Так называемые «настоящие» многоклеточные (Eumetazoa), в свою очередь, делятся на два раздела: радиальные, обладающих множеством осей симметрии, и билатеральные, имеющие одну ось симметрии.

К радиальным относится тип Стрекающие или кишечнополостные.

Тип кишечнополостных включает три класса: **гидрозои, сцифоидные медузы, коралловые полипы**, представители которых различаются между собой по степени сложности строения и по характеру поведенческой активности. Среди кишечнополостных имеются прикрепленные формы – полипы и активноплавающие – медузы.

**Впервые в эволюции нервная система возникает у кишечнополостных**, и представляет **собой нервную сеть**. Отростки нервных клеток, проходят **в основании эпидермы, над мезоглеей, образуя нервное сплетение** распространяясь на различные расстояния и образуя между собой синаптические контакты, **образуют двумерную нервную сеть**, проходящую **по всему телу животного**.

Важной функциональной особенностью **нервных сетей является их способность к диффузному распространению возбуждения**, что обусловлено преобладанием неполяризованных связей нейронов, входящих в состав нервных сетей.

Нервные клетки обладают **спонтанной активностью**, которая распространяется по нервной сети **медленно и диффузно** и обеспечивает плавательные движения.

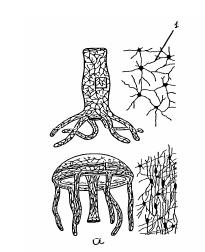
Скорость проведения возбуждения в нервных сетях невелика – 3-14 см/сек для сетей из медленных волокон и 120 см/сек – для сетей из быстрых крупных волокон.

Сцифоидные и гидроидные характеризуются преимущественным развитием **эпидермальной нервной системой**. В ходе онтогенеза, первые нервные клетки дифференцируются еще в процессе формирования личинки планулы. Как правило, большая часть нервных клеток планул сосредоточена в эктодерме передней половины личинки.

Интересно **что с началом метаморфоза нервные клетки дегенерируют**, например при превращении медузоидной стадии в гидроидную (вплодь до исчезновении реакции на серотонин) например у Аурелии, однако после завершения формирования первичного сцифополипа, где эпидерме находятся крупные неотростчатые округлые клетки, локализовано в щупальцах (Майорова, 2013).

**У гидрантов организация нервной системы сложнее, чем у сцифополипов.**

**Медузоидная стадия развития** также характеризуется хорошо развитой нервной системой.



Возникающая нервная сеть пронизывает тело животного, связывая чувствительные клетки с мышечными и железистыми клетками. Меньше нервных клеток отмечается в энтодерме кишечнополостных.

Согласно классическим представлениям В.Н. Беклемишева (1964), родоначальником нервных элементов могли быть полифункциональные эктодермальные клетки, которые в результате дифференциации дали начало как сократительным элементам, так и нервным элементам. Первичной формой нейронов были чувствительные клетки. В дальнейшем по мере утраты связи с поверхностью тела чувствительные клетки стали исходным материалом для дифференциации на ассоциативно-двигательных клетки, ассоциативные и мотонейроны.

Ее входами служат различные сенсорные клетки (**которые рассеяны по всему телу**): **сенсорные ямки** (хеморецепция), **глазки** (точечные глаза), **статоцисты** (гравитационная чувствительность) или **тактильные рецепторы**. Отростки нервных клеток идут к **сократительным эпителиальным клеткам**, расположенным под колоколом медузы, что обеспечивает **рефлексы**, **восстанавливающие положение тела в пространстве**.

Для первичных нейронов кишечнополостных характерна функциональная эквивалентность клеточных отростков, которые ещё не разделяются **на аксоны и дендриты**. **Нейроны не поляризованы и нервная сеть проводит возбуждение во всех направлениях**. Распространению нервного возбуждения сопутствует волна мышечного сокращения.

Характерной особенностью **нервной сети кишечнополостных** является автономность **местных реакций отдельных участков тела**, основанная **на наличии в каждом участке тела чувствительных, двигательных клеток и мускула-исполнителя, связанных между собой**.

Распределение нервных клеток и их отростков, как правило, **неравномерно по телу животного**.

**Нервные сети** многих видов кишечнополостных **могут достаточно эффективно координировать общую двигательную активность** этих животных, что связано с наличием **определенной дифференцировки нервной сети**.

Активно плавающие медузы, стоящие на более высоком уровне развития, чем прикрепленные формы полипов, характеризуются более сложной организацией нервной системы и ее функцией, более сложным развитием органов чувств. В ропалиях колокола медуз формируются сенсорные органы: «глазки», воспринимающие свет и статоцисты, регулирующие изменения положения тела у медузы в пространстве.

Органы чувств гидры **по сравнению с медузами более примитивны**, так как у них отсутствуют зрительные рецепторы и свет воспринимается всей поверхностью тела.

Диффузная организация нервных сетей у кишечнополостных не исключает проявления начальных стадий концентрации нейронов: Так, например, у пресноводной гидры нервные клетки образуют скопления вокруг рта и на подошве.

У гидромедуз и сцифомедуз скопления нейронов формируются параллельно с развитием специализированных сенсорных образований – краевых органов. Они расположены симметрично по краю зонтика и содержат элементарный светочувствительный орган – бокаловидный глазок, а также орган статического равновесия – статоцист. Эти рецепторные образования связаны со скоплением нейронов в верхнем и нижнем нервных кольцах. Нейроны верхнего кольца имеют синаптический контакт с рецепторными структурами. От нервных клеток нижнего кольца отростки идут к мускулатуре колокола, формируя моторный выход. Краевые органы медуз играют существенную роль в регуляции ритмической двигательной активности.

При удалении всех краевых органов у сцифомедуз нарушается упорядоченность ритмических сокращений мускулатуры колокола вплоть до полного их подавления. Нарушение координированных движений колокола наблюдается и после перерезки кольца. Однако, одного краевого органа оказывается достаточно, чтобы сохранились ритмические движения.

В связи с этим появляется выраженная **тенденция к автоматизму** при **генерации ритма двигательной активности** кишечнополостных. Например, подобные ритмы обеспечивают сокращение колокола у медуз.

**Развитие пейсмекерного механизма нервной сети** кишечнополостных связано с явными признаками централизации нервных элементов, **что выражается в скоплениях нервных клеток на подошве и у рта гидры и в краевых органах колокола медуз**.

У медуз имеются **8 краевых органов (ропалиев)**, которые, выполняя функцию пейсмейкеров, участвуют в создании плавательного ритма животного, обеспечивая непрерывное сокращение колокола.

У некоторых видов медуз нервные клетки объединяются в небольшие **нервные скопления (краевые тельца)**.

Элементы **централизации нервной системы встречаются у колониальных полипов**, в частности это периферические скопления нервных клеток, регулирующие процесс свечения. Этому процессу свойственен эффект облегчения при повторных раздражениях, а также явление последействия, выражающееся в следовом свечении после сильного механического раздражения. Функциональная организация даже элементарных нервных сетей осуществляется на базе таких общих принципов координационной деятельности нервной системы как суммация, синаптическое облегчение, следовые изменения возбудимости (Лапицкий, 2004).

В основе большинства поведенческих актов одного из наиболее изученных представителей кишечнополостных - гидры лежит сократительная способность ее тела. Сокращения обеспечиваются потенциалами, которые генерируются простейшим пейсмейкерным механизмом. Ритм работы пейсмейкерной системы гидры определяется в основном факторами внешней среды, в частности, уровнем освещенности. Полагают, что источником потенциалов в гипостроме гидры, где и локализован пейсмейкер, служат не нервные клетки, а мышечно-эпителиальные (Passano, McCullough, 1965). У более высокоорганизованных кишечнополостных (актинии Calliactis parasitica) пейсмейкерные системы являются чисто нервными образованиями (McFarlane, 1974).

Итак, у кишечнополостных, т.е. на самых ранних этапах своего возникновения нервной системы, в её функционировании проявляется явная тенденция к автоматизму при генерации ритма двигательной активности. У медуз центрально обусловленные ритмы генерируются постоянно. Дальнейшее развитие пейсмекерных механизмов в нервной системе беспозвоночных и развитие систем управления их локомоторного поведения тесно связано с централизацией отдельных нервных элементов (Свидерский, 1979).

Нервная система кишечнополостных имеет признаки определённым образом развитой структурно-функциональной системы. В эволюции впервые именно у кишечнополостных формируются специализированные клетки – рецепторы, прослеживается тенденция к развитию специализированных эффекторных систем. Также впервые возникли ассоциативные нейроны – интернейроны, ставшие связующими звеньями между рецепторами и эффекторами. Все это создало предпосылки для возникновения различных форм поведения, хотя и не слишком сложных, а также для проявления пластичности нервной системы кишечнополостных.

Несмотря на приведенные выше «достижения», кишечнополостные остаются животными с ограниченным числом ответных реакций и низким уровнем координации движения при отсутствии центрального ассоциативного органа – мозга. Централизация нервной системы ограничивается радиально-симметричным планом строения их тела. И только с появлением билатеральной симметрии начинается новый этап развития нервной системы.

Оказалось, что радиально симметричный план строения кишечнополостных, а также других типов, конструктивно не совместим с высокой степенью централизации нервной системы, существенные прогрессивные изменения в строении их нервной системы не обнаруживаются. Радиальные являются двуслойными: в построении их тела принимают участие эктодерма и энтодерма, тогда как билатеральные – это трехслойные, кроме эктодермы и энтодермы добавляется средний зародышевый листок - мезодерма (Догель, 1975; Зенкевич, Полянский, 1987).

**Поведение кишечнополостных.**

Один из важнейших принципов существования животного мира состоит в определённом соответствии строения систем организма, особенно нервной системы, и поведения. Именно посредством поведенческих двигательных реакций животное обеспечивает свою основную функцию – приспособление к окружающей среде. Большая часть поведенческих реакций кишечнополостных связана с питанием, локомоцией и защитой от неблагоприятных воздействий внешней среды. Их поведение варьирует по степени сложности от довольно простых форм у гидры до более сложных у актиний.

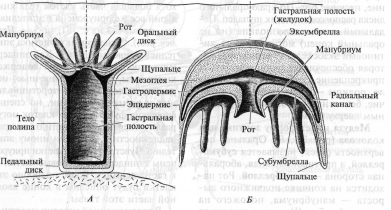
Наиболее сложно организовано поведение у свободно плавающих медуз. Однако у всех кишечнополостных двигательные реакции медленны и стереотипны. При воздействии неблагоприятных стимулов общий характер их поведения проявляется в медленном сокращении всего тела или его частей в зависимости от места приложения стимула и его интенсивности. Это явление было изучено на примере защитной реакции – закрытия ротового диска у актиний (Детьер, Стеллар, 1967).

В определённых условиях изолированные фрагменты их тела реагируют так же, как и целое животное. Пищевое поведение пресноводной гидры включает следующие этапы: щупальца захватывают пищевые объекты, расположенные на щупальцах стрекательные клетки (нематоцисты) выстреливают и парализуют добычу, щупальца подносят ее ко рту и заглатывают. Круговые движения тела способствуют проталкиванию пищи в среднюю часть полости. Координация пищевого поведения осуществляется благодаря функционированию нервной сети и специфических хеморецепторов. Мотивация пищевого поведения кишечнополостных зависит от состояния их внутренней среды. Как правило, у сытых животных поисковые движения прекращаются, а деятельность стрекательных клеток заторможена.

У кишечнополостных выявлены примитивные, несигнальные формы индивидуально приобретенных реакций: привыкание и суммационный рефлекс. Привыкание является удобной моделью для изучения механизмов обучения и памяти в эволюционном плане, поскольку эта элементарная форма обучения - гидры (Тушмалова, 1987) критерием привыкания служило прекращение сокращения щупалец при действии пороговых вибрационных импульсов частотой 60 Гц, следующих через каждые 10, 15, 30 сек в течение 30 мин. Угашение реакции сокращения щупалец зависело от частоты раздражения. При более частом раздражении угашение наступало более быстро. Реакция привыкания сохранялась на протяжении 15 - 60 мин после прекращения раздражения. В ответ на действие раздражителей большей силы или стимулов другой модальности наблюдалось растормаживание угашенной реакции сокращения.

Другая форма простейшего обучения кишечнополостных базируется на суммации следов возбуждения в нервных сетях, вследствие чего возрастает реактивность животного на действие разнообразных раздражителей.

Суммационный рефлекс можно образовать у пресноводной гидры при сочетании света (условного сигнала с длительностью от 5 сек до 1 мин) с электрическим раздражителем (безусловным сигналом) при интервалах от 2 до 3 мин. (Чайлахян, 1957) После нескольких таких сочетаний световой стимул приобретает сигнальное значение и гидра отвечает сокращением тела (оборонительная реакция) только на его действие без подкрепления. электрическим током Применение любого индифферентного внешнего раздражителя вызывало аналогичную реакцию, что доказывает её суммационную природу.



Две разные морфологические формы книдарий — медуза и полип — часто чередуются в одном жизненном цикле. Полип похож на цветок: цилиндрический удлиненный стебелек — тело полипа возвышается над аборальным педальным диском (подошвой). На противоположном конце «стебелька» расположен оральный диск, в центре которого находится манубриум, или гипостом, — возвышение, несущее рот. По краю орального диска расположен венчик щупалец. Педальный диск и тело полипа (но не оральный конец) могут выделять хитиновый экзоскелет — перидерму, которая обеспечивает полипу защиту и прикрепление к субстрату. Как правило, полипы — прикрепленные, сидячие, бентосные животные с обращенным кверху ртом. Медуза имеет форму зонтика или колокола. Оральная поверхность (диск) называется субумбреллой, а противоположная, аборальная сторона — эксумбреллой. Рот находится на кончике подвижного выроста — манубриума, похожего на слоновий хобот. Щупальца отходят от края колокола и окружают рот. Обычно медузы плавают за счет пульсации колокола; их рот обращен при этом