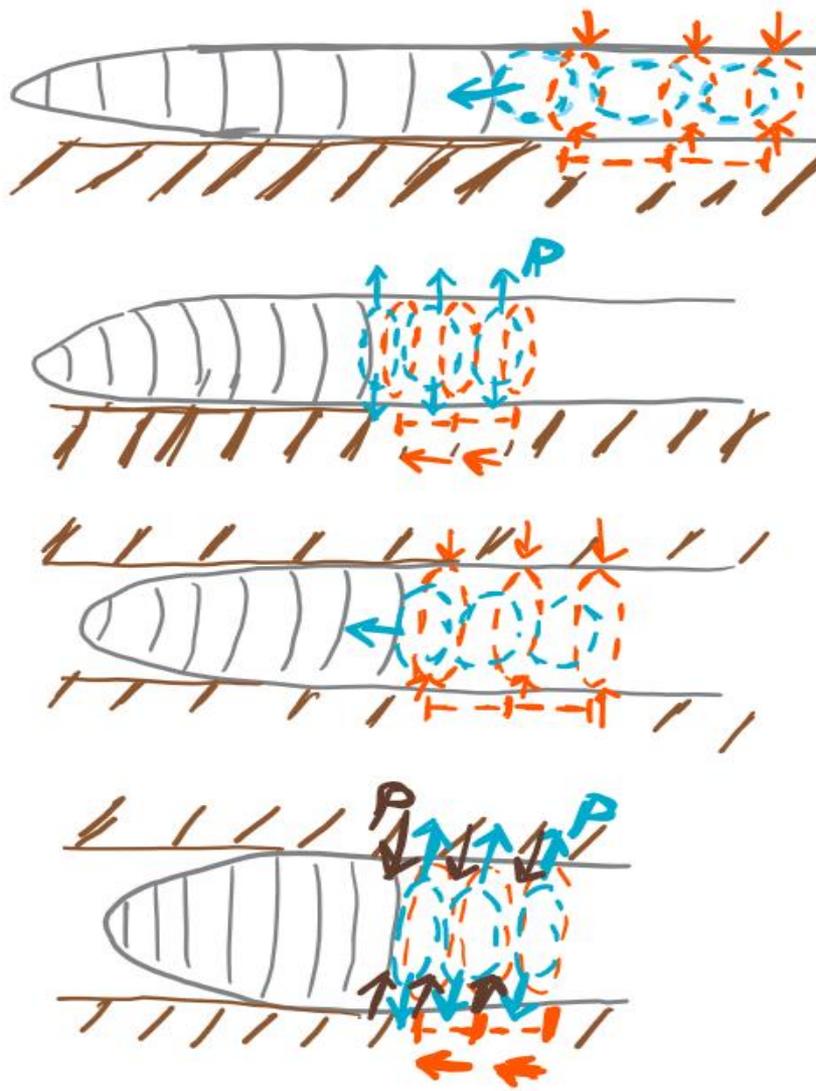
I. INTRODUCTION

The primary function of a skeleton is to provide a means by which opposing muscles may be antagonized or brought to bear upon each other for the restitution of their relaxed state. We commonly think of a skeleton as providing protection or support and these functions are performed, as well as that of muscular antagonism, by many skeletons such as those of the heads of vertebrates. But the term skeleton can be applied to any agent which acts as a means of muscle antagonism, and although body fluids have been known for a long time to provide that means it is only recently that the term *hydrostatic skeleton* has come into general use. A hard skeleton obviously can act as a support, partly by its intrinsic strength, partly by its being composed of units knit together by connective tissues and partly by the action of muscles which are attached to it. Its parts are often found to be arranged in such a way that only one or two muscles need be involved in any particular movement, a flexor and extensor for example, but it is clear that very different properties are possessed by a hydrostatic skeleton because the physical properties of liquids differ from those of solids.

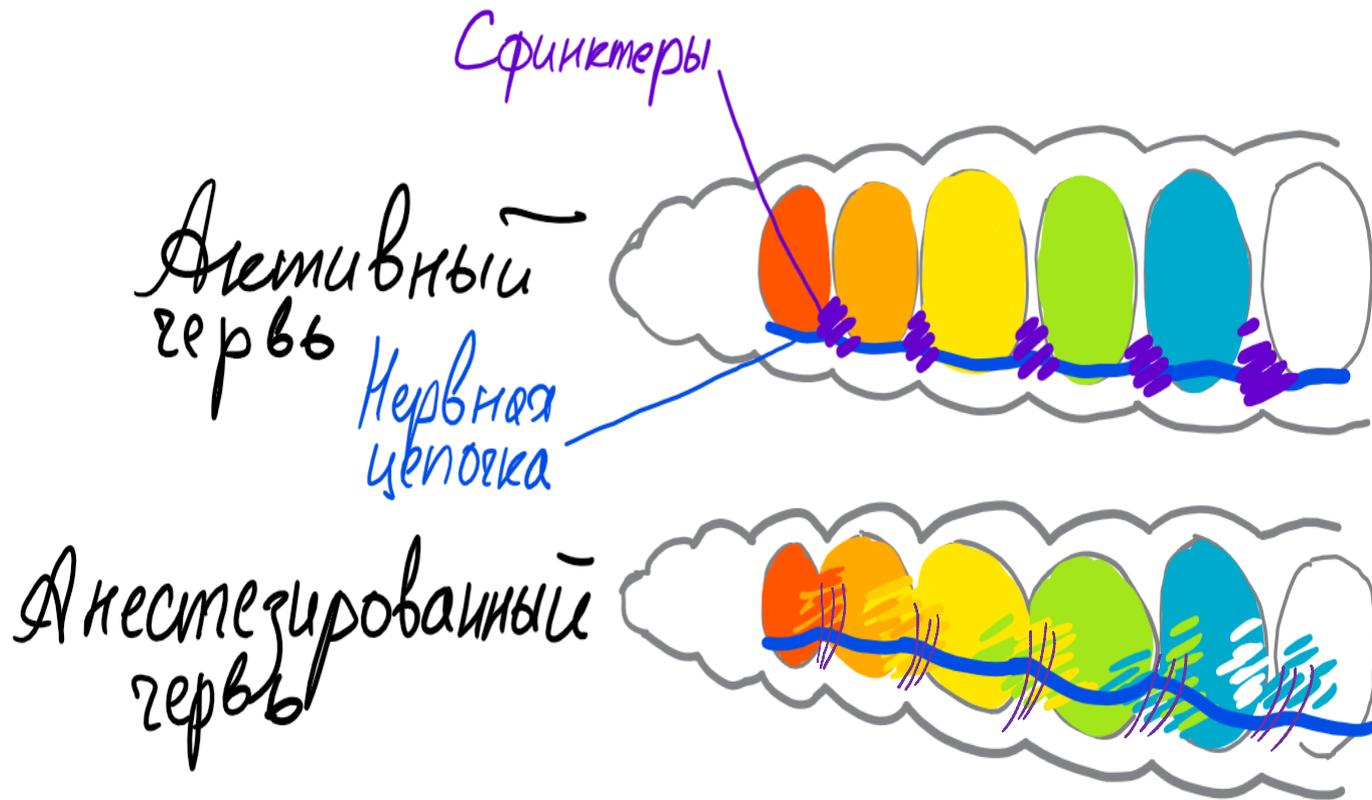
A hydrostatic skeleton may, therefore, be defined as a fluid mechanism which in one way or another provides a means by which contractile elements can be antagonized. Its use in the restoration of the resting state of a contractile unit is found in many and varied animals from protozoa to vertebrates, and although there is a common basis in the working of the fluid skeleton throughout a wide range of animals, it is perhaps surprising to find that there is also a common contractile mechanism, built on essentially the same molecular plan, from the protozoa to the



4 возможных
результата сокращения
кольцевых мышц на
конце животного
(на рисунке – правый
конец, выделен
красным)
(Charman, 1950, с
изменениями)



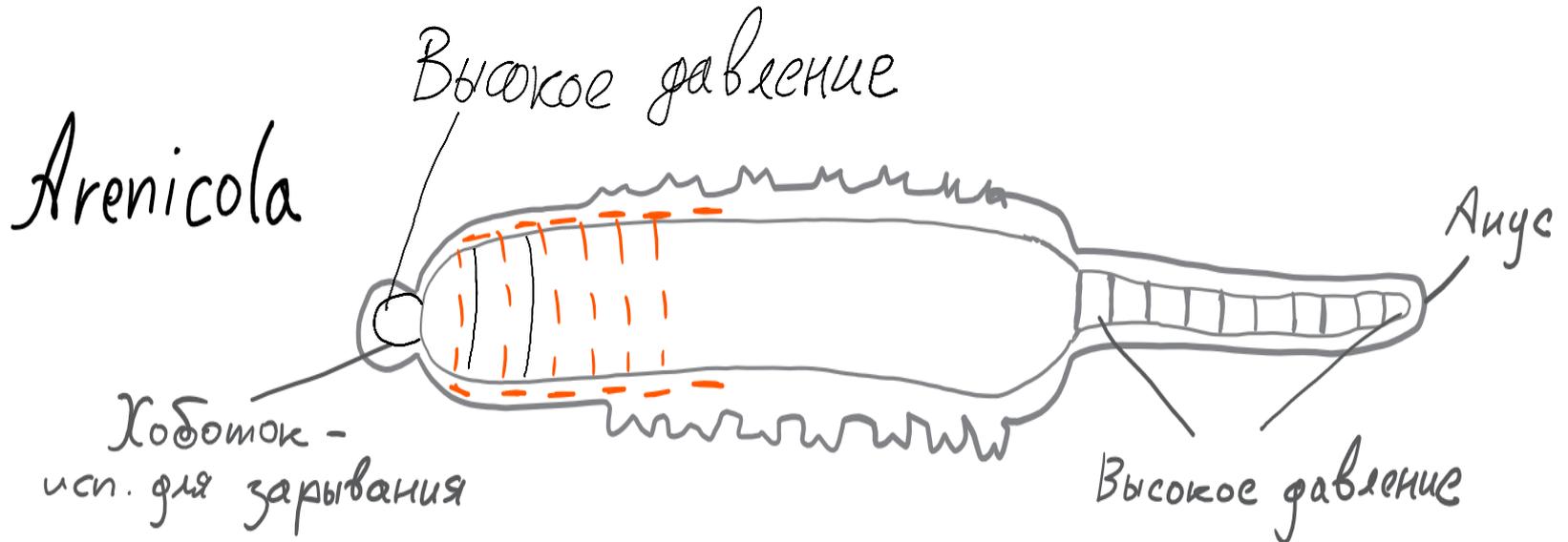
Совместная работа гидроскелета и мускулатуры при ползании и передвижении в замкнутых тоннелях



Перемещение
целомической
жидкости в
теле червя

Может ползать

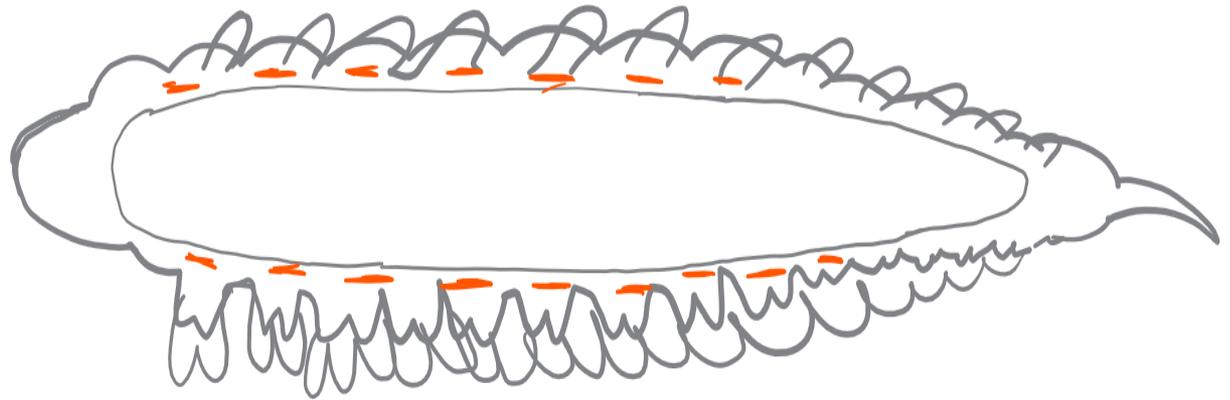
Может зарываться в сухой или влажный грунт



Может зарываться во влажный грунт при помощи хоботка

Не может ползать и совершать перистальтических движений всем телом

Errant
polychaeta



Плавает при помощи S-образных изгибов тела

Не может совершать перистальтических движений

Малахов ВВ, Богомолова ЕВ. 2016 Новый взгляд на строение и происхождение полости тела многоклеточных

Природа 12:24–39

Коваленко Мария

Новый взгляд на строение и происхождение полости тела многоклеточных

член-корреспондент В.В.Малахов,
доктор биологических наук
Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова,
Дальневосточный федеральный университет (Владивосток)
Е.В.Богомолова,
кандидат биологических наук
Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова

Возникновение целома в онтогенезе

Однослойный шар из клеток (бластула) — типичная стадия эмбрионального развития билатерально-симметричных животных (билатерий). Во многих случаях жгутиковая или ресничная бластула — это первая личиночная стадия, самостоятельно плавающая в толще воды (рис.1). Бластулы, состоящие из одинаковых жгутиковых клеток, характерны для развития иглокожих, полухордовых и даже низших хордовых, например ланцетника (правда, у него жгутиковая бластула не покидает яичников оболочек). Бластулообразные личинки характерны для кольчатых червей и моллюсков, хотя у этих животных они состоят из небольшого числа бластомеров — 64–128 клеток. Стенка бластулы впячивается, и формируется первичный кишечник. На этой стадии зародыш билатерий сходен с зародышем кишечнопольстных: он состоит из двух эпителиев (энто- и эктодермального), между которыми имеется полость — производное бластоцеля. Разумеется, полость и однослойного зародыша (бластулы), и двуслойного (гастрюлы) отделена от эпителиев базальной пластинкой. А дальше начинается самое интересное: за счет энтодермального эпите-

лия первичного кишечника формируется третий зародышевый листок — мезодерма, и появляется особая вторичная полость тела — целома.

Современная зоология выделяет четыре крупные группы билатерально-симметричных животных: вторичноротые, линияющие, щупальцевые и трохофорные (рис.2). Формирование целомической мезодермы происходит в этих группах по-разному, но подчиняется некоторым общим зако-

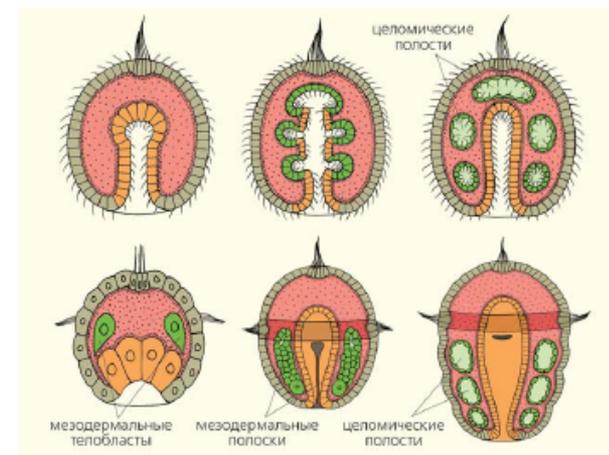


Рис.1. Схема закладки целомической мезодермы (показана зеленым) у вторичноротых (верхний ряд) и первичноротых (нижний ряд) животных. Базальная пластинка здесь и на остальных рисунках обозначена плотным рядом точек.

Ключевые слова: полость тела, бластоцель, гемоцель, целома, билатерии, эволюция, филогения.
Key words: body cavity, blastocoel, hemocoel, coelom, bilaterians, evolution, phylogeny.

Окончание. Начало см.: Природа. 2016. №11. С.33–37.

© Малахов В.В., Богомолова Е.В., 2016

Priapulida: образ жизни

Приапулиды — крупные (до 40 см) морские черви, которые ведут роющий образ жизни. При движении приапулиды выворачивают передний отдел — хобот, заякориваются им в грунте и подтягивают к хоботу заднюю часть тела.



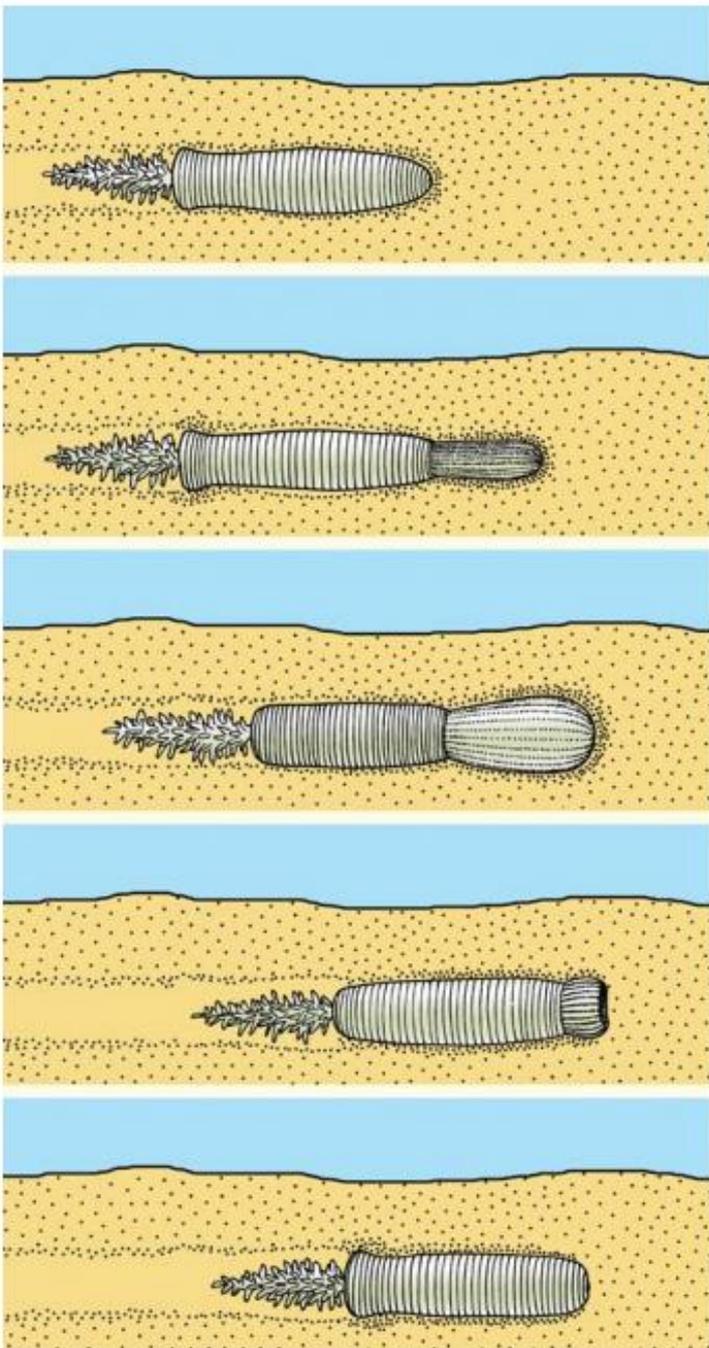
Внешний вид

Они лишены сегментации (хотя внешне их покровы кольчатые), у них нет никаких признаков конечностей, кутикула гибкая и содержит небольшое количество хитина, а мускулатура организована по типу кожно-мускульного мешка.

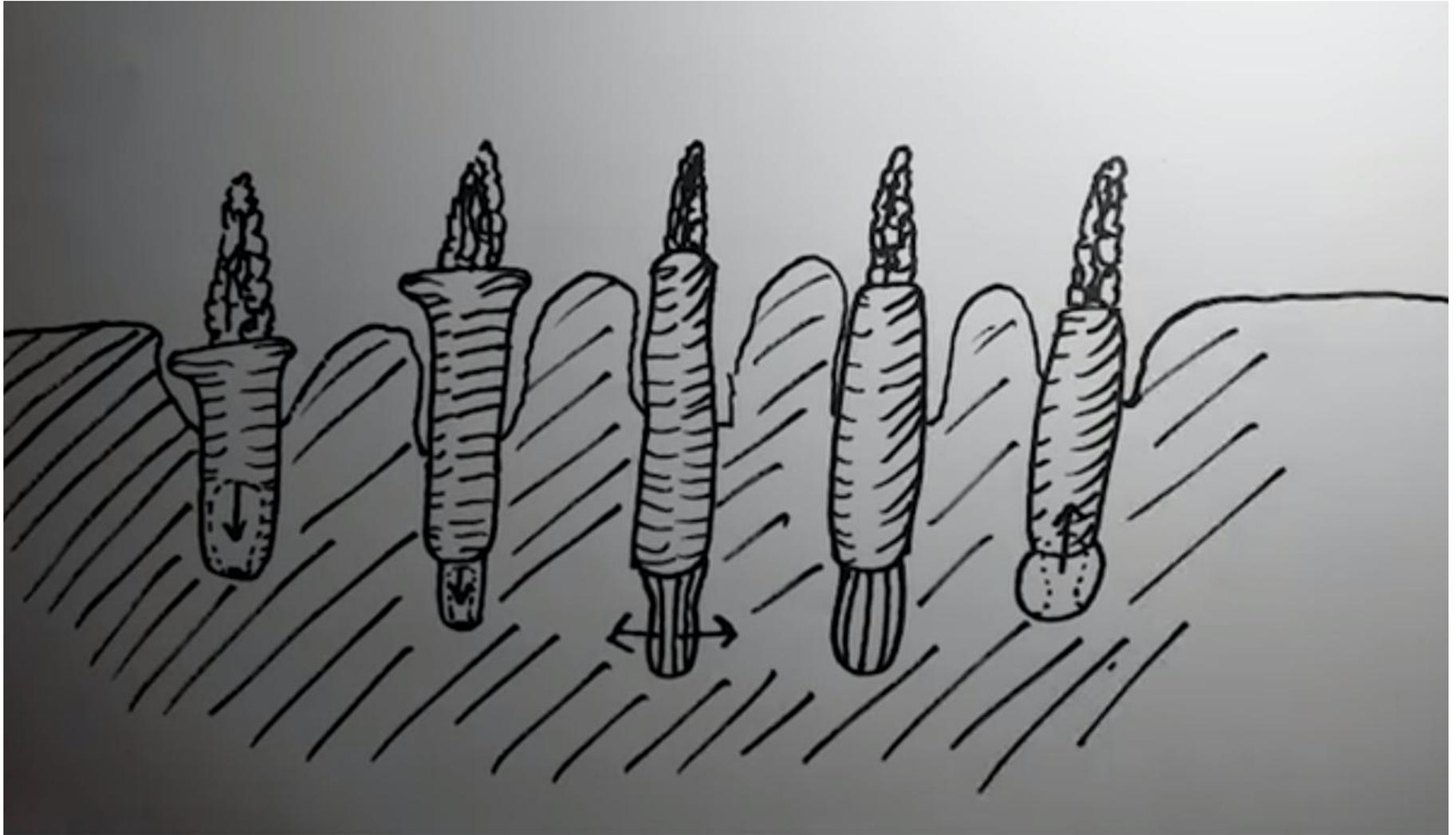


Priapulida.mp4

Текст и изображение
В.В. Малахов, Е.В. Богомолова, 2016



Движение

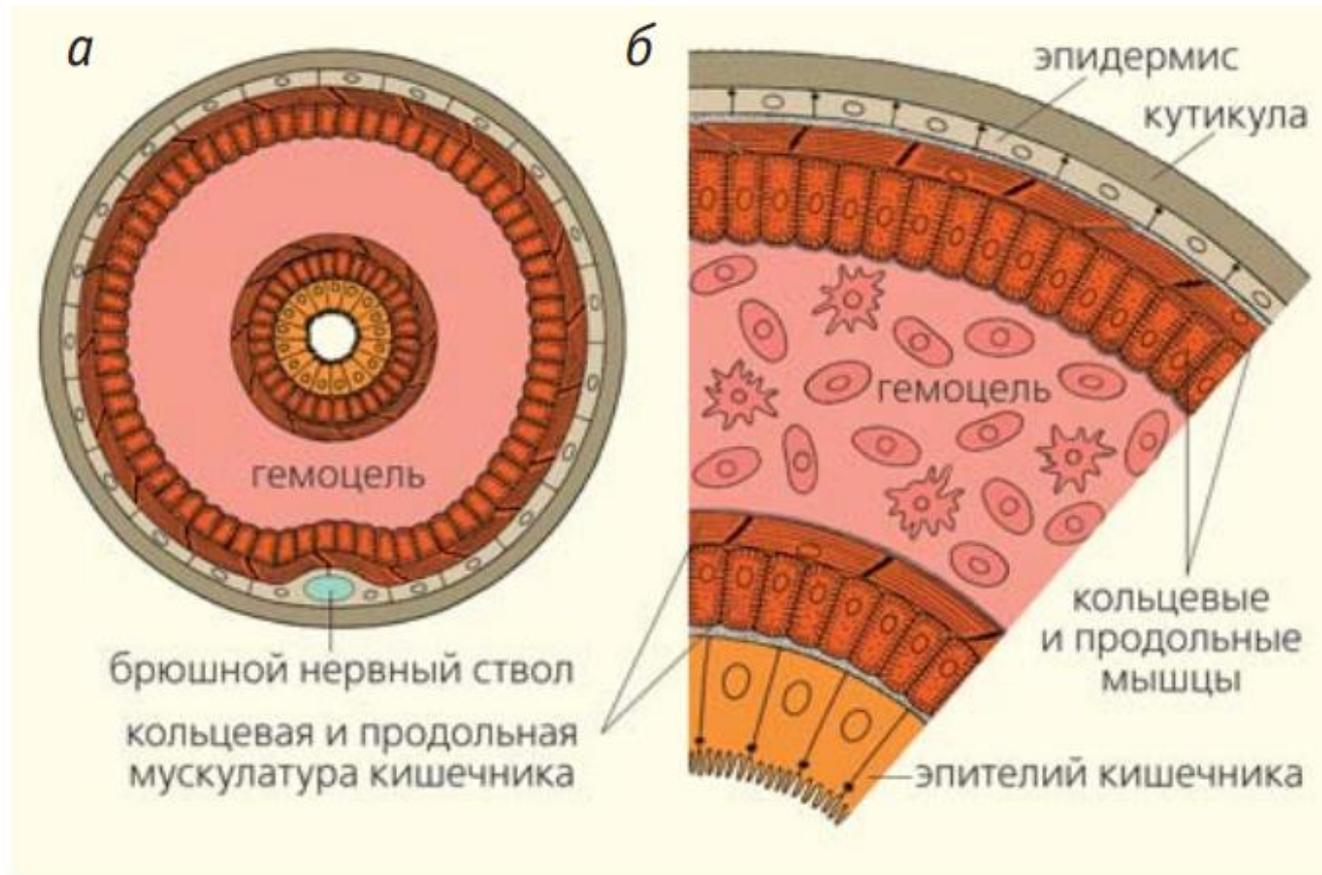


Мышцы

На переднем конце тела имеются два набора мышц-ретракторов, втягивающих хобот, — наружные короткие и внутренние длинные. Эти мышцы тянутся от стенки тела к окологлоточному кольцевому мозгу, расположенному на переднем конце тела при основании ротового конуса. Задние концы коротких ретракторов крепятся к стенке тела на уровне основания хобота, тогда как длинные ретракторы крепятся гораздо дальше к заднему концу.

Кстати, кровь приводится в движение исключительно за счёт активности мышц стенки тела.

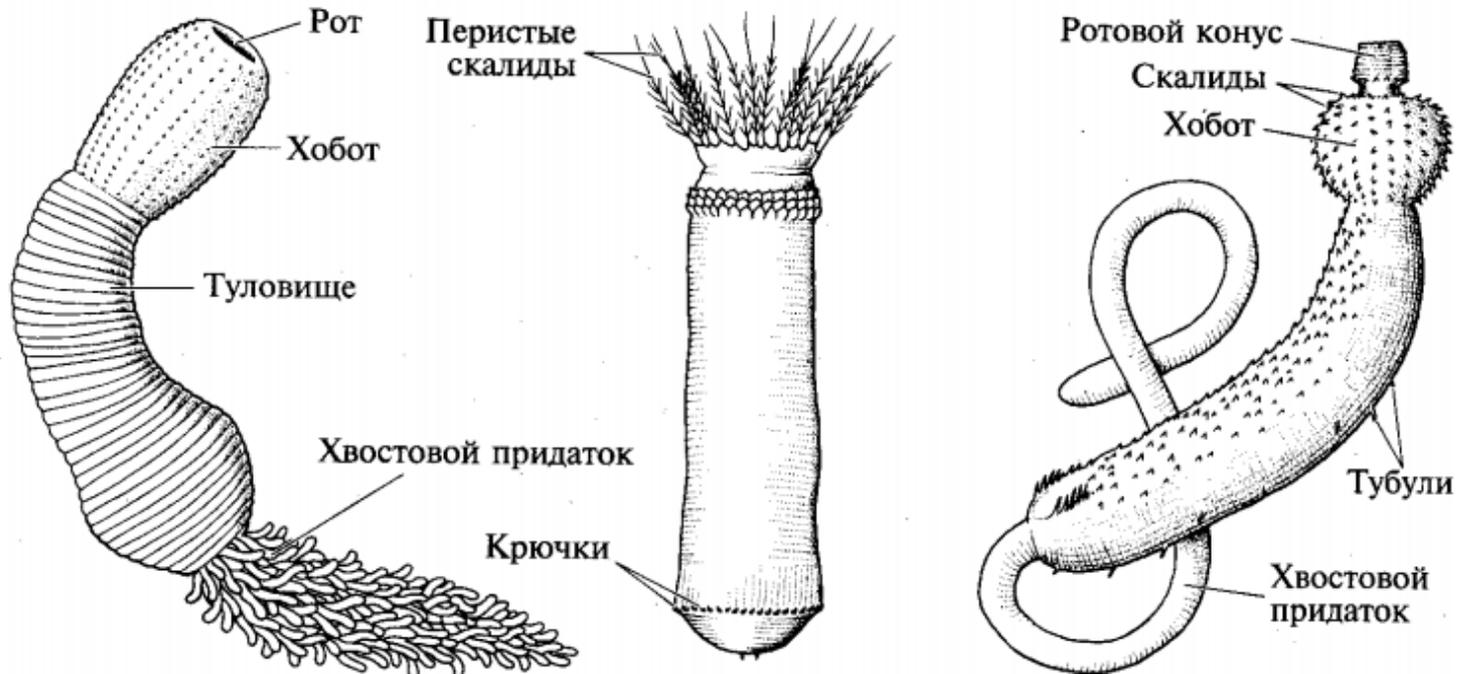
Целом приапулид



Настоящий гемоцель. Полость тела приапулид отделена от прилежащих тканей базальной пластинкой и, кроме того, содержит эритроциты, в цитоплазме которых находится дыхательный белок — гемэритрин.

Разнообразие

Источник: Рупперт, 2004



А — крупный (8 см) холодноводный *Priapulus caudatus*; Б — мелкий (от 2 до 3 мм) роющий *Maccabeus tentaculatus* из Средиземного моря использует перистые скалиды как ловушку для мелких организмов; В — карликовая приапулида (менее 2 мм) *Tubiluchus corallicola* обитает в коралловом песке в тропиках

(Перерисовано и изменено, А — по Theel из Нутап L. H. 1951. The Invertebrates. Vol. 3. McGraw-Hill Book Co., New York. P. 467; Б - совмещено из Пор F.D. 1972. Priapulida. In Parker SP. (Ed.): Synopsis and Classification of Living Organisms. McGraw-Hill Book Co., New York. Pp. 941—944, и Calloway C.B. 1982. Priapulida. In Parker.; В — с рисунка Brian Marcotte)

Ископаемые приапулиды



Ancalagon minor

«Анкалагон был сильным и подвижным хищником, способным также к рытью в донном грунте. Набор хитиновых шипов и крючьев на его теле очень богат. А вот хобот у него небольшой и толком не втягивающийся — очевидно, при передвижении анкалагон задействовал не столько хобот (как современные приапулиды), сколько свое относительно длинное туловище.»
(Сергей Ястребов для elementy.ru)

Ottoia prolifica из сландцев Берджесс



Newell GE. 1950

Role of the coelomic fluid in the movements of earthworm

Journal of Experimental Biology
27(1):110-122

THE ROLE OF THE COELOMIC FLUID IN THE MOVEMENTS OF EARTHWORMS

BY G. E. NEWELL

From the Zoology Department, Queen Mary College, University of London

(Received 4 August 1949)

(With One Text-figure)

INTRODUCTION

The manner in which earthworms move on the surface of the soil is now well known, for a brief but substantially correct account was given as long ago as 1894 by Friedlander and again in 1901 by Bohn. Further details and an account of the method by which co-ordination of the muscular movements is brought about have been given by Gray & Lissmann (1938*a*). Darwin's (1881) account still remains the best source of information on the burrowing of earthworms, but he was chiefly concerned with their habits and only to a lesser degree with the mechanics of burrowing. He gives, however, some valuable data on the times taken by worms to burrow into different kinds of soil and confirms an observation of Perrier that the anterior end of the body of the worm is first attenuated and thrust a little way into the soil and then expanded so that the soil is pushed away on all sides. Darwin also brought forward strong evidence for the view that burrowing into very compact soils is effected by the worms literally eating their way through it.

In a previous paper (Chapman & Newell, 1947) an attempt was made to describe the functioning of the body fluid-muscular system of the lugworm, and it was shown that even in inactive worms the body-wall muscles had a tonus sufficient to maintain a distinct positive pressure in the coelomic fluids. During movement, particularly during burrowing, the internal pressures rose to much higher figures, and from these calculations could be made of the thrusts which could be exerted against the substratum. It was believed, therefore, that measurements of the internal pressures developed in earthworms during movement and a knowledge of the way in which pressure changes are distributed about the body would help in an understanding of the mechanics of movement not only of these but of other animals with a similar body plan.

An essential preliminary to an understanding of the role of the coelomic fluid in the locomotion of the earthworm is a knowledge of the morphological relations of the coelomic compartments and of the structure of the septa, particularly of their musculature and of any perforations which may exist in them. In the lugworm, where septa are absent from the greater part of the body, circulation of the coelomic fluid is in no way impeded, and during burrowing fluid is driven forwards into the more active anterior segments, thus increasing the possibility of greater forward

Гидравлическая локомоция

Межсегментные перегородки - септы - разделяют кольцевую мускулатуру, продольные мышцы тянутся через несколько сегментов.

Сокращаясь в каждом сегменте, мышцы дают на целомическую жидкость, которая растягивает расслабленные продольные мышцы и изменяет форму сегмента - он становится длиннее и тоньше. Благодаря этому передний конец червя продвигается вперед.



(Н.Грин, У.Стаут, Д.Тейлор, Биология, 1993)

Обычно у червей сфинктер вентрального отверстия сжимается и образует эффективный барьер на пути жидкости из одного сегмента в другое. Сфинктеры дорсальных пор и нефридиопоров обычно не допускают выхода целомической жидкости и выдерживают давление, выходящее за пределы нормального диапазона.

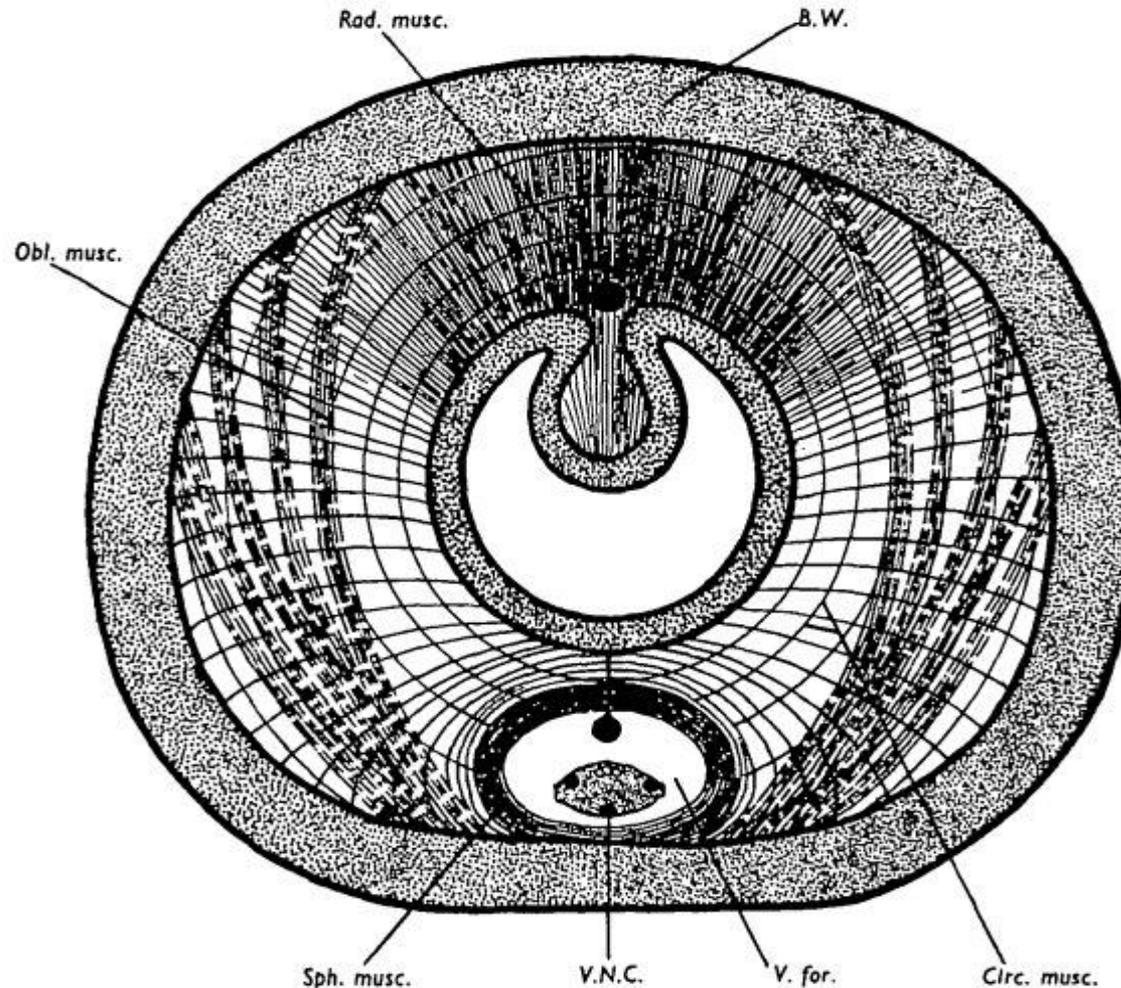


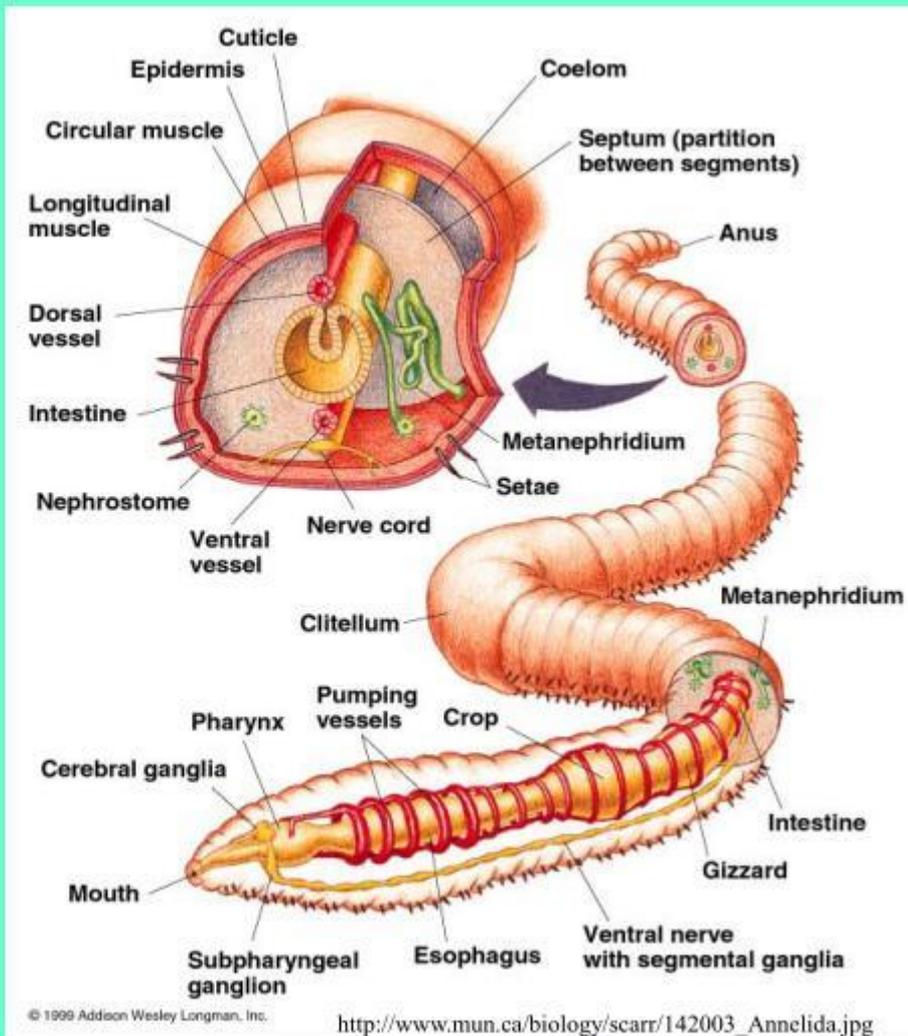
Fig. 1. Diagram to show the arrangement of the septal muscles: *B.W.*, body wall; *Circ. musc.*, circular muscles; *Obl. musc.*, oblique muscles; *Rad. musc.*, radial muscles; *Sph. musc.*, sphincter of ventral foramen; *V. for.*, ventral foramen; *V.N.C.*, ventral nerve cord.

Перегородки дождевого червя помогают движению, потому что они обеспечивают внутреннее разделение между сегментами тела червя и не позволяют жидкости переходить в другой сегмент. Постоянное сокращение мышц и распределение жидкости в пределах каждого сегмента позволяют дождевому червю передвигаться.

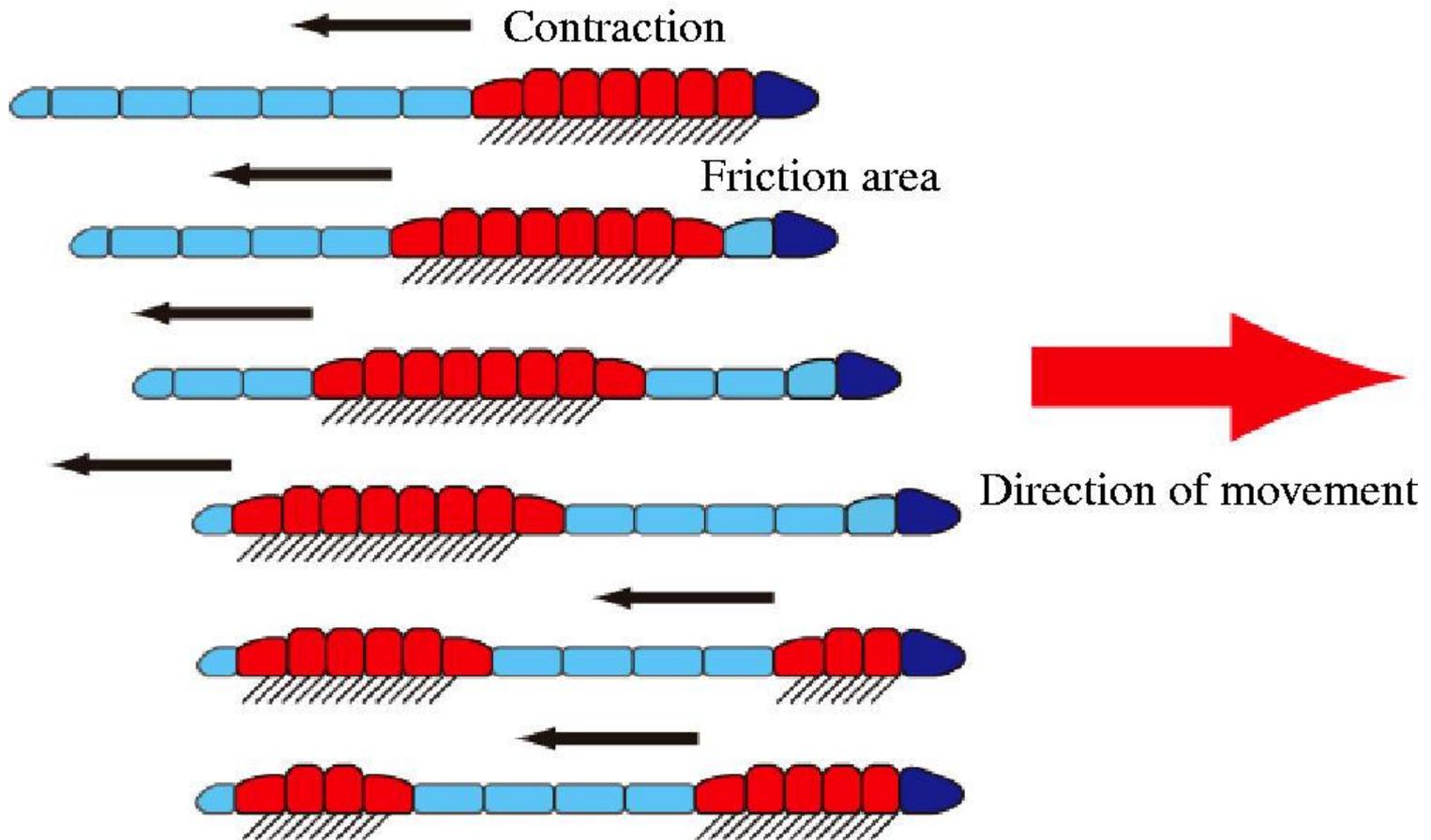
The earthworm body is fundamentally segmented. Here is a typical segment:

Each segment is filled with coelomic fluid, under some pressure, which provides “stiffness.”

The segments near the head are specialized for other physiological functions.



Изменения давления в целомической жидкости в разных частях тела червя можно регистрировать с помощью капиллярного манометра. Манометрические измерения показали, что среднее давление в передней части тела примерно в два раза больше, чем давление в задней части тела животного. Эти результаты еще обсуждаются, так как показания манометра не проявляют быстрых колебаний давления, которые происходят во время извивающихся движений червя.



Clark RB. 1964
Dynamics of
Metazoan Evolution:
the origin of the coelom
and segments

Oxford University Press, 302 p.

Жураковская Анна

Oxford University Press, Amen House, London E.C.4
GLASGOW NEW YORK TORONTO MELBOURNE WELLINGTON
BOMBAY CALCUTTA MADRAS KARACHI LAHORE DACCA
CAPE TOWN SALISBURY NAIROBI IBADAN ACCRA
KUALA LUMPUR HONG KONG

© *Oxford University Press, 1964*

DYNAMICS IN
METAZOAN EVOLUTION

The origin of the coelom
and segments

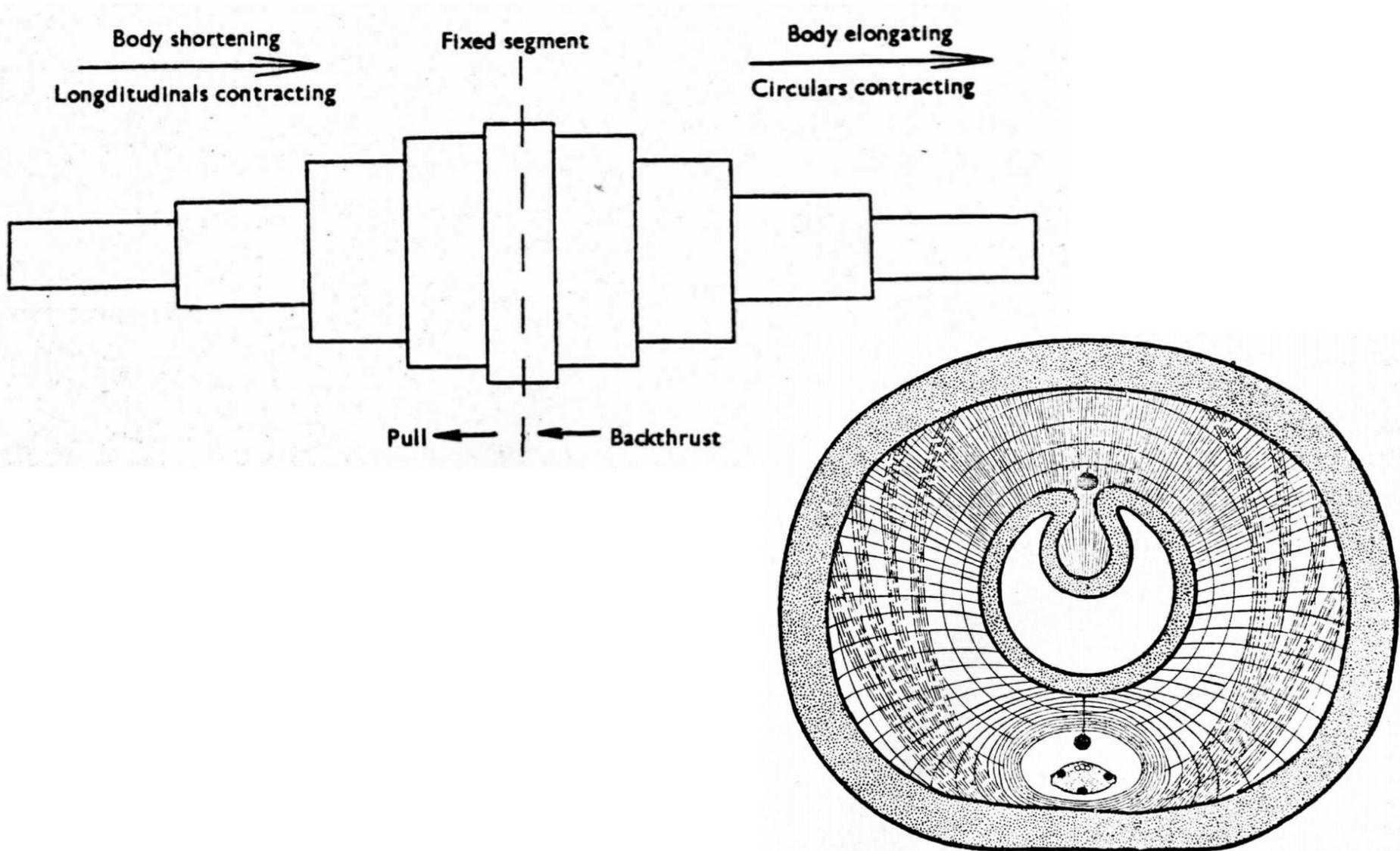
BY

R. B. CLARK

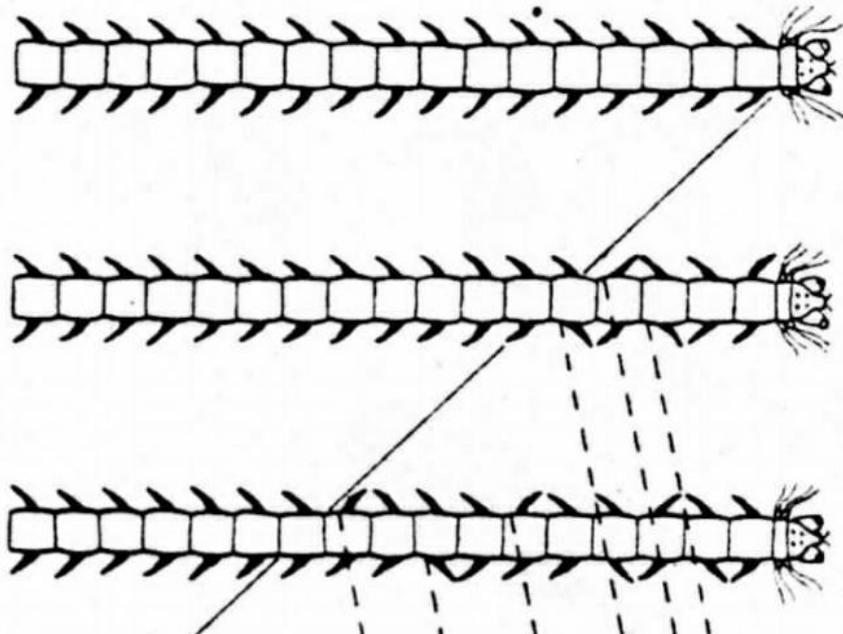
LECTURER IN ZOOLOGY
UNIVERSITY OF BRISTOL

CLARENDON PRESS · OXFORD
1964

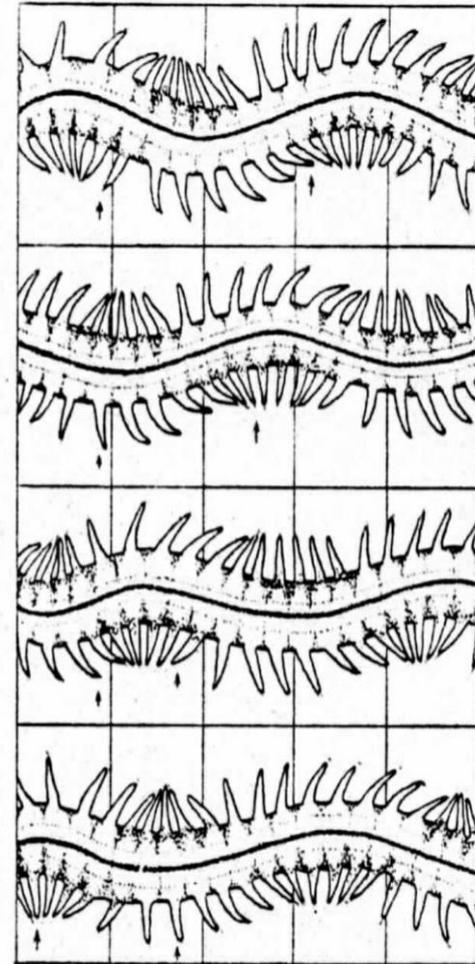
Передвижение, септа и мускулатура олигохет



Движение полихет



Медленное движение за счет параподий, *Nereis* sp.



Быстрое движение за счёт продольных мышц и параподий



Nereis sp.

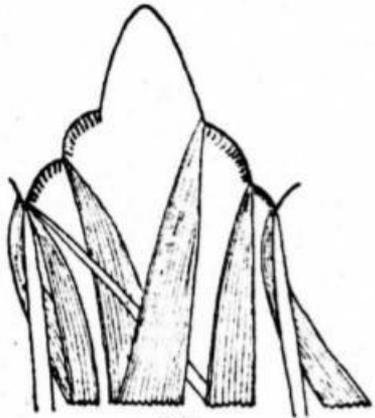


Subella sp.

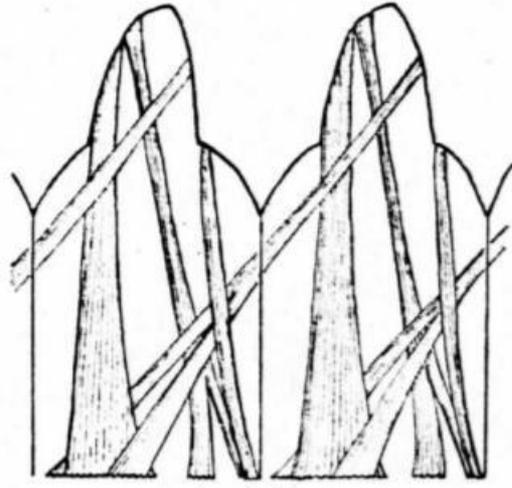


Мускулистый хобот,
Nephtys sp.

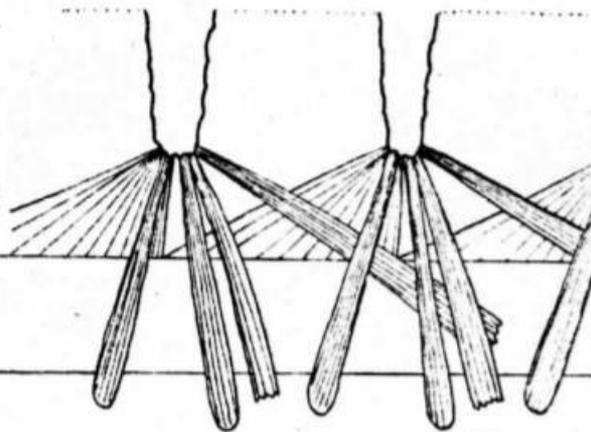
Мышцы полихет: изменения в связи с появлением параподий



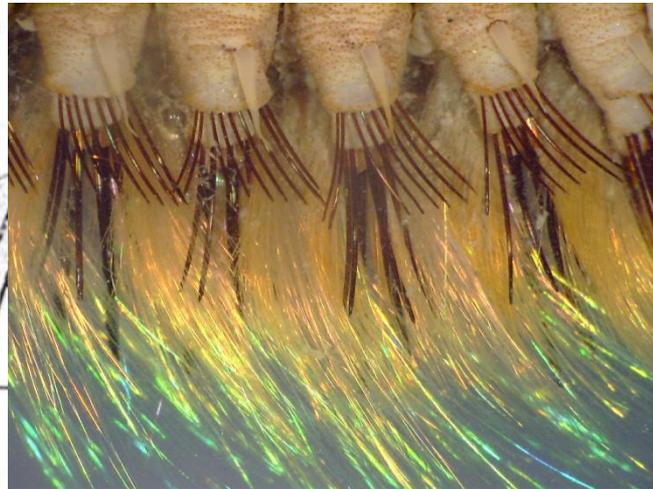
Nephtys sp.



Nereis sp.

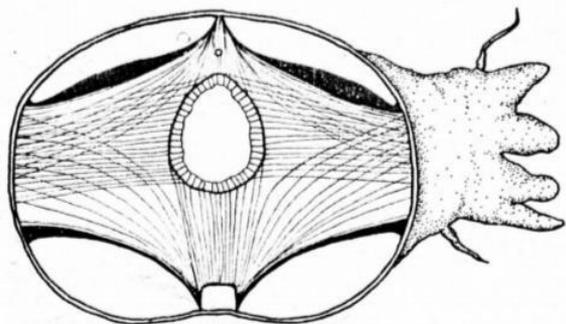


Aphrodite sp.



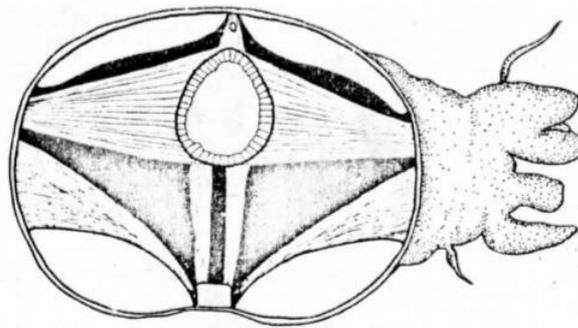
Септы полихет

Ophiodromus sp.



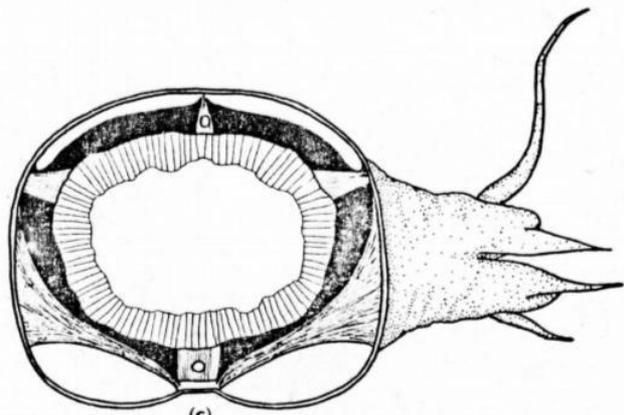
(a)

Nereis sp., задний сегмент



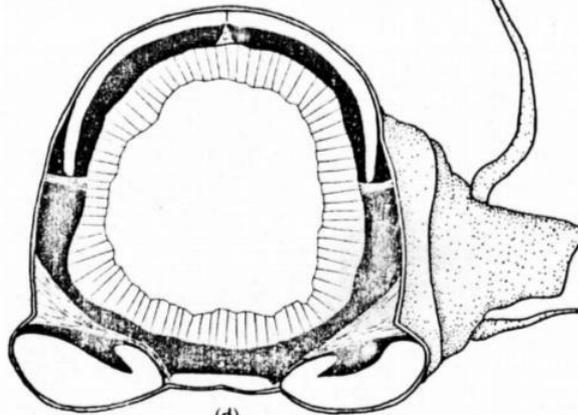
(b)

Nereis sp., передний сегмент



(c)

Ophiodromus sp.

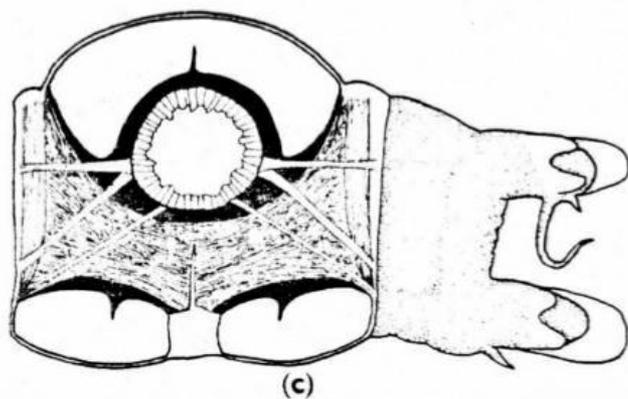
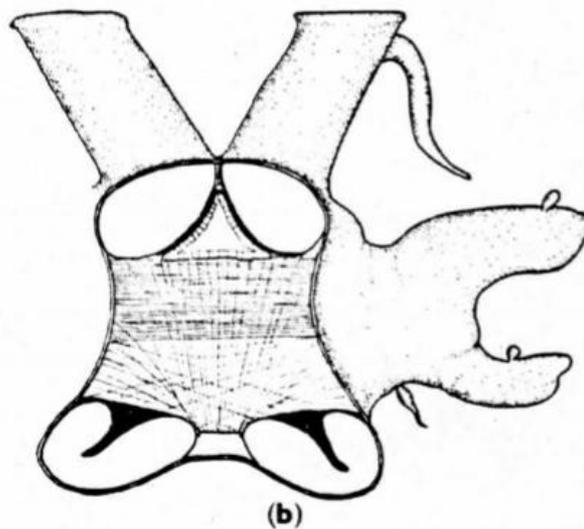
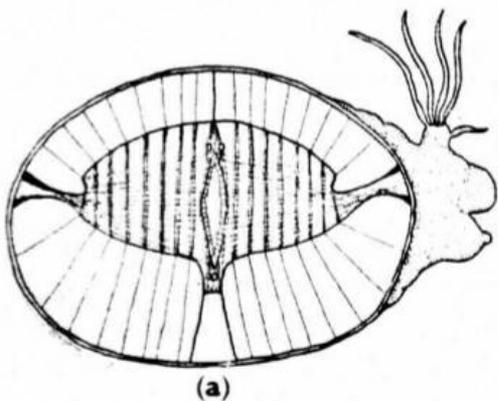


(d)

Hesione sp.



Hesione sp.



A – *Marphysa* sp., задний сегмент с развитыми дорсо-вентральными волокнами

B – *Sigalion* sp., развитые горизонтальные волокна

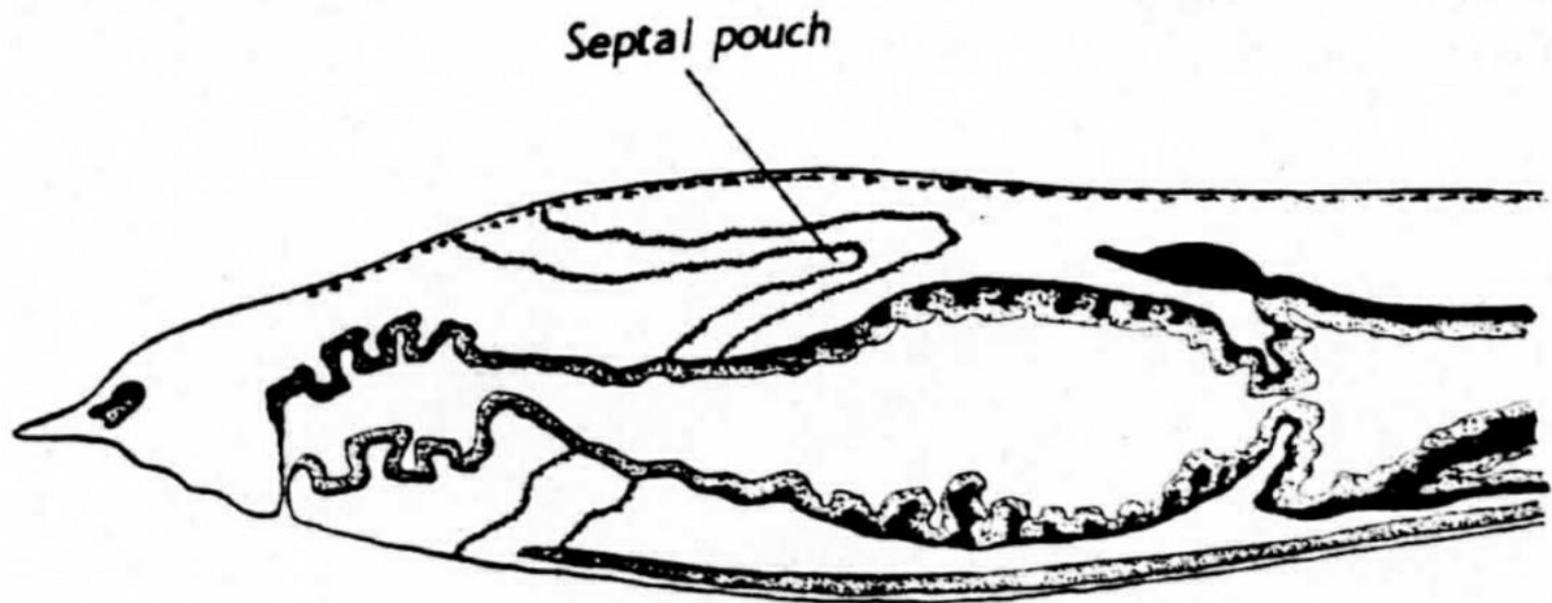
C – *Nephtys* sp., септа редуцирована до мышц кишечника, а функция септы выполняется гипертрофированными косыми мышцами.



Marphysa sanguiana



Преобразование септы у *Orphelia*



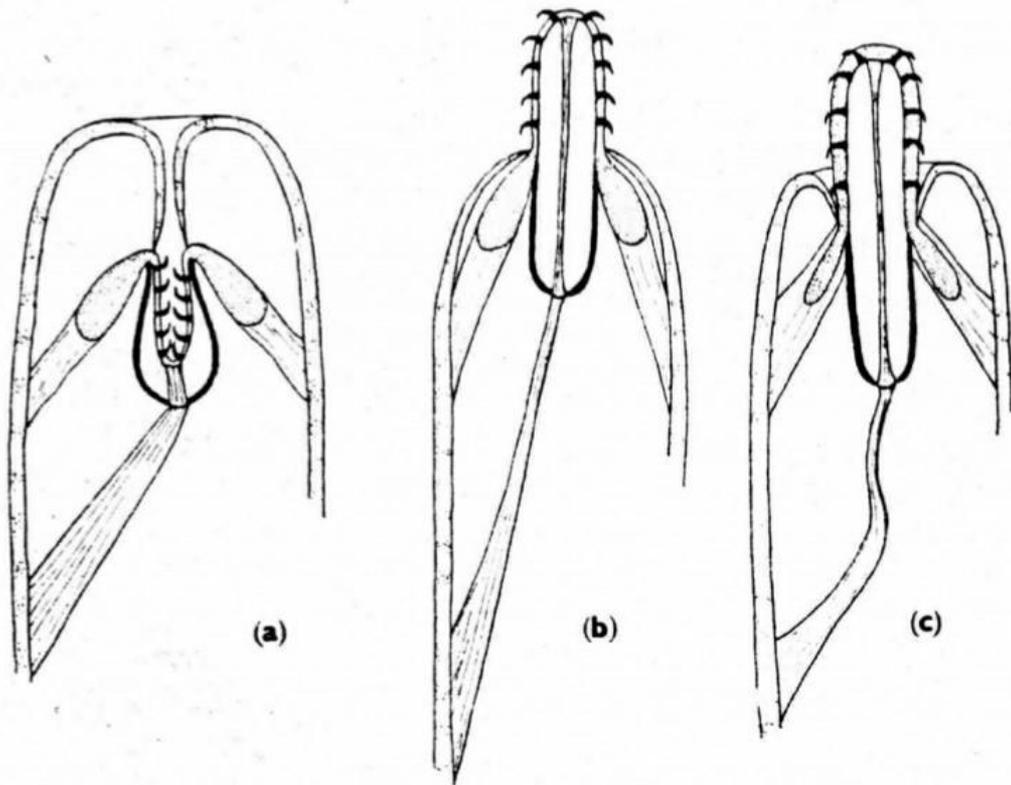


FIG. 86. Proboscis apparatus of *Acanthocephalus*, (a) introverted, (b) everted, (c) contraction of neck muscles, compressing the lemnisci, forcing fluid into the proboscis epidermis, and drawing the anterior part of the trunk over the everted proboscis. (Diagrams based on unpublished observations by R. A. Hammond.)

Участие септы в выбросе хоботка у *Acanthocephalus*



Литература:

Малахов ВВ, Богомолова ЕВ. 2016. Новый взгляд на строение и происхождение полости тела многоклеточных // Природа 12:24–39.

Chapman G. 1958. The hydrostatic skeleton in the Invertebrates // Biological Reviews 33(3):338–371.

DOI: 10.1111/j.1469-185X.1958.tb01260.x

Clark RB. 1964. Dynamics of metazoan evolution: the origin of the coelom and segments. Oxford University Press, 302 p.

Newell GE. 1950. Role of the coelomic fluid in the movements of earthworm // Journal of Experimental Biology 27(1):110-122.