

В.В. Кузьменко

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ
АНАТОМИЯ
ПОЗВОНОЧНЫХ**

Учебно-методический комплекс

2009

УДК 591.4(075)
ББК 28.66я73
К89

Автор: преподаватель кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **В.В. Кузьменко**

Р е ц е н з е н т ы:

заведующий кафедрой гистологии, цитологии и эмбриологии УО «ВГМУ»,
доктор медицинских наук, профессор *О.Д. Мядлец*, заведующий кафедрой экологии
и охраны природы УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук,
доцент *А.М. Дорофеев*

Учебно-методический комплекс по сравнительной анатомии позвоночных включает примерный план лекций и лабораторных занятий, курс лекций, вопросы для самоконтроля и список рекомендованной литературы.

Предназначено для студентов биологического факультета специальностей «Биология», «Био-экология».

УДК 591.4(075)
ББК 28.66я73

© Кузьменко В.В., 2009
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2009

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Примерный план лекций	5
Примерный план лабораторных занятий	6
Кожные покровы позвоночных	7
Опорно-двигательная система	20
Мышечная система	49
Органы пищеварения	53
Органы дыхания	61
Кровеносная система	68
Органы выделения	81
Репродуктивная система	91
Нервная система	104
Органы чувств	116
Литература	130

ВВЕДЕНИЕ

Наука об анатомическом строении животных относится к старейшим зоологическим дисциплинам. Она не может утратить своего значения и в наше время. Несмотря на более чем трехвековую историю, сравнительная анатомия накопила не только огромный фактический материал, но и опыт его теоретической интерпретации, составляющий одно из важных достижений биологии.

В учебно-методическом комплексе «Сравнительная анатомия позвоночных» представлены методические материалы, которые включают примерный план лекций и лабораторных занятий, курс лекций с вопросами для самоконтроля и список литературы. Курс лекций рассчитан на 20 часов и содержит сведения об эволюции и морфофункциональных преобразованиях систем органов позвоночных животных. Сравнительный способ подачи материала позволяет студентам упорядочить знания по отдельным системам органов, выстраивая их в эволюционном порядке.

Данное учебное издание может быть использовано студентами биологического факультета специальностей «Биология», «Биоэкология» при изучении спецкурса «Сравнительная анатомия позвоночных», а также при изучении и для подготовки к экзамену по курсу «Зоология позвоночных». Может быть полезным студентам медицинских вузов, учреждений образования сельскохозяйственного профиля, учителям профильных биологических классов.

ПРИМЕРНЫЙ ПЛАН ЛЕКЦИЙ

№	Тема	Час
1.	Кожа и ее производные у позвоночных животных (кожные железы, роговые и костные образования).	2
2.	Осевой скелет: позвоночный столб. Строение позвонков. Отделы позвоночного столба у водных и наземных позвоночных, их функции. Осевой скелет: мозговой череп. Видоизменения мозгового черепа водных и наземных позвоночных животных. Висцеральный скелет: его строение и преобразования.	2
3.	Скелет конечностей и поясов. Особенности скелета, связанные со средой обитания и способом передвижения. Мышечная система позвоночных. Соматическая и висцеральная мускулатура, ее местоположение и функции.	2
4.	Пищеварительная система позвоночных животных. Развитие пищеварительного тракта. Функции пищеварительной системы.	2
5.	Органы дыхания позвоночных животных. Особенности строения органов дыхания у водных и наземных позвоночных. Механизм дыхания в разных группах позвоночных.	2
6.	Органы кровообращения позвоночных животных, строение сердца и схема кровообращения водных позвоночных.	2
7.	Выделительная система позвоночных животных. Особенности строения в группах Anamnia и Amniota. Эмбриональное поколение почек.	2
8.	Половая система позвоночных животных. Особенности половой системы, связанные с типом оплодотворения.	2
9.	Нервная система позвоночных животных.	2
10.	Органы чувств. Особенности строения в разных группах позвоночных животных.	2
ИТОГО:		20

ПРИМЕРНЫЙ ПЛАН ЛАБОРАТОРНЫХ ЗАНЯТИЙ

№	Тема	Цели и задачи	Час
1.	Сравнительный обзор кожных покровов позвоночных животных.		2
2.	Сравнительный обзор строения осевого скелета.		2
3.	Сравнительный обзор строения висцерального скелета черепа.		2
4.	Сравнительный обзор строения скелета конечностей и их поясов.		2
5.	Мышечная система позвоночных.		2
6.	Сравнительный обзор пищеварительной системы.		2
7.	Сравнительный обзор органов дыхания.		2
8.	Сравнительный обзор кровеносной системы (Анамнии).		2
9.	Сравнительный обзор кровеносной системы (Амниоты).		2
10.	Сравнительный обзор органов выделения.		2
11.	Сравнительный обзор половой системы.		2
12.	Сравнительный обзор нервной системы.		2
13.	Органы чувств.		2
Итого:			26

КОЖНЫЕ ПОКРОВЫ ПОЗВОНОЧНЫХ

Необходимость защиты от неблагоприятного воздействия внешней среды (повреждений, перегревания, высыхания) возникла в процессе эволюции у самых разных животных. Если бы не было кожи, то мышцы и другие органы были бы обнажены, и малейшее прикосновение к ним могло бы повредить их нежные ткани. Без кожи живые организмы так же не могут жить, как и без сердца, мозга, печени и т.д. Гладкую, голую кожу можно встретить в животном мире довольно редко, чаще всего на ней формируются всевозможные производные. При использовании животных в своих целях, человека интересует не столько кожа, сколько ее производные: мех, перья, рога, панцири и т.д. Крокодилова кожа, изделия из рогового покрова черепахового панциря, самые разные украшения из перьев и меха привели их первичных владельцев к гибели, а некоторые виды – почти к полному исчезновению с лица земли: ради модных украшений человек никогда не стеснялся в средствах.

Кожа – сложный и многофункциональный орган. Она ограничивает тело животного и вместе с мускулатурой придает ему форму и удерживает внутренние органы. Покровы защищают тело от механических повреждений, препятствуют проникновению в организм животного бактерий, микроорганизмов, химических веществ. Покровы участвуют в регуляции водного баланса, защищая тело и от потери воды, и от чрезвычайного его насыщения. Благодаря наличию специализированных структур, желез и обильной гиперемии кровеносными сосудами кожа участвует в дыхании и выведении конечных продуктов.

Кожа и ее производные пигментированы. Окраска тела также многофункциональна: она делает одних животных незаметными, других – демонстративными. Пигменты кожи защищают тело животного от избыточного проникновения ультрафиолетовых лучей.

Кожа снабжена нервными окончаниями и специализированными рецепторными образованиями, которые осуществляют сенсорную функцию при общении животного со средой. Видимо, неслучайно большинство органов чувств эмбрионально возникает из специализированных участков наружных покровов зародышей. Производные кожи принимают участие также в формировании органов передвижения (перепонки на лапах, между конечностями и телом, маховые и рулевые перья), служат для хватания, борьбы, защиты (роговые рога, щитки, острые выросты).

Кожа позвоночных (хордовых) двухслойная: она состоит из наружного эпидермиса и внутреннего кутикса.

Между эпидермисом и следующим, соединительнотканым, сло-

ем кожи – кутисом – лежит базальная мембрана, образованная чаще эпителиальной, но отчасти и соединительной тканью.

Толщина кожи у позвоночных варьирует: так, у млекопитающих она колеблется от 2,8 см (на хребте слона) до 0,02–0,075 мм (в перепонках летучих мышей). Кроме того, она может быть различной на разных частях тела одного и того же животного, например, у новорожденного бегемота разница в толщине кожи на внешней стороне бедра и внешней стороне пальцев – 11 мм, что составляет 80% ее толстой части. Эпидермис достигает наибольшей толщины на местах, испытывающих постоянное трение при хождении и лазании; нередко здесь образуются мозоли (подошвы лап, седалищные мозоли некоторых обезьян, мозоли на коленях у верблюдов и т.п.). Самая толстая кожа была обнаружена у выбитой человеком стеллеровой коровы, родственницы современных тюленей.

Эпидермис кожи расположен на поверхности и состоит главным образом из клеток – это эпителиальная ткань, происходящая из эктодермы зародыша. Примером эпидермиса простейшего типа служит эпидермис ланцетника, состоящий всего из одного слоя цилиндрических клеток и не содержащий железистых элементов; у молодых особей он покрыт ресничками, а у взрослых – тонкой кутикулой, секретирваемой его клетками. У взрослых позвоночных, за исключением круглоротых, кутикула отсутствует, а эпидермис всегда многослойный. У рыб и амфибий вся толща эпидермиса образована обычно «живыми» клетками, содержащими нормальную протоплазму. Кожа большинства рыб и водных амфибий до некоторой степени проницаема; большинство современных амфибий, ввиду отсутствия на их эпидермисе какого-либо покрытия из кости или соединительной ткани, использовали эту проницаемость, превратив кожу в важный орган дыхания, снабженный специальными кровеносными сосудами, лежащими под эпидермисом.

С переходом некоторых амфибий и амниот к постоянному наземному образу жизни характер эпидермиса изменяется. У обитателей суши, для которых потеря воды через кожу становится серьезной проблемой, наружная часть эпидермиса отличается от нижележащей. Его нижний базальный мальпигиев слой пожизненно остается деятельным и продуцирует к поверхности новые слои клеток, поэтому поверхностные нарушения эпидермиса у них легко восстанавливаются. Верхний слой эпидермиса – роговой – состоит обычно из клеток уплощенной формы. У наземных позвоночных (в том числе и у некоторых амфибий) в них накапливается водонепроницаемый белок (кератин или кератогиалин). При изнашивании и повреждении верхние клетки слущиваются и заменяются новыми, лежащими ниже. Кровеносных сосудов эпидермис не имеет.

Роговые производные эпидермиса – приобретения наземных позвоночных животных. Их основное назначение – предохранение тела от иссушения и защита от повреждений. Эмбрионально роговая чешуя закладывается как выпячивание эпидермиса с мезодермальным сосочком внутри. Такое сочетание тканей сохраняется и у взрослых животных.

Утолщения рогового слоя есть на теле жаб в виде бородавок или участков сплошного покрова. На теле рептилий образуется сплошной покров из роговых чешуи или щитков.

У некоторых рептилий под роговыми чешуями есть окостенения мезодермального слоя кожи (рис. 1).

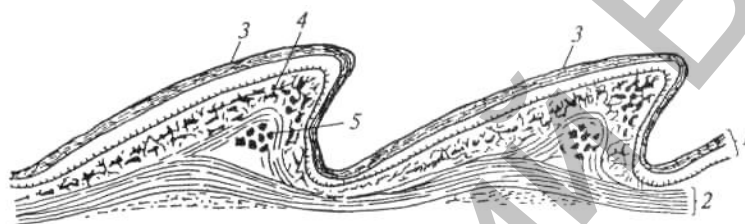


Рис. 1. Продольный разрез через кожу ящерицы:

1– эпидермис; 2 – собственно кожа; 3 – роговой слой; 4 – пигментные клетки;
5 – кожные окостенения.

Роговая чешуя покрывает черепицеобразно и тело ящерицеобразных млекопитающих – панголинов. Тело крокодилов, панцирь черепах и броненосцев покрыты с поверхности роговыми щитками. Щитки и чешуйки сохраняются на ногах птиц, на хвостах некоторых млекопитающих (крысы, бобры и др.).

Видоизменениями рогового покрова следует считать роговые чехлы на челюстях – клювы. Они свойственны черепахам, некоторым вымершим рептилиям, однопроходным млекопитающим и, наконец, всем птицам. Роговые структуры располагаются на конечностях – когти, ногти, роговые перепонки и складки на пальцах птиц, подошвенные подушечки у млекопитающих, кожные гребешки на лапах приматов, копыта на концах пальцев копытных млекопитающих. Роговым производным являются рога у полорогих копытных млекопитающих: быков, козлов, баранов, антилоп. Прямые или изогнутые, иногда закрученные, эти роговые чехлы покрывают костные выросты лобных костей черепа. Они нарастают на протяжении всей жизни и не отторгаются.

К роговым производным эпидермиса относятся также перьевой покров птиц и шерстный (волосяной) покров млекопитающих.

Перьевой покров. Тело птицы покрыто перьями. Развитие перьев в онтогенезе птиц указывает на их тесную генетическую связь с чешуями рептилий. Как и зачаток роговой чешуи, зачаток пера возникает в виде бугорка соединительнотканного слоя кожи, покрытого сна-

ружи эпидермисом (рис. 2).

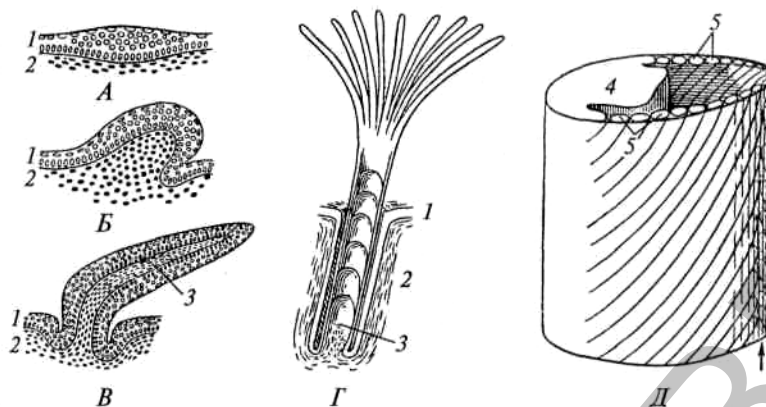


Рис. 2. Схема развития пера:

А–В – продольные разрезы через зачатки пера разного возраста;
Г – эмбриональное перо в разрезе; Д – стереограмма развивающегося контурного пера; 1 – эпидермис; 2 – кутис; 3 – сосочек пера;
4 – зачаток стержня; 5 – зачатки бородок. После сбрасывания наружной кожицы бородки опахала освобождаются и раздвигаются в обе стороны по линии, указанной стрелкой.

По мере роста бугорок отклоняется назад, а его основание опускается в глубь кожи, образуя влагалище будущего пера и его сосочек, обильно снабжаемый кровью, через который происходит питание растущего пера. Эктодермальная часть зачатка, разрастаясь, дифференцируется на продольное утолщение – будущий стержень и два продольных кия этого утолщения, которые позднее распадаются на бородки опахала. Весь зачаток покрыт снаружи тонким роговым чехликом, разрушающимся по мере оформления пера. После удаления чехлика опахала освобождаются, левая и правая его половинки раздвигаются в стороны. Кроме эмбриональной закладки на генетическую близость пера к чешуе рептилии указывает и то обстоятельство, что при глубоких повреждениях участков кожи на теле птиц вместо перьев отрастает чешуя.

Шерстный (волосяной) покров – характерная черта облика млекопитающих. Волосы – тоже роговое производное эпидермального слоя кожи. Однако развитие волоса в эмбриогенезе начинается иначе, чем чешуи и пера. Плотный участок эпидермальных клеток приобретает цилиндрическую форму и не выпячивается наружу, а наоборот, погружается в мезодермальную часть кожи. Крайние клетки участвуют в образовании влагалища волоса (фолликула) и сальных желез, а расположенные по центру превращаются в зачаток самого волоса. Клетки зачатка волоса ороговевают (рис. 3, Д, Е).

В структуре развитого волоса по длине можно различить выступающий над кожей ствол и сидящий в коже корень. Ствол состоит из

сердцевины, коркового слоя и кожицы. Сердцевина представляет собой пористую ткань, между клетками которой находится воздух; именно эта часть волоса сообщает ему малую теплопроводность. Корковый слой, наоборот, очень плотный и придает волосу прочность. От механических и химических воздействий волос защищен снаружи тонкой кожицей. Ствол волоса является мертвым роговым образованием, не способным к росту и изменению формы. Корень волоса в своей верхней части имеет цилиндрическую форму и является прямым продолжением ствола. В нижней части корень расширяется и заканчивается колбообразным вздутием – луковицей волоса, которую, как колпачком, охватывает вырост кутиса – волосяной сосочек. Кровеносные сосуды, входящие в этот сосочек, обеспечивают жизнедеятельность клеток луковицы волоса. Формирование и нарастание волоса идет за счет размножения и видоизменения клеток луковицы (рис. 3, Д, Г).

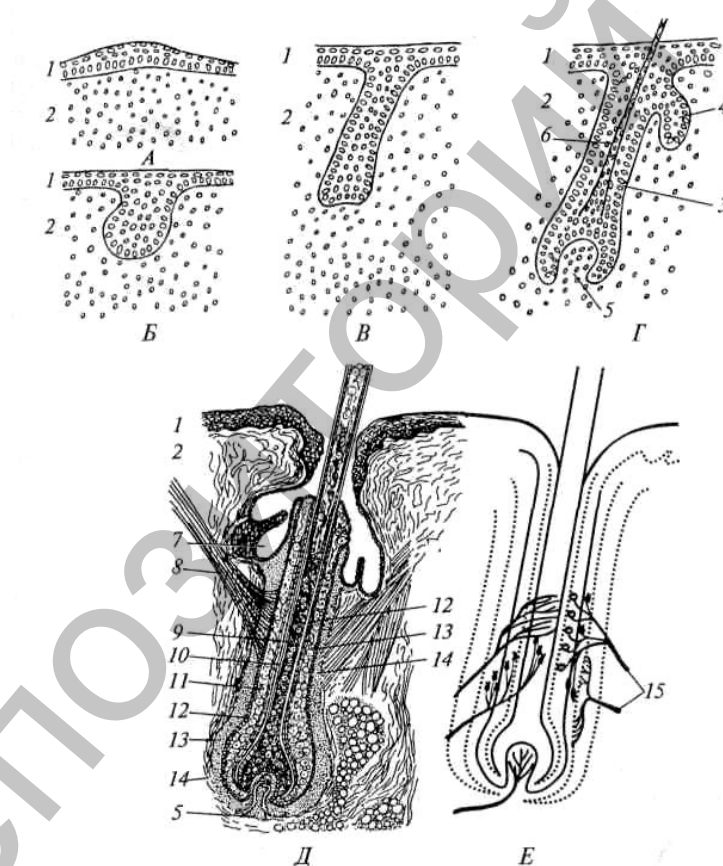


Рис. 3. Развитие (А, Б, В, Г) и строение волоса (Д, Е):

1 – эпидермис; 2 – кориум (дерма); 3 – зачаток влагалища волоса; 4 – зачаток сальной железы; 5 – дермальный сосочек; 6 – зачаток волоса; 7 – сальная железа; 8 – мускул волоса; 9 – сердцевина волоса; 10 – корковый слой; 11 – кожица волоса; 12 – волосяное влагалище; 13 – волосяной мешок; 14 – его соединительнотканная оболочка; 15 – иннервация волоса.

В волосяной мешок (влагалище волоса) открываются протоки сальных желез, секрет которых смазывает волос, что придает ему

большую прочность и водоупорность. К нижней части волосяного мешка прикрепляются мышечные волокна, сокращения которых обуславливают движение мешка и сидящего в нем волоса. Это движение и вызывает «ощетинивание» зверя. Обычно волосы сидят в коже не перпендикулярно ее поверхности, а вершины их направлены в какую-либо сторону, так что волосяной покров более или менее прилегает к коже.

Шерстный покров состоит из волос различного типа. Основные из них – это пуховые волосы, или подшерсток, остевые волосы, или ость, чувствующие волосы, или вибриссы.

Основу шерстного покрова у большинства видов млекопитающих составляет подшерсток. Между пуховыми сидят жесткие остевые волосы. Именно они создают цветность шерстного покрова. У ведущих подземный образ жизни кротов, слепышей, цокоров остевые волосы вовсе отсутствуют. У многих копытных, ластиногих подшерсток имеется у детенышей, а затем он сменяется жесткими остевыми волосами (например, у северного оленя, котика и др.). Направленность шерстного покрова создается именно остевыми волосами. Располагаясь спереди назад и сверху вниз, они защищают тело от быстрого намокания.

Шерстный покров периодически меняется: звери линяют. Белки, песцы, лисицы, кроты сменяют мех дважды в год. Другие же виды линяют только один раз в год: начав менять шерстный покров весной, они полноценно обрастают новой шерстью к осени (суслики). У человека волосы растут всю жизнь, прирастая в день в среднем на 0,35 мм.

Шерстный покров, как и перья, образование полифункциональное. Большинство видов млекопитающих окрашено невзрачно, это скрывает их в местах обитания. В редких случаях окрас и длина шерстного покрова отражает половой диморфизм (у некоторых хищных, приматов). Велико значение шерстного покрова в термоизоляции тела. У северных видов его густота и высота существенно меняются по сезонам. Исследования показали, что у обыкновенной белки на 1 см² задней части спины летом бывает в среднем 4200 волос, а зимой 8100, у зайца-беляка, соответственно, 8000 и 14700. Длина волос тоже изменчива: например, у тех же обыкновенной белки и зайца-беляка к зиме они удлиняются в 1,5–2 раза. У тропических животных в силу малой разницы в температурных условиях зимой и летом таких резких изменений шерстного покрова не бывает.

Особую категорию волос представляют вибриссы: очень длинные жесткие волосы, выполняющие осязательную функцию. Они сидят чаще на голове (так называемые «усы»), на нижней части шеи, на груди, а у некоторых лазающих древесных форм (например, у белки) и на брюхе. В основании волосяного мешка чувствующего волоса и в его стенках располагаются мякотные нервные волокна, воспринимающие соприкосновение стержня вибриссы с посторонними предметами.

Вибриссы снабжены поперечнополосатой мускулатурой и иннервируются на голове ветвями тройничного нерва.

Видоизменениями волос являются щетина, иглы. Роговым производным эпидермиса у китообразных являются пластины китового уса. Например, в ротовой полости гренландского кита вырастает до 350–400 роговых пластин разной величины. Наибольшие пластины имеют длину 4,5 м. Внутренние расщепленные края, смыкаясь друг с другом в плотное сито, обеспечивают фильтрацию пищи.

Кожные железы в эпидермисе позвоночных многочисленны и разнообразны по своим функциям.

Распространенным типом желез у первично-водных позвоночных – миног, миксин, хрящевых и костных рыб – являются многочисленные бокаловидные железистые клетки, выделяющие на поверхность тела слизь. Она уменьшает трение тела при плавании, очищает его поверхность, коагулирует инородные частицы, содержит бактерицидные вещества и обеззараживает тело; создавая водную пленку, она участвует в кожном дыхании животного. У миксин эпидермис почти на половину толщины состоит из железистых клеток. При содержании миксин в сосуде обильные слизистые выделения кожных желез быстро превращают воду в слизь. Бокаловидные клетки есть и в эпидермисе ланцетника.

У некоторых видов акул, а также ряда костистых рыб имеются ядовитые железы, связанные с шипами на плавнике, хвосте или жаберной крышке. У различных глубоководных рыб образовались светящиеся органы, или фотофоры, представляющие собой модифицированные слизистые железы. В некоторых случаях свечение создается находящимися в этом органе светящимися бактериями; в других свет возникает в результате сложных процессов окисления, происходящих в железистой ткани. У многих костистых рыб в органах свечения имеются добавочные структуры: позади источника света расположен рефлектор с пигментированной задней стенкой, а впереди – линза, так что в целом получается нечто вроде автомобильной фары (рис. 4).

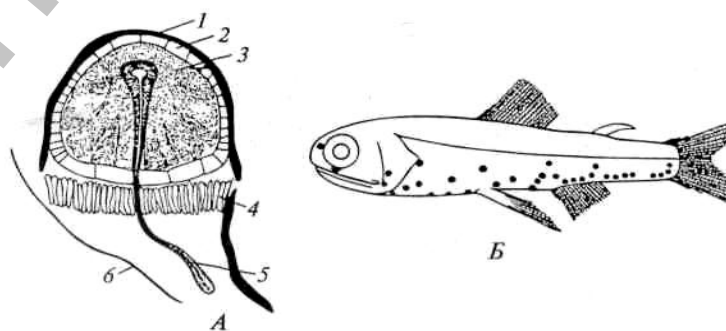


Рис. 4. Светящиеся органы костистой рыбы:

А – орган рыбы *Cyclothone* в разрезе; Б – размещение органов на теле рыбы *Мусторфум*; 1 – пигментный слой; 2 – рефлектор; 3 – железистая ткань; 4 – линза; 5 – проток железы; 6 – эпидермис.

Одноклеточные железистые клетки закладываются в эпидермисе и у личинок земноводных, однако у взрослых амфибий кожные железы всегда многоклеточные. Участок эпидермиса погружается в соединительную ткань, и железа приобретает шаровидную форму (рис. 5, А). Эти железы поддерживают кожу амфибии во влажном состоянии, что важно, в частности, для газообмена через водную пленку. Слизь обеззараживает покровы, так как содержит бактерицидное вещество лизоцим.

У некоторых амфибий кожные железы видоизменяются в ядовитые, выделяющие зернистый секрет, и защищают их от врагов. Значительные скопления таких желез – паротид образуются часто по бокам головы жаб, саламандр. Их секрет может быть чрезвычайно ядовит (например, яд кураре, содержащийся в выделениях жабы аги). Многие ядовитые земноводные ярко окрашены в красные, желтые, синие тона.

Кожа рептилий практически лишена желез, однако у крокодилов, черепах есть пахучие железы. Они располагаются по бокам нижней челюсти, на спине, в области клоаки и используются, видимо, при внутривидовых взаимоотношениях. Зачатки таких желез есть у змей. В связи с железами всегда обсуждаются бедренные поры ящериц, выделяющие вязкий секрет, напоминающий массу ороговевших клеток. Их секреция усиливается в сезон размножения. Эти выделения остаются малоизученными.

У птиц, как и у рептилий, кожа сухая, безжелезистая. Единственная парная копчиковая железа располагается над корнем хвоста и открывается парой отверстий на коже. Эта железа имеет сложное трубчатое строение и выделяет маслянистый секрет. Птица с помощью клюва смазывает оперение, что придает ему водонепроницаемость и снабжает витамином А.

Млекопитающие обилием кожных желез близки к амфибиям. По форме различают трубчатые и альвеолярные железы, по функциям выделяют потовые, млечные, сальные, пахучие.

Потовые железы имеют вид длинных трубок, иногда мешковидных, чаще закрученных в клубок (рис. 5, Б, В). Они открываются на поверхности кожи или в волосяные сумки. Секрет потовой железы – жидкий или вязкий, слизистый, часто сильно пахнущий – выделяется железистыми клетками ее стенки. Пот чаще бесцветный, но у бегемота он красноватый, у африканской антилопы голубой, у большого кенгуру пот подкрашивает шерсть в рыжий цвет, у лошади он содержит белок, создающий на теле пену.

Лазающим по деревьям обезьянам секрет, выделяемый на голых участках конечностей, позволяет лучше удерживаться на деревьях. У многих хищников потовые железы расположены на подушечках лап, у грызунов – на лапах, губах, в паховой области. Через потовые железы выводится вода, а вместе с жидкостью из тела выносятся соли (NaCl)

и мочевины. Таким образом, потовые железы при тепловых нагрузках и необходимости терморегуляции участвуют в охлаждении тела зверя. Они осуществляют выделение, вместе с пахучими железами маркируют след и территорию животного. Считают, что видоизменением потовых желез являются церуминозные железы, выделяющие в ушах серу (хотя их происхождение не совсем ясно).

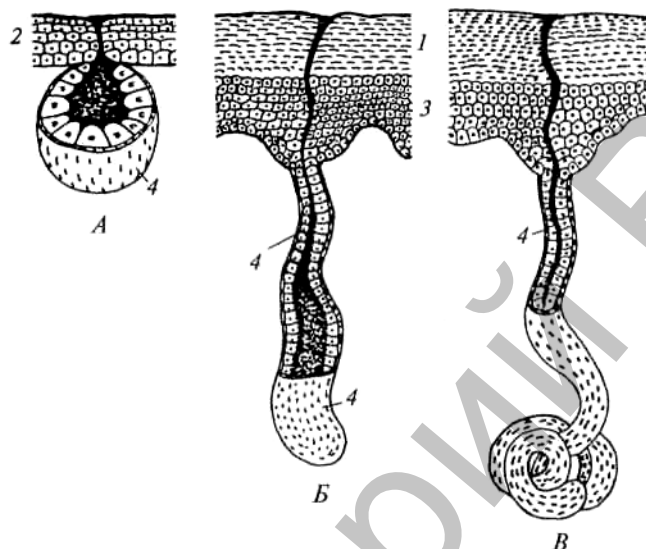


Рис. 5. Схема кожной железы амфибии (А) и потовых желез млекопитающего (Б, В):

1 – ороговевающий слой эпидермиса; 2 – эпидермис; 3 – мальпигиев слой эпидермиса; 4 – мускульный покров железы.

Млечные железы являются видоизменением потовых желез. У низших, клоачных, млекопитающих они сохраняют трубчатое строение и открываются в волосяные сумки, расположенные на участках брюшной поверхности тела самки – так называемых железистых полях. Молоко стекает по волосам и слизывается детенышем.

У сумчатых и плацентарных млечные железы имеют гроздевидное строение, и их протоки открываются на сосках. Развитие молочных желез начинается с появления на брюхе эмбрионов продольных вздутий – млечных линий. Впоследствии они группируются в соски. Различают два типа сосков: истинные (у большинства сумчатых, полуобезьян, обезьян и человека) и ложные (у хищных, копытных). В первом случае на вершине соска открываются выходы нескольких выводных протоков желез, во втором – на соске открывается один общий канал, в который молоко поступает снизу из многих протоков.

Млечные железы и соски на теле зверя располагаются различно. У лазающих обезьян и висящих во время кормления летучих мышей имеется одна пара сосков на груди, у бегающих копытных соски приурочены только к паховой области. У насекомоядных и хищных соски

располагаются двумя рядами по всей нижней поверхности туловища. Число сосков состоит в прямой связи с разовой плодовитостью самок и в некоторой степени соответствует числу одновременно рождаемых детенышей. Минимальное число сосков (два) характерно для обезьян, овец, коз, слонов и др. У видов с многочисленным потомством – грызунов, насекомоядных, многих хищных, у свиней, некоторых сумчатых количество сосков варьирует от 10 до 24 и располагаются они на брюхе в два длинных ряда. Соски у нутрии раздвинуты по бокам тела так, что самка может кормить, лежа в грязи.

Сальные железы – альвеолярные. Они имеют гроздевидную форму и открываются почти всегда в волосяную сумку. Жирный секрет этих желез смазывает волос и поверхностный слой эпидермиса кожи, предохраняя их от намокания и снашивания. Сальные железы отсутствуют у китообразных.

Пахучие железы – видоизмененные потовые или сальные железы, иногда образующие комбинацию тех и других. Пахучие железы располагаются в разных участках тела, часто в анальной и паховой областях. Примером служат анальные железы куньих, секрет которых имеет очень резкий запах и служит в основном для защиты от преследующих зверя врагов. Особенно сильно эти железы развиты у американских скунсов, способных выпрыскивать большие порции резко пахнущих выделений на значительное расстояние. Мускусные железы имеются у кабарги, выхухоли, бобра, ондатры. Известны подглазничная железа оленей, хвостовая – северного оленя, тарзальная – чернохвостатого оленя, спинная – даманов, средобрюшная – песчанок, подбородочная – кроликов и т.д.

В целом значение кожных желез в теле млекопитающих чрезвычайно велико. Кроме чисто физиологических свойств, они участвуют в разных сторонах этологии животных: в распознавании особей своего вида, в опознании врага и жертвы, половом поведении, мечении территории, наконец, в защите от врагов.

Кутис – внутренний волокнистый слой кожи позвоночных. Его называют также кориум, дерма, собственно кожа. В эмбриогенезе кутис развивается из мезодермального зачатка – кожного листка сомита. Этот слой толще, чем эпидермис, но менее разнообразен по структуре. У большинства групп позвоночных дерма состоит из массы плотно переплетенных волокон соединительной ткани. Основную массу типичной дермы образуют коллагеновые волокна. Более глубокие слои дермы у млекопитающих служат основным местом образования жировой ткани, известной под названием подкожной жировой клетчатки.

Дерма, как правило обильно снабжена кровеносными сосудами – это лимфатические сосуды, мелкие артерии и вены, а также сложные капиллярные сети. Кровеносные сосуды снабжают питательными веще-

ствами не только дерму, но также путем диффузии этих веществ через ткани – лежащие выше эпидермальные клетки. В кутисе развиваются разнообразные окостенения: чешуя рыб, покровные окостенения скелета, костные рога копытных, костные пластины и панцири некоторых рептилий и млекопитающих. У млекопитающих в кутис погружены основания кожных желез, волосяные сумки, у птиц – перьевые фолликулы.

В наружной части кутиса располагаются нервные окончания тепловых и осязательных рецепторов. Здесь ветвится сложная сеть кровеносных и лимфатических сосудов.

В наружной же части кутиса и его производных (как и в нижних слоях эпидермиса) лежат многообразные пигментные клетки – хроматофоры. Среди них различают меланофоры, липофоры, иридоциты. Меланофоры содержат меланин и придают телу коричневую окраску, липофоры содержат каротиноиды и создают красно-желтые тона окраски, иридоциты содержат кристаллы гуанина. Они отражают свет и способны менять эффект другого пигмента, придавая животному серебристый блеск.

Пигментные клетки обладают подвижностью и способны переползать в межклеточные пространства. Одновременно в них может меняться положение пигментных зерен. Этим объясняется способность некоторых животных менять окраску (камбалы, скорпены, амфибии, ящерицы, хамелеоны). Перемещение клеток стимулируется подходящими к хроматофорам веточками нервов.

Производные кориума – чешуя рыб, покровные окостенения скелета, костные пластины рептилий, костные рога копытных. Тела древних примитивных челюстноротых, стоявших у истоков возникновения позвоночных животных (щитковые, панцирные рыбы), были заключены в костный панцирь. Основу их наружного скелета составляли покровные кости. Бугорки и гребни этих костей были покрыты эмалью. Тело современных рыб покрыто костной чешуей, различной по химическому составу и морфологическим особенностям.

В коже хрящевых рыб образуется плакоидная чешуя. Она состоит из остеодентина – вещества, близкого к дентину зубов. Остеодентин – плотное органическое вещество, не имеющее клеточной структуры. Он формируется в кориуме и отличается от кости включением в его слои солей извести. Полость внутри чешуйки содержит мякоть с обильными кровеносными сосудами. Дентин нарастает за счет клеток, выстилающих эту полость, склеробластов. Снаружи зубец чешуи покрыт тонким слоем эмали (витродентином), производным клеток эпидермиса.

На челюстях акул плакоидная чешуя укрупняется и выполняет функцию зубов (кожные зубы). Изношенные зубы сбрасываются и замещаются новыми.

У современных костистых рыб чешуя костная. Чешуйки формируются из мезодермальных склеробластов. Они лежат в кожных кар-

манах, черепицеобразно налегая друг на друга. Костные чешуйки могут быть округлыми (циклоидные) или зазубренными (ктеноидные) (рис. 6). У разных видов рыб, например у сома, или у некоторых сазанов, чешуя может частично или полностью отсутствовать; у других же, наоборот, формирует что-то вроде жесткого панциря (семейство кузовковых), из которого торчат одни плавники. Поверхность чешуи имеет тонкую структуру с гидродинамической функцией. У обыкновенного окуня, ерша и родственных видов свободный конец чешуи покрыт мелкими зубчиками, так что эти рыбы на ощупь шероховатые. У иглобрюхов чешуя покрыта длинными шипиками. Самой толстой чешуей среди рыб обладают многоперы и панцирники. Она сформирована у них в три слоя, из которых средний – самый толстый; он состоит из вещества, похожего на дентин. Верхний слой (ганоин) придает чешуе стеклянный блеск. Этот слой дал наименование самому примитивному типу рыбьей чешуи, а именно ганоидной, которая покрывает тело правильными рядами (рис. 6). У латимерии и ее вымерших родственников чешуя сходного типа, она называется космоидной. Большие костные пластины на теле осетров имеют ромбическую форму и вырастают пятью продольными рядами. Ряды бляшек на теле осетровых рыб и мелкие чешуйки на их теле – это тоже костная чешуя. Костная и ганоидная чешуя – образования постоянные и не сменяются. На протяжении жизни рыбы чешуи увеличиваются в размерах. Скорость их нарастания неодинакова в разные сезоны, что послужило разработке методики определения возраста рыбы по шлифам чешуи путем подсчета нарастающих в ней слоев.

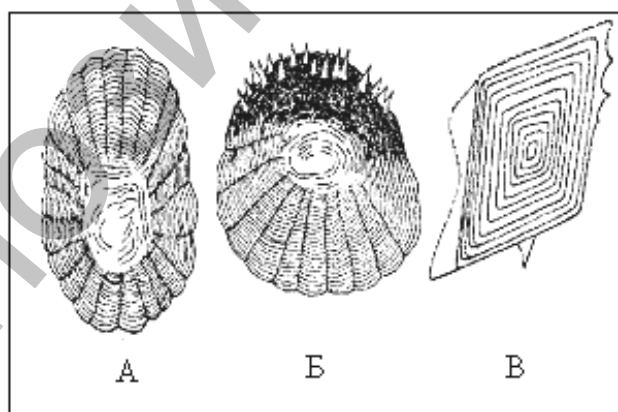


Рис. 6. Типы рыбьей чешуи:

А – циклоидная (сазан, линь); Б – ктеноидная (окунь, ерш);
В – ганоидная (панцирная щука, многопер).

Кроме чешуи в кутисе (кориуме) рыб образуются покровные окостенения скелета. У многих щитковых это были разнообразные крупные и мелкие пластины. У панцирных рыб можно различить пластины грудной области, которые приблизительно соответствуют элементам

плечевого пояса современных, впереди от которых был расположен щит, покрывавший голову в виде лежащих глубоко в коже маленьких костных пластинок. Костные чешуйки есть у безногих.

У гаттерий и крокодилов сохраняются так называемые брюшные ребра (гастралии). Их считают остатками брюшного панциря стегоцефалов. Возможно именно они приняли участие и в образовании пластрона у черепах. У некоторых рептилий новообразования кожного скелета есть и на спинной стороне тела: костные пластинки под роговыми чешуями у крокодилов, некоторых ящериц (гекконов, сцинков). Костный панцирь современных черепах является уникальным наружным скелетом среди всех наземных позвоночных. Он состоит из выпуклого овального спинного щита – карапакса и плоской брюшной пластины – пластрона. Похожие костные пластины свойственны млекопитающим. Так, ими покрыто тело современных броненосцев. Известно, что в историческом прошлом сплошной костный панцирь покрывал спину близких к ним глиптодонтов. У вымерших ленивцев кожа была укреплена участками покровных костей.

Рога копытных – костные выросты на лобных костях. Парные костные выросты образуются при участии особого кожного окостенения (оскорпи), которое прирастает к мозговому черепу. Как правило, костные рога отрастают у самцов оленей. К примеру, длина рогов у пятнистого оленя может достигать 93 см. Рога у обоих полов свойственны северному оленю. Костные рога вследствие разрушения костной ткани их основания периодически сбрасываются. К периоду сезонной половой активности рога вырастают вновь, иногда усложняющейся формы. Число отростков на рогах изменчиво у разных видов: у пятнистого оленя их в норме 4, может быть 6, марала – 6–7.

У полорогих копытных костные выросты на лбу невелики и покрыты постоянными толстыми роговыми чехлами. Уникальным исключением является вилорог *Antilocapra americana*, теряющий роговой чехол ежегодно. У жирафа костные рога одеты мягкой кожей. У оленей кожа с волосами покрывает только молодые рога (панты), а затем она отмирает и отпадает.

Контрольные вопросы

1. *Функции кожи.*
2. *Особенности строения эпидермиса позвоночных.*
3. *Роговые производные эпидермиса. Разнообразие у позвоночных различных классов.*
4. *Кожные железы. Одноклеточные и сложные – у рыб. Кожные железы тетрапод.*
5. *Особенности строения кориума.*
6. *Твердые образования кориума.*

ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Скелетные образования необходимы в жизни позвоночного для опоры и защиты более мягких органов и поддержания правильной формы тела. Почти вся поперечнополосатая мускулатура прикрепляется к скелету, через посредство которого, следовательно, осуществляются движения тела.

Для позвоночных характерны две скелетные ткани: хрящ и кость. Обе происходят из мезенхимы зародыша. Хрящ характеризуется тем, что за редким исключением никогда не располагается в коже или вблизи поверхности тела. Это глубокая ткань, характерная для зародышей и детенышей позвоночных. Она мягкая, гибкая и легко разрастающаяся. Кость – это скелетный материал, доминирующий во взрослом состоянии у большинства групп позвоночных.

Скелет позвоночных условно подразделяется на: покровный скелет, состоящий из костных образований – пластин и чешуй, – образующихся в кориуме кожи (так называемые кожные окостенения) и более глубоко расположенный эндоскелет, элементы которого почти всегда формируются за счет замещения хряща костной тканью (хондральные окостенения). Эндоскелет подразделяется на соматический и висцеральный. Соматический скелет, в свою очередь, делится на осевой и скелет конечностей.

Осевой скелет позвоночных животных закладывается на ранних этапах онто- и филогенеза в виде спинной струны, или хорды. На более поздних стадиях основу их осевого скелета составляют позвоночник и мозговой череп. Хорда же сохраняется в относительно редуцированном состоянии.

Хорда представляет собой нечленистый веретеновидный тяж, имеющий внутри относительно мягкое студенистое содержимое, образованное сильно вакуолизированными клетками. С поверхности она ограничена волокнистой оболочкой, наружной мембраной и сложенными кольцевыми волокнами. В раннем эмбриогенезе хорда закладывается энтодермально как вырост первичной кишки (или спинной губы бластопора). Продвигаясь вперед, она размещается под нервной трубкой.

Эта осевая структура сложилась исторически на ранних этапах филогенеза типа хордовых. Как пожизненная основа осевого скелета хорда сохранилась у современных бесчерепных, круглоротых, цельноголовых хрящевых рыб, двоякодышащих рыб.

У большинства тетрапод (включая человека) во взрослом состоянии хорда представлена только студенистым содержимым хрящевых межпозвонковых дисков.

В теле позвоночного хорду замещает *позвоночник*, образуя его основную ось. Таким образом, эластичность и гибкость первичной оси – хорды – приносится в жертву большей прочности возникающих позже скелетных структур, потребность в которых особенно важна для тетрапод, у которых спина должна выдерживать вес тела. Кроме того, элементы позвоночника, разрастаясь от хорды вверх, образуют нервальный канал и защищают спинной мозг, а снизу создают защиту крупным кровеносным сосудам в виде гемального канала.

Позвоночник в отличие от хорды – структура более прочная и сегментированная. Он состоит из позвонков и подразделяется на отделы.

Структурной единицей осевого скелета является *позвонки* (рис. 1). Число позвонков, как правило, соответствует числу эмбрионально закладывающихся сомитов. В оформленном виде позвонок имеет тело и две дуги:

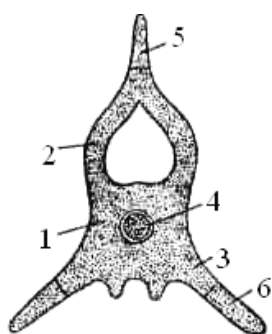


Рис. 1. Строение позвонка: 1 – тело позвонка; 2 – верхняя дуга; 3 – нижняя дуга; 4 – хорда; 5 – остистый отросток; 6 – ребро.

верхнюю (нервальную) и нижнюю (гемальную). Невральные дуги сомкнуты по всей длине позвоночника, гемальные – только в хвостовой его части, образуя гемальный канал. У тетрапод (и у некоторых костных рыб) позвоночный столб дополнительно укреплен суставами, между соседними нервальными дугами – через сочленовные отростки, которые допускают значительную вертикальную и горизонтальную гибкость позвоночника и помогают предотвратить нежелательное продольное скручивание. Позвонки разных отделов позвоночника имеют заметные различия. У большинства позвоночных к нижней части туловищных позвонков

примыкают *ребра*.

Тела позвонков по форме весьма разнообразны. У круглоротых роль осевого скелета выполняет хорда и тела позвонков отсутствуют.

У акул эти тела имеют вид двояковогнутых коротких цилиндров (*амфицельные*) (рис. 2, А). Они образованы концентрическими слоями хряща вокруг хорды внутри ее волокнистой оболочки. Клетки скелетогенной мезенхимы проникают через поры в наружной мембране хорды и вызывают обызвествление волокнистой оболочки. Так формируется одна – внутренняя – часть тела позвонка. Другая часть образуется путем разрастания оснований верхних и нижних дуг.

У двоякодышащих рыб, латимерий и осетровых тела позвонков образованы только хрящевыми основаниями дуг, поэтому хорда сохраняется как основная ось тела в виде толстого тяжа без перехватов.

Тела позвонков костистых рыб, тоже амфицельные по форме, образованы костной тканью, заместившей хрящ. Между собой позвонки

соединяются через студенистую подушку – остаток хорды.

Среди тетрапод амфицельные позвонки есть у примитивных хвостатых амфибий, некоторых ящериц, у гаттерий.

У большинства наземных позвоночных и некоторых рыб между позвонками развивается в виде дисков замещающий хорду хрящ. Внутри дисков заключено желеобразное ядро – остаток хорды. Суставная щель между позвонками ориентирована по-разному. В *опистоцельных* позвонках (рис. 2, Б) она выпуклая, причем выпуклость направлена вперед (высшие хвостатые амфибии, панцирная щука), в *процельных* позвонках (рис. 2, В) (бесхвостые амфибии, высшие рептилии) выпуклость обращена назад. Тела *гетероцельных* позвонков птиц имеют сложную седловидную форму. Наконец, *платицельные* позвонки (рис. 2, Г) млекопитающих имеют плоские сочленяющиеся поверхности. Их межпозвонковые диски состоят в основном из кольцевидного волокнистого хряща, придавая позвонкам взаимную подвижность и гибкость.

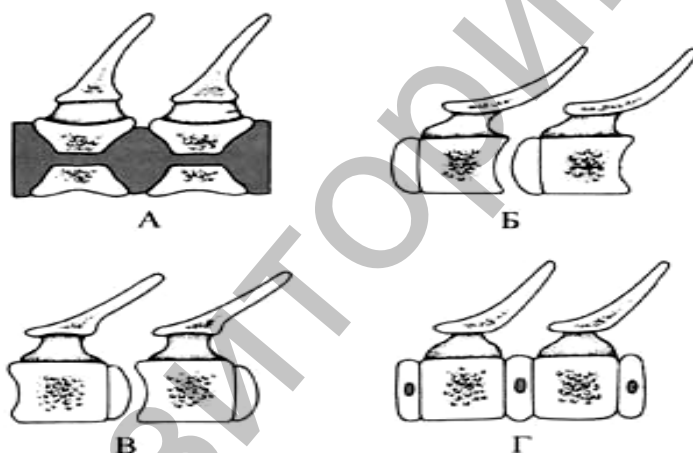


Рис. 2. Различные типы позвонков у позвоночных (схемы сагиттальных разрезов; передние концы обращены влево):

А – амфицельный; Б – опистоцельный; В – процельный; Г – платицельный.

В туловищной части позвоночника у всех костистых рыб и наземных позвоночных развиваются **ребра**. Туловищные позвонки костистых рыб несут ребра от затылочной кости черепа до основания хвоста.

Различают *верхние* и *нижние* ребра. Верхние ребра развиваются из мезенхимы склеротомов, расположенной рядом с **телами** позвонков, а нижние – из мезодермы боковой пластинки. Их считают гомологами гемальных дуг. К позвонку ребро прикрепляется головкой. У наземных позвоночных головка раздвоена. Круглоротые ребер не имеют. Считают, что короткие ребра акул принадлежат к нижнему ряду. У многоперов и большинства костистых рыб есть и верхние, и

нижние ребра. Они укрепляют мускулатуру, ограничивающую полость тела. Некоторые костистые рыбы имеют только нижние ребра. Ребра тетрапод, вероятно, соответствуют верхним ребрам рыб. У современных наземных позвоночных ребра развиты по-разному. Шейные ребра у рептилий укорочены, у птиц и млекопитающих они прирастают к позвонкам. Ребра грудного отдела у современных бесхвостых амфибий сильно редуцированы и даже могут отсутствовать во все. У хвостатых они не достигают грудины и раздвоены на дистальном конце. У безногих ребра развиты хорошо.

У большинства настоящих наземных животных ребра утолщенные и дугообразно изогнутые. Они обеспечивают опору туловища на плечевой пояс (у рептилий, птиц и млекопитающих грудные ребра связаны с *грудиной* и образуют с ней *грудную клетку*). Грудная клетка защищает внутренние органы и участвует в механизме легочного дыхания.

У рептилий (ящериц, крокодилов) грудные ребра обычно имеют два сегмента – проксимальный (верхний) окостеневший и дистальный (грудинный) хрящевой. Подвижный сустав между этими сегментами позволяет грудной клетке расширяться и сжиматься. У змей грудная клетка отсутствует вторично. Грудные ребра у черепах (8 пар) прочно сращены с прилегающими к ним сверху пластинами карапакса.

Грудные ребра крокодилов, клювоголовых и птиц имеют крючковидные отростки для прикрепления мышц. Это создает (особенно птицам) высокую эффективность расширения грудной клетки при вдохе.

У млекопитающих 10 пар истинных ребер соединены с грудиной посредством реберных хрящей. Лежащие за ними 2–3 пары «ложных ребер» с грудиной не связаны.

Поперечные отростки поясничных позвонков закладываются эмбрионально как ребра. В хвостовом отделе ребра отсутствуют.

Отделы позвоночника. В позвоночнике рыб выделяют два отдела – *туловищный* и *хвостовой*. Голова и туловище у них взаимно неподвижны, что достигается соответствующим соединением позвоночника и мозгового черепа. Наземный образ жизни потребовал большой подвижности головы и усиления опоры парным конечностям. В этой связи у наземных позвоночных в туловищной области выделяются отделы: *шейный*, *грудной*, *поясничный*, *крестцовый*.

Шейный отдел. Впервые один шейный позвонок выделяется у амфибий. Двумя затылочными мышцами на него опирается затылочный отдел черепа. Их сочленение создает небольшую подвижность головы вверх–вниз.

У рептилий, птиц и млекопитающих число шейных позвонков возрастает. У птиц длина шеи меняется заметно, количество позвонков варьирует от 11 до 22. Большинство млекопитающих имеет постоянное число шейных позвонков – 7. Длина шеи у них определяется

величиной самих позвонков. Такая стабильность шейного отдела у зверей – следствие большой механической нагрузки на этот отдел позвоночника (тяжелая голова, опора плечевого пояса через мышцы). Есть и исключения. У ленивцев число шейных позвонков варьирует от 6 до 10, у ламантина их 6. Их голову поддерживает сильная мускулатура. Подвижность головы очень важна для хищников, что обусловлено способом добывания пищи. Наоборот, у грызунов, норников и особенно у землероев шейные позвонки укорочены, а подвижность шеи ограничена. Наиболее мощный шейный отдел с большими остистыми отростками характерен для копытных.

Подвижность головы улучшается также благодаря выделению в шейном отделе у настоящих наземных позвоночных двух первых позвонков: *атланта* и *эпистрофея*. Невральная дуга атланта образует кольцо с суставной поверхностью, а его тело прирастает в виде отростка к телу эпистрофея. У рептилий и птиц с атлантом сочленяется суставом один затылочный мыщелок черепа, что обеспечивает высокую вращательную подвижность головы. У птиц наблюдается угол поворота головы, наибольший среди позвоночных (у сов, например, до 270°). У млекопитающих и птиц. На теле эпистрофея имеется зубовидный отросток. При эмбриональной закладке он возникает за счет прирастания тела атланта к телу эпистрофея. При двух затылочных мыщелках у зверей через зубовидный отросток проходит ось вращения.

Грудной отдел позвоночника у хвостатых амфибий не отделяется от поясничного и имеет ребра. У бесхвостых они отсутствуют. Число пояснично-грудных позвонков у рептилий 22. Все они несут ребра, но только ребра первых пяти из них присоединены к груди. Грудные позвонки у птиц срастаются в единую кость.

У млекопитающих (рис. 3) грудной отдел включает чаще 12–15 позвонков, однако возможны отклонения. К примеру, самое малое количество позвонков – 9 – обнаружено у одного из видов броненосцев и клюворылого кита. К передним грудным позвонкам (обычно к семи) у зверей причленяются ребра, соединенные с грудиной (истинные ребра). Остальные грудные позвонки несут ребра, не достигающие до грудины (ложные ребра). Грудина представляет сегментированную костную пластинку, заканчивающуюся удлинённым хрящом – *мечевидным отростком*. Расширенный передний сегмент носит название *рукоятки грудины*. У летучих мышей и у зверей, конечности которых хорошо приспособлены для рытья (кроты), грудина теряет ясно выраженную сегментацию и несет *киль*, служащий, как и у птиц, для прикрепления сильных грудных мышц.

Позвонки *поясничного отдела* рептилий имеют ребра. У птиц, срастаясь, они входят в состав сложного крестца. У млекопитающих этот отдел позвоночника имеет рудиментарные ребра и состоит из 2–9 позвонков.

Крестцовый отдел впервые выделяется у амфибий в виде одного позвонка с короткими ребрами, к которым причленяются кости тазового пояса. Рептилии имеют 2 крестцовых позвонка, птицы и млекопитающие – от 3 до 5 (чаще 4). У птиц они срастаются и входят в состав сложного крестца. У млекопитающих срастаются в крестцовую кость. При этом только первые два позвонка истинно крестцовые, а остальные – прирастающие к крестцу хвостовые позвонки. У хищных зверей 3 крестцовых позвонка, у утконоса, как и у рептилий, – 2.

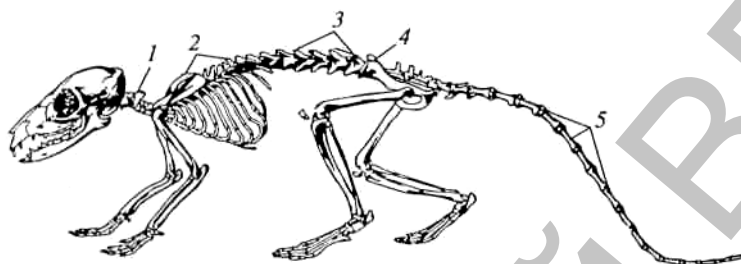


Рис. 3. Отделы позвоночника млекопитающего:

1 – шейный; 2 – грудной; 3 – поясничный; 4 – крестцовый; 5 – хвостовой.

Хвостовой отдел. У бесхвостых амфибий хвостовые позвонки сливаются в единую стержневую кость – *уростиль*. Хвостатые и безногие амфибии, рептилии, многие млекопитающие имеют в хвостовом отделе от трех (у гиббона) до нескольких десятков позвонков (49 – у длиннохвостого ящера). Концевые позвонки в хвосте птиц сливаются в единую копчиковую кость – *пигостиль* – место прикрепления рулевых перьев.

Хвостовой отдел позвоночника некоторых современных ящериц, гаттерий, некоторых древних рептилий имеет свои особенности. По середине тела отдельных хвостовых позвонков есть неокостеневающая прослойка, разделяющая каждый позвонок на переднюю и заднюю части. По этой прослойке позвонки могут разрываться, и хвост отбрасывается усилием окружающих мышц (*аутономия*), но впоследствии он регенерирует. Отрыв хвоста замечен и у некоторых хвостатых амфибий, однако у них разлом происходит у основания хвоста между соседними позвонками.

Мозговой череп

Мозговой, или осевой, череп (cranium) позвоночных животных относят к осевому скелету. Мозговой череп возникает в связи с развитием головного мозга и органов чувств как ихместилище и защитное образование.

Сперва у мозговой коробки формируется дно, а затем боковые части. Так как головной мозг опережает в развитии мозговой череп, крыша последнего часто остается неполной. Основными эмбриональными компонентами мозговой коробки являются парахордали и трабекулы. Парахордали – парные хрящи, которые образуются под задней частью го-

ловного мозга по обе стороны от хорды; кпереди от них у низших позвоночных образуются *трабекулы* и затылочные хрящи. Они составляют основу дна черепа. С боков и спереди к дну примыкают хрящевые капсулы органов чувств – обонятельные, глазные и слуховые. Такое строение мозговой коробки характерно в основном для акул.

Отделы мозгового черепа формируются путем смешанного сочетания элементов. Парахордали и затылочные хрящи закладываются из ткани, общей с позвоночником, – мезенхимы склеротомов, трабекулы и капсулы органов чувств – из скелетогенной ткани кожного происхождения.

В процессе поступательной эволюции позвоночных структура мозгового черепа претерпела серьезные изменения разного плана. Основу скелетной ткани первичного мозгового черепа составил хрящ, дополнявшийся покровными и хондральными окостенениями. В итоге мозговой отдел вошел составной частью в общий комплекс черепа, включающий и висцеральный скелет. У высших позвоночных в черепе различают его мозговой и лицевой отделы.

У позвоночных выделяют два типа строения мозгового черепа: *платибазальный* и *тропибазальный*. Платибазальный череп имеет широкое основание. Глазницы широко раздвинуты, мозговая полость продолжается между ними. Такой тип черепа характерен для хрящевых рыб, круглоротых, амфибий. Настоящие наземные позвоночные имеют тропибазальный тип черепа: глазницы в нем сближены и часто разделены лишь межглазничной перегородкой. Мозговая полость при этом оттеснена назад. О различии в организации двух типов мозгового черепа можно судить по расположению в них головного мозга.

Если рассмотреть особенности строения мозгового черепа последовательно по группам животных.

У круглоротых и хрящевых рыб дно черепа закладывается в виде парных хрящей – парахордали и трабекул. К ним примыкают капсулы органов чувств: непарная обонятельная, парные глазничные и слуховые. У хрящевых рыб хрящевой мозговой череп приобретает вид оформленной коробки, так как капсулы органов чувств, прирастая к дну черепа, образуют бока черепа и частично формируют крышу. Крыша никогда не бывает полной, в ней присутствует чаще одно (иногда больше) отверстие – *фонтанель*. Эта неполнота хондральной крыши проявляется в онтогенезе большинства других позвоночных.

У взрослых акул различают четыре основных отдела мозгового черепа: затылочный, слуховой, глазничный и обонятельный. В *затылочном отделе* имеется большое *затылочное отверстие*, через которое проходит спинной мозг. Под ним располагается *затылочный мыщелок*, который смыкается с первым позвонком. Спереди от затылочного отдела мозговая коробка расширяется, образуя *слуховые капсулы*,

окружающие мешочки и каналы внутреннего уха. Затем спереди мозговая коробка сужается, образуя глазничные впадины: в них расположены глазные яблоки и их мускулатура. Здесь, в дне мозговой коробки, имеется срединное углубление, к которому прилегает гипофиз. Далее, кпереди мозговая коробка расширяется в *обонятельный отдел*. Здесь находятся парные обонятельные (носовые) капсулы, которые окружают обонятельные органы. Заканчивается мозговой череп спереди рылом – *рострумом*, состоящим из трех хрящей (рис. 4).

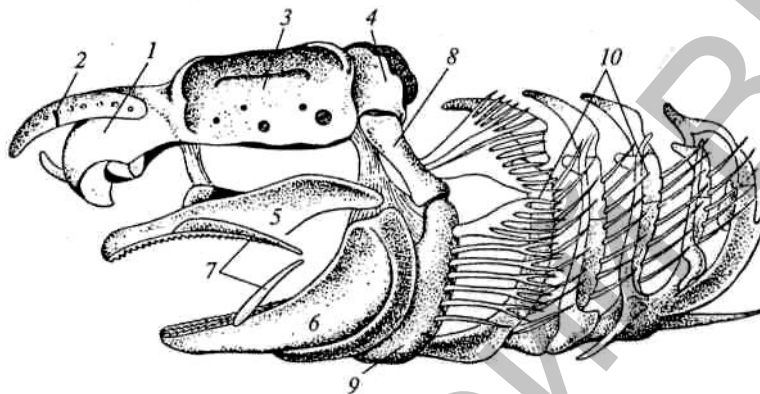


Рис. 4. Череп акулы:

- 1 – носовая капсула; 2 – носовой вырост (рострум); 3 – орбита;
4 – затылочная капсула; 5 – нёбноквадратный хрящ (верхняя челюсть);
6 – меккелев хрящ (нижняя челюсть); 7 – губные хрящи; 8 – подвешок (гиомандибуляре); 9 – гиоид; 10 – жаберные дуги.

В мозговой коробке имеются многочисленные отверстия, через которые проходят черепные нервы и кровеносные сосуды. В срединное углубление крыши мозговой коробки открываются каналы из полостей внутреннего уха. Снизу в области коробки располагаются отверстия для сонных артерий, снабжающих кровью мозг, а сбоку другие отверстия для артериальных и венозных сосудов. Через хордальный канал в дне мозговой коробки у взрослых акул и зародышей других рыб вперед до гипофиза тянется хорда.

У эволюционно прогрессивных костных рыб и у наземных позвоночных мозговой череп эмбрионально всегда развивается как хрящевой, подобно акулам. У осетровых рыб при удалении покровных (кожных) костей череп оказывается хрящевым.

Мозговой череп костных рыб складывается из костей разного происхождения (рис. 5). Одни – *хондральные* – замещают хрящ в первичном хрящевом черепе, другие – *покровные*, формируются в соединительнотканном слое кожи.

Кости хондрального происхождения формируют *его затылочную область* (основная, две боковые и верхняя затылочные кости). Они формируют также капсулы органов чувств *обонятельными*, *клинообо-*

нятельными, клиновидными, крылоклиновидными, глазоклиновидными, ушными костями.

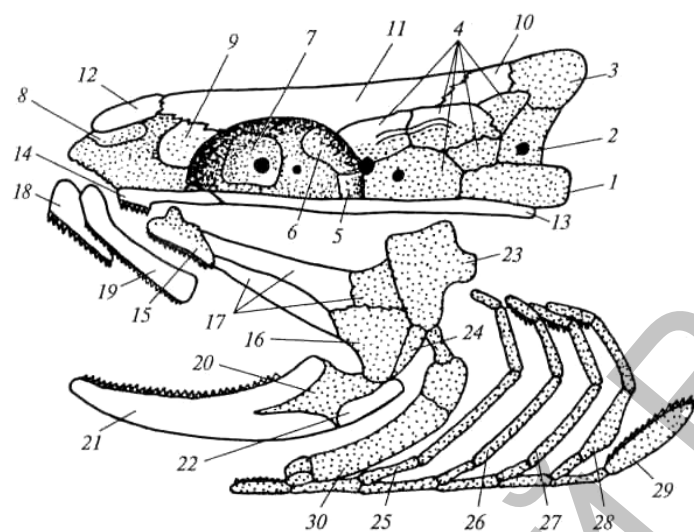


Рис. 5. Схема строения черепа костистой рыбы:

- 1 – нижняя затылочная кость; 2 – боковая затылочная; 3 – верхняя затылочная;
 4 – ушные; 5 – основная клиновидная; 6 – крылоклиновидная;
 7 – глазок-линовидная; 8 – межобонятельная; 9 – боковая обонятельная;
 10 – теменная; 11 – лобная; 12 – носовая; 13 – парасфеноид; 14 – сошник;
 15 – нёбная; 16 – квадратная; 17 – крыловидные; 18 – межчелюстная; 19 – верхне-
 челюстная; 20 – сочленовная; 21 – зубная; 22 – угловая; 23 – гиомандибуляре;
 24 – симплектикум; 25–29 – I–V жаберные дуги; 30 – гиоид.

Покровные кости – *носовые, лобные, теменные* – закрывают с поверхности крышу черепа. Они укрепляют дно мозгового черепа – *парасфеноид* и *сошник*. Сбоку около глаза из мелких покровных косточек формируется *окологлазничное кольцо*. Ряд костей имеет смешанную природу: *предлобная* (или боковая обонятельная), *заднелобная* (или клиновидноушная), *надвисочная* (крыловидноушная).

У современных амфибий заметна тенденция к относительно расширению и уплощению мозговой коробки и редукции ее окостенений. Мозговой череп амфибий в значительной части остается хрящевым, что обусловлено слабым развитием как хондральных, так и накладных окостенений (рис. 6). У современных амфибий в сравнении с ранними тетраподами сильнее выражена редукция крыши черепа.

В мозговой коробке амфибий развиваются следующие хондральные кости. В затылочной области есть две *боковые затылочные кости*. На них заметны два затылочных мыщелка. Места, соответствующие основной и верхней затылочным костям рыб, у амфибий остаются хрящевыми. В области слуховой капсулы формируется одна небольшая *переднеушная кость*, большая часть капсулы остается хря-

щевой. В передней части глазницы мозговой череп сужается. Здесь у бесхвостых амфибий развивается *клинообонятельная кость*; у хвостатых эта кость парная. Обонятельная капсула остается хрящевой. Покровных костей также немного. Крышу черепа составляют *теменные* и *лобные кости*, которые у бесхвостых срастаются в *лобно-теменные кости*. Кпереди от них находятся *носовые кости*. У безногих они срастаются с предчелюстными костями. По бокам задней части черепа расположены *чешуйчатые кости*, особенно сильно развитые у безногих. Дно черепа подстилает большой крестообразный *парасфеноид*, а впереди от него лежат парные *сошниковые кости*.

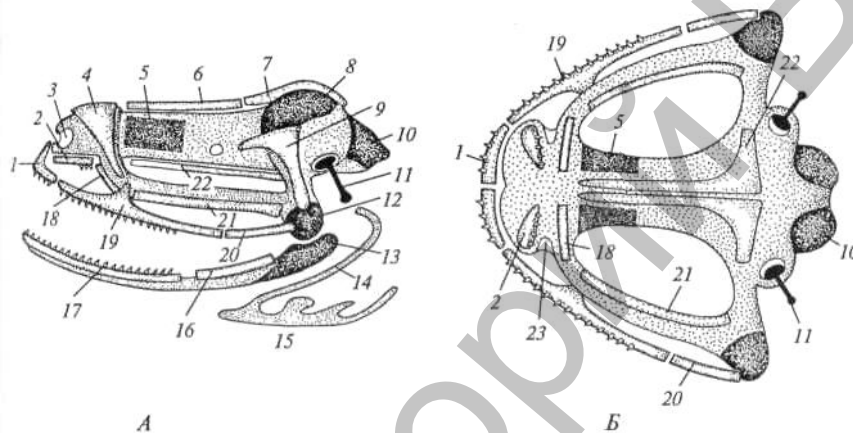


Рис. 6. Схема строения черепа земноводного:

А – сбоку; *Б* – снизу; хрящевые элементы показаны точками, хондральные кости – черным цветом, покровные – светлым: 1 – межчелюстная кость; 2 – сошник; 3 – носовая полость; 4 – носовая кость; 5 – клинообонятельная (поясок); 6 – лобная; 7 – теменная; 8 – переднеушная; 9 – чешуйчатая; 10 – боковая затылочная; 11 – стремечко; 12 – квадратная; 13 – сочленовная; 14 – гиоид; 15 – подъязычная пластинка; 16 – угловая; 17 – зубная; 18 – нёбная; 19 – верхнечелюстная; 20 – квадратно-скуловая; 21 – крыловидная; 22 – парасфеноид; 23 – хоаны.

Общей особенностью мозгового черепа рептилий является почти полное окостенение первичного хрящевого черепа и развитие большого числа кожных костей, формирующих крышу, бока и дно черепа. Затылочная область мозгового черепа состоит из четырех костей хондрального происхождения: *верхнезатылочной*, *основной затылочной* и двух *боковых затылочных*. Все эти кости окаймляют *затылочное отверстие*, книзу от которого лежит *единственный затылочный мышцелок*. В его образовании участвуют обе боковые затылочные и основная затылочная кости. Спереди от основной затылочной кости лежит *основная клиновидная кость*, принимающая участие в образовании дна черепа. У некоторых рептилий – змей, крокодилов – есть дополнительные *боковые клиновидные кости*. *Парасфеноид* мал и расположен

у переднего конца основной клиновидной кости. Сошниковые кости редуцированы.

В области слуховых капсул развиваются три *ушные кости*. Одна из них – *переднеушная* – пожизненно остается самостоятельной, две другие срастаются: *заднеушная* – с боковой затылочной костью, а *верхнеушная* – с верхнезатылочной костью.

В обонятельной области хондральные окостенения не развиваются и она остается хрящевой.

Крыша черепа образована парными накладными костями: *носовыми, предлобными, лобными, заднелобными, теменными* и непарной *межтеменной*. Последняя имеет в середине отверстие для *теменного органа*. Это отверстие есть у ящеров и гаттерий, однако в черепах змей, черепах и крокодилов оно отсутствует.

Бока черепа слагают многочисленные накладные кости: *непарная межчелюстная, парные верхнечелюстные, надглазничные, скуловые, чешуйчатые*. Под крышей черепа, ниже височной кости, у ящеров расположена большая впадина – *боковая височная яма*.

Многие важные изменения в крыше черепа рептилий связаны с развитием височных впадин (окон, ям). Для ранних рептилий (котиловозавров, черепах) характерна сплошная крыша без впадин. Этот примитивный тип называли *анапсидным*. Черепа современных черепах в сравнении с древними изменились: у многих видов теменные кости часто образуют глубокие выемки. Иногда вся височная область превращается во впадину, и элементы крыши от глазницы до заднего края черепа отсутствуют.

У большинства рептилий в процессе эволюции в области виска и щеки развились одна или две впадины. Этот признак сыграл большую роль в классификации древних рептилий. Нижняя височная впадина свойственна *синапсидным* (звероподобные), верхняя – *параноидным* и *эвриапсидным* (ихтиозавры, плезиозавры). Наконец, в черепах *диапсидных* образовались две впадины: одна в верхней части крыши, другая – низко, в области щеки. Горизонтальную костную дугу между ними образуют заглазничная и чешуйчатая кости. Диапсидными были многочисленные динозавры, широко распространенные в мезозойскую эру. От ранних диапсидных рептилий произошли чешуйчатые (в частности, ящерицы). Считают, что современные виды нижнюю впадину утратили и у них сохранилась только одна боковая височная впадина.

Мозговой череп птиц по общей схеме строения весьма близок к черепу рептилий (рис. 7). Затылочный отдел оформлен обычными четырьмя *затылочными костями* (*основной, двумя боковыми и верхней*). *Затылочный мышцелок*, как и у рептилий, один. Слуховая капсула закладывается, как у рептилий, из *трех ушных костей*, которые у взрослых птиц сливаются в одну.

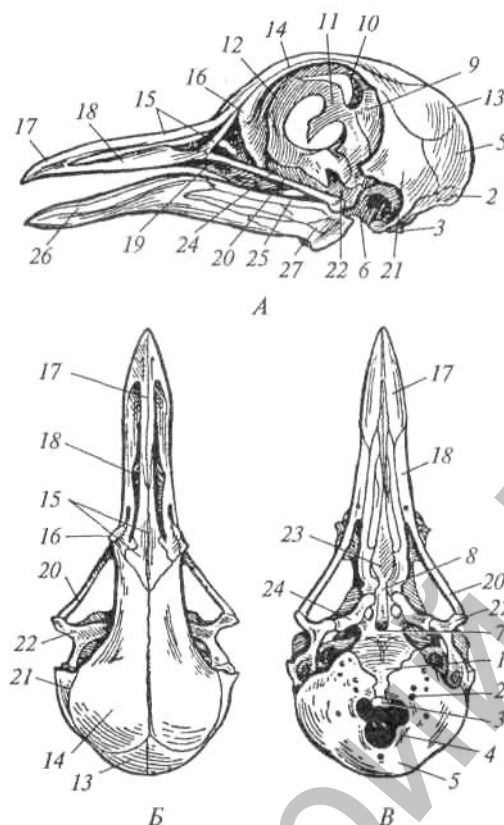


Рис. 7. Строение черепа голубя (А – сбоку; Б – сверху; В – снизу):

- 1 – основная затылочная кость; 2 – боковая затылочная; 3 – затылочный мышцелок;
 4 – большое затылочное отверстие; 5 – верхняя затылочная кость; 6 – ушная;
 7 – основная клиновидная; 8 – переднеклиновидная; 9 – крылоклиновидная;
 10 – глазоклиновидная; 11 – межглазничная перегородка; 12 – средняя обонятельная кость; 13 – теменная; 14 – лобная; 15 – носовая; 16 – слезная; 17 – межчелюстная; 18 – верхнечелюстная; 19 – скуловая; 20 – квадратноскуловая; 21 – чешуйчатая; 22 – квадратная; 23 – сошник; 24 – крыловидная; 25 – сочленовная;
 26 – зубная; 27 – угловая.

Дно черепа представлено *основной клиновидной и переднеклиновидной костями*, а также *нёбными и крыловидными костями*. Крышу черепа формируют парные *носовые, лобные, теменные и чешуйчатые кости*.

В связи с тонкостью костей, ранним и прочным их срастанием череп птицы значительно облегчен. Швы между костями зарастают рано и незаметны. Объем мозговой коробки и размеры глазниц существенно увеличены. Глазницы как бы сжали щечный отдел исходно диапсидного черепа, а перекладины позади глазниц и между двумя височными впадинами исчезли. Увеличение мозговой коробки произошло за счет разрастания парных элементов крыши – лобных, теменных, чешуйчатых и комплекса *боковых клиновидных костей*.

Череп млекопитающих (рис. 8) также характеризуется относительно более крупной в сравнении с рептилиями мозговой коробкой, что связано, как и у птиц, с большими размерами головного мозга.

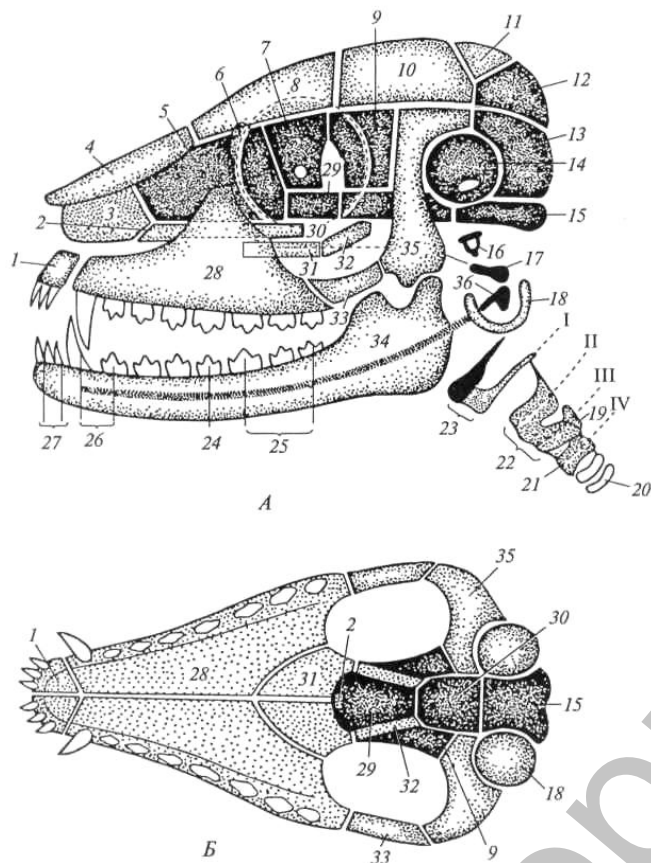


Рис. 8. Череп млекопитающего (А – сбоку; Б – снизу; хондральные кости темные, покровные – светлые):

1 – межчелюстная кость; 2 – сошник; 3 – носовая перегородка; 4 – носовая кость; 5 – решетчатая; 6 – слезная; 7 – глазоклиновидная; 8 – лобная; 9 – крылоклиновидная; 10 – теменная; 11 – межтеменная; 12, 13, 15 – затылочные; 14 – каменистая; 16 – стремя; 17 – наковальня; 18 – барабанная; 19 – черпаловидный хрящ гортани; 20 – кольца трахеи; 21 – перстневидный хрящ гортани; 22 – щитовидный хрящ гортани; I – IV – остатки висцеральных дуг; 23 – рожки подъязычной кости; 24–27 – разные типы зубов; 28 – верхнечелюстная; 29, 30 – передняя и основная клиновидные; 31 – нёбная; 32 – крыловидная; 33 – скуловая; 34 – зубная; 35 – чешуйчатая; 36 – молоточек.

Крыша черепа образована парными носовыми, лобными, теменными и непарной межтеменной костями. Такое строение крыши характерно, к примеру, для черепа собаки. Весьма изменчиво в черепе различных млекопитающих расположение ноздрей. У форм с гибким рылом (та-

швы между костными комплексами у млекопитающих зарастают сравнительно поздно, что обеспечивает возможность увеличения объема головного мозга по мере роста животного. У молодых зверей мозговая коробка по сравнению с лицевой частью обычно развита относительно сильнее, чем у взрослых. Число отдельных костей в черепе млекопитающего меньше, чем у ранее охарактеризованных групп позвоночных. Это обусловливается срастанием ряда костей мозгового черепа между собой: так, в единый комплекс срастаются основная, боковые и верхняя затылочные кости; сращение ушных костей приводит к образованию единой каменистой кости. Крыловидная кость срастается с основной клиновидной костью, а глазоклиновидная кость срастается с передней клиновидной костью. Бывают случаи образования и более сложных комплексов. Единая затылочная кость несет два мыщелка для сочленения с атлантом.

пиры) или с хоботом (слоны, сирены) наружное отверстие ноздрей бывает сдвинуто по крыше черепа назад. У китообразных такое «дыхало» находится на вершине черепа, так как носовая область сместилась назад, а затылочные кости продвинулись вперед.

Бока черепной коробки образованы *чешуйчатыми костями*, от них наружу и вперед отходят *скуловые отростки*. Последние соединяются со *скуловой костью*, которая, в свою очередь, спереди сочленена со скуловым отростком верхнечелюстной кости. В итоге образуется весьма характерная для млекопитающих *скуловая дуга*. Парасфеноид в дне мозгового черепа отсутствует. Дно образуют по-разному сочетающиеся основная *клиновидная*, *крылоклиновидная* и *крыловидная кости*. В отдельных случаях они срастаются в единую *клиновидную кость*. *Переднеклиновидные* и *глазотриклиновидные* кости тоже могут образовывать перед ней единую структуру. У приматов, грызунов и хищников под ними развивается *срединная обонятельная кость*, разделяющая две носовые полости. В пределах носовых полостей развиваются костные или хрящевые *завитки*, либо *раковины*. Они увеличивают поверхность обонятельных ходов.

Слуховые капсулы окостеневают несколькими центрами и в конечном счете в дне черепа формируется *каменистая кость*. Кроме того, здесь располагается свойственная только млекопитающим покровная *барабанная кость (bula timpany)*. Она окружает среднее ухо. В слуховой барабан входит наружный слуховой проход.

Поверхность черепа сверху и снизу несет множество отверстий – мест выхода нервов, кровеносных сосудов, каналов (в том числе подглазничный канал, слезно-носовой канал, резцовое отверстие и т.д.).

Висцеральный череп

Висцеральный череп (скелет) (splanchnocranium) филогенетически формировался независимо от мозгового черепа. Первоначально у ранних позвоночных висцеральный скелет был представлен многочисленным рядом однообразных опорных элементов – висцеральных дуг, которые располагались в передней части кишечника между жаберными щелями и служили для поддержания дыхательного аппарата. На последующих этапах эволюции позвоночных число дуг сократилось (рис. 9). Сокращение сопровождалось значительными преобразованиями висцеральных дуг, сыгравшими большую роль в морфологической эволюции скелета головы позвоночных животных. Элементы передних висцеральных дуг вошли в состав дна мозгового черепа (передние паракордалии).

В эмбриогенезе дуги висцерального скелета образуются из мезенхимы эктодермального происхождения (мезоэктодермы). Эта ткань образуется из клеток нервного гребня, участвует в образовании жаберных дуг и предположительно покровных костей и некоторой части осевого скелета.

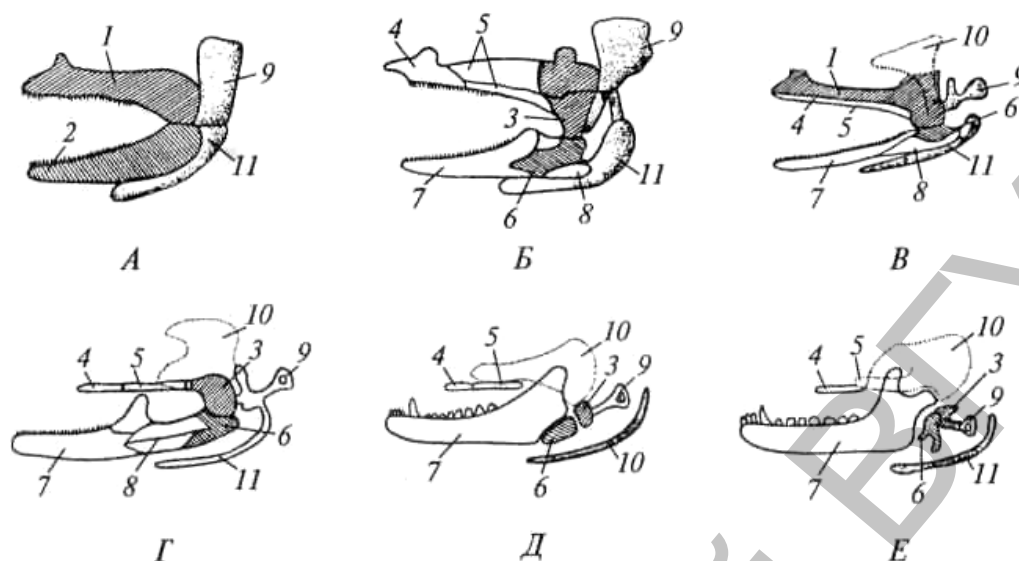


Рис. 9. Преобразование двух висцеральных дуг (III и IV)

в ряду позвоночных:

А – акула; Б – костистая рыба; В – амфибия; Г – пресмыкающееся; Д – териодонт; Е – млекопитающее; 1 – нёбноквадратный хрящ; 2 – меккелев хрящ; 3 – квадратная кость (у млекопитающих – наковальня); 4 – нёбная; 5 – крыловидные кости; 6 – сочленовная кость – молоточек млекопитающих; 7 – зубная кость; 8 – угловая кость; 9 – гиомандибулярный хрящ – слуховая косточка (стремечко) наземных позвоночных; 10 – чешуйчатая кость; 11 – гиоид.

У круглоротых некоторые элементы висцерального скелета сильно специализированы для поддержания скребущего «языка», который появился в качестве заменителя челюстей, в связи с полупаразитическим образом жизни. Остальная часть висцерального скелета образует нерасчлененную решетку, окружающую жаберную область и соединяющуюся мозговой коробкой. Сзади к висцеральному скелету примыкает околосердечная капсула.

Дифференцировка висцерального скелета начинается у рыб. Прежде всего исчезают связывающие дуги горизонтальные ряды хрящей. Приобретенная дугами свобода и воплощается в их последующем преобразовании. Жаберный скелет состоит из членистых дуг в стенке глотки, последовательно расположенных между жаберными щелями. У акул две первые дуги висцерального скелета преобразуются в *губные хрящи*. Наиболее серьезным преобразованием стало превращение третьей пары дуг в челюстную дугу.

Третья висцеральная дуга представлена с каждой стороны парой хрящей. Верхний – *нёбноквадратный* – хрящ выполняет у хрящевых рыб функцию верхней челюсти. Нижняя половина челюстной дуги – нижняя челюсть – представлена также парным *меккелевым хрящом*. У животных с костным скелетом верхняя половина первичной челюст-

ной дуги, т.е. кости, замещающие нёбноквадратный хрящ, теряют функцию верхней челюсти (переходящую к двум парам новых накладных костей) и входят в состав дна черепа.

Челюстной сустав устойчиво сохраняет свое положение между верхним и нижним висцеральными элементами во всех классах позвоночных, кроме млекопитающих.

За челюстной располагается четвертая висцеральная дуга – *подъязычная (гиоидная) дуга*, специализированная на поддержании челюстей и укреплении дна ротовой полости. Важным элементом подъязычной дуги является парный *гиоид*, или *рожково-подъязычный* элемент. Сзади гиоид сочленен с *подвеском*, или *гиомандибуляре*, который, в свою очередь, неподвижно прикреплен к слуховому отделу мозгового черепа. Снизу парные подвески прикреплены связками к челюстям, прочно соединяя их с мозговой коробкой. Такая конструкция прикрепления челюстей к черепу называется *гиостилической* (рис. 10, III). У некоторых акул возможно и двоякое причленение челюстей к черепу – через гиомандибуляре и прямое сочленение верхней челюсти с передней частью мозговой коробки.

Такую конструкцию называют *амфистилической* (рис. 10, I). Количество жаберных дуг у хрящевых рыб 5–7.

У костных рыб в связи с окостенением скелета висцеральный череп претерпевает более заметные изменения, чем мозговой.

Верхняя часть челюстной дуги, гомологичная нёбноквадратному хрящу, замещена в передней части смешанной по происхождению *нёбной костью*, в срединной – тремя *крыловидными костями*, из которых две кожного и одна хондрального происхождения; в задней части она замещена хондральной *квадратной костью*. Система указанных костей у костных рыб полностью теряет функцию верхней челюсти и в большей мере формирует дно черепа. Роль верхней челюсти выполняют парные кости кожного происхождения: *верхнечелюстная* и *предчелюстная*.

Нижняя челюсть представлена большой *зубной костью* кожного происхождения, покрывающей меккелев хрящ, *угловой костью*, образующей нижнезадний угол челюсти, и единственной хондральной костью – *сочленовной*, которая сочленяется с квадратной костью.

Подъязычная дуга представлена в основе теми же элементами, что и у хрящевых рыб, т.е. парными *гиомандибуляре*, *гиоидами* и непарной *копулой*. Все эти элементы костные, хондрального происхождения. К заднему краю нижней части подъязычной дуги причленяется ряд длинных косточек – лучей жаберной перепонки, подстилающих глотку.

Жаберные дуги такого же строения, как и у хрящевых рыб, при этом последняя (пятая) дуга сильно редуцирована. Новоприобретением костных рыб является *жаберная крышка*, представленная четырьмя плоскими накладными костями (*крышка*, *предкрышка*, *подкрышка*, *межкрышка*).

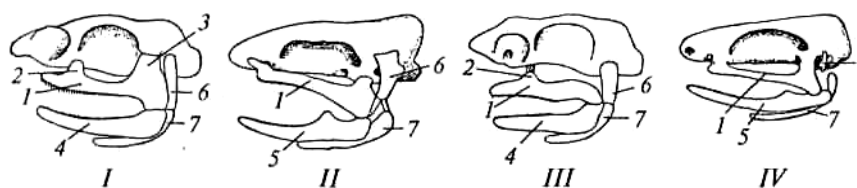


Рис. 10. Типы причленения висцеральных дуг к мозговому черепу:

I – амфистилический череп древней акулы; II – амфистилический череп костного ганоида; III – гиостилический череп современной акулы; IV – аутостилический череп наземного позвоночного (лягушка); 1 – нёбноквадратный хрящ; 2, 3 – выросты нёбноквадратного хряща; 4 – меккелев хрящ; 5 – нижняя челюсть; 6 – гиомандибуляре; 7 – гиоид.

Висцеральный череп амфибий в сравнении с рыбами изменен значительно.

Личинки амфибий (и некоторые взрослые) имеют жабры, соответственно у них развиваются жаберные дуги. Количество жаберных дуг уменьшается до четырех; часто они не имеют расчленения на элементы и являются цельными.

Функцию верхних челюстей у земноводных выполняет, как и у костистых рыб, костная дуга, состоящая из покровных *межчелюстных* (предчелюстных), *верхнечелюстных* и *квадратных* костей.

Элементы первичного челюстного комплекса, образованного нёбноквадратным хрящом, принимают участие в формировании дна мозгового черепа: *нёбная кость* прилегает к сошнику, а *квадратная кость* – к чешуйчатой кости.

В нижней челюсти меккелев хрящ прикрыт снаружи *зубной* и *угловой* костями.

Череп амфибий *аутостилический*: челюстная дуга прирастает непосредственно к мозговому черепу (рис. 10, IV). Подъязычная дуга не принимает участия в прикреплении челюстного аппарата к черепу. Верхний элемент этой дуги – гиомандибуляре – превращен в маленькую кость – *стрема*, которая, как подвесок у рыб, верхним концом упирается в слуховую капсулу. Она лежит в преобразованной из брызгальца полости и выполняет роль *слуховой косточки*.

Висцеральный скелет рептилий (ящериц) в значительной степени близок к амфибиям. Верхние челюсти образованы *межчелюстными* и *верхнечелюстными* костями, несущими зубы.

Нёбноквадратный хрящ подвергается дальнейшим превращениям. Хондральная *квадратная кость* своим верхним отделом связана с мозговой коробкой; снизу к ней причленяется нижняя челюсть. Остальная часть нёбноквадратного хряща покрывается кожными костями – в передней части *нёбными*, а в срединной – *крыловидными*. Все эти кости участвуют в укреплении дна черепа. Появляются новые по-

кровные *поперечные кости*, соединяющие крыловидные кости с верхнечелюстными, а у ящериц и гаттерий еще и хондральные *столбчатые кости*, соединяющие крыловидные кости с теменными.

Нижняя челюсть, гомологичная меккелеву хрящу, состоит из хондральной *сочленовной кости*, которая причленяется к квадратной, и ряда накладных костей, облегающих меккелев хрящ: *зубной, угловой, надугловой, венечной, пластинчатой*. Верхний отдел подъязыч-

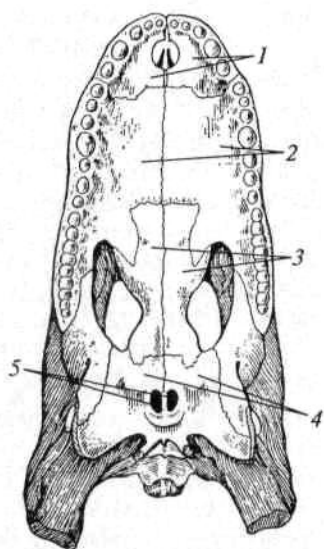


Рис. 11. Вторичное костное нёбо у крокодила:

- 1 – межчелюстные кости; 2 – верхнечелюстные кости; 3 – нёбные кости; 4 – крыловидные кости;
- 5 – хоаны.

ной дуги, гомологичный гиомандибуляре, представлен (как и у земноводных) слуховой косточкой – *стремнем*. У крокодилов зубы расположены на межчелюстных, верхнечелюстных и зубных костях и сидят в альвеолах, как у млекопитающих. В связи с разрастанием нёбных отростков межчелюстных и верхнечелюстных, а также нёбных костей у крокодилов развивается костный помост – *вторичное костное нёбо*. Оно разделяет полость рта на верхний отдел, носоглоточный ход, и нижний отдел, собственно ротовую полость (рис. 11). Таким образом, внутренние отверстия ноздрей (хоаны) открываются не непосредственно в ротовую полость, а в ее заднюю часть, поэтому пища, находящаяся во рту, не мешает поступлению воздуха к органам дыхания.

В висцеральном черепе птиц много общего с черепом рептилий. Верхняя челюсть включает парные *межчелюстные* и *верхнечелюстные* кости. К последним причленяются палочковидные *скуловые* и *квадратоскуловые* кости, которые, в свою очередь, соединяются с *квадратными костями*. В итоге образуется весьма характерная для птиц *нижняя височная дуга*, отграничивающая снизу глазницу и височную яму. Нижняя челюсть состоит из гомологичной меккелеву хрящу *сочленовной кости* и из кожного происхождения *зубной, пластинчатой, угловой и венечной костей*. Вместе с верхней челюстью она образует характерный для птиц клюв.

Челюсти, как правило, сильно вытянуты, их кости срастаются между собой. Слуховая косточка, стремечко, одна, как и у рептилий, и ей гомологична.

Строение висцерального черепа млекопитающих в сравнении с рептилиями существенно меняется. Верхние челюсти состоят из парных *межчелюстных* и *верхнечелюстных костей*. Для всех млекопитающих характерно развитие *вторичного костного нёба*, образован-

ного *нёбными* отростками межчелюстных и верхнечелюстных костей и нёбными костями. В связи с его образованием хоаны открываются не между верхнечелюстными костями, как у других наземных позвоночных, а как у крокодилов и черепах – позади нёбных костей. Такое строение нёба предотвращает закупорку хоан (т.е. перерыв дыхания) в то время, когда пищевой комок задерживается в ротовой полости при обработке пищи во рту и при глотании. *Крыловидные* кости уменьшаются и прирастают к дну черепа.

Нижняя челюсть образована только парными *зубными* костями, которые несут два отростка – *венечный* и *угловой*. Нижние челюсти причленяются непосредственно к *чешуйчатым* костям. Наиболее серьезным преобразованием становится превращение сочленовной кости в слуховую косточку – *молоточек*, а квадратной – в *наковальню*. Вместе со стремением они лежат в полости среднего уха и участвуют в звукопередаче. Наружная стенка последней, а также часть наружного слухового прохода окружены *барабанной* костью, гомологичной, по-видимому, угловой кости нижней челюсти прочих позвоночных. Таким образом, у млекопитающих наблюдается дальнейшее превращение части висцерального аппарата в слуховой аппарат среднего уха.

Подъязычный аппарат тетрапод в типичном случае состоит из тела и тянущихся наружу и вверх рожек. Он образован копулой, остатками гиоидной и одной–тремя парами жаберных дуг. Тело подъязычного аппарата расположено в дне глотки у основания языка. Кроме этого, производными висцерального скелета являются скелетные образования, поддерживающие трахею, гортань, скелет которой включает непарный перстневидный, парные черпаловидные и непарный щитовидный хрящ (присутствует только у млекопитающих).

Скелет парных конечностей и их поясов

Скелет конечностей состоит из поясов и собственно свободных конечностей. У челюстноротых обычно присутствует две пары придатков – парные плавники у рыб и конечности наземного типа у тетрапод.

Скелет парных конечностей у первичноводных позвоночных имеет следующие элементы: *базалии* и *радиалии*. У наземных передняя конечность представляет многочленный рычаг. Опорой парным конечностям служат плечевой и тазовый пояса.

Эмбриональное развитие парных конечностей начинается с выпячивания эктодермы. Внутрь выпячивания из париетального листка боковой пластинки выселяются клетки скелетогенной мезенхимы. Вслед за ними сюда врастают мышечные зачатки в виде почек миотомов сомитов. В пределах выростов обособляются дорсальные и вентральные пласты мускулатуры. У рыб сгущения скелетогенной мезенхимы образуют зачатки радиалий. Базалии формируются как утолщенные членики радиалий.

Предполагают, что *парные плавники* исторически возникли в результате обособления парных брюшных складок кожи с набором скелетных образований и пластинами управляющей ими мускулатуры, подобно непарным плавникам на теле. Складки постепенно дифференцировались, в результате чего выделились две пары плавников: грудные и брюшные. Первично парные плавники служили горизонтальными стабилизирующими киями, предотвращавшими вращение тела вокруг оси и килевую качку.

Парные плавники современных рыб имеют относительно узкие основания, что предполагает достаточно широкую амплитуду их движений.

Кроме собственно конечностей в теле животного располагаются опорные скелетные элементы – *пояса конечностей*. У водных позвоночных пояс служит опорой для конечностей, у наземных – посредником, передающим на конечность всю массу тела. Предполагают, что у панцирных рыб внутри тела присутствовал настоящий пояс, а боковые стенки головогрудного панциря служили дополнительным *покровным плечевым поясом*. В теле хрящевых рыб располагаются только элементы внутреннего плечевого пояса – сочлененные между собой *лопаточный* и *коракоидный* отделы. Сливаясь снизу, обе половины образуют дугообразную конструкцию. Пояс лежит свободно в туловищной мускулатуре и к осевому скелету не прикреплен. К стыкам лопаточного и коракоидного отделов прикрепляются парные плавники. У акул они лежат в горизонтальной плоскости и включают три базалии, множество радиалий и эластоидиновые нити мягкой лопасти плавника. Грудные плавники скатов вторично изменены в широкие боковые складки.

У акул две половины тазового пояса сращены в единый элемент. В структуру брюшных плавников включены две базалии, много радиалий и эластоидиновые нити.

Плечевой пояс у всех основных групп рыб, кроме хрящевых, представляет собой двойное образование, включающее покровные и хондральные скелетные образования, которые придают дополнительную прочность.

У костных рыб *пояс передних конечностей* частично или полностью костный (рис. 12). Он состоит из маленьких, хондрального происхождения *коракоидов* и *лопатонок*. К указанным хондральным костям, составляющим первичный пояс, присоединяются кожные кости «вторичного» пояса. Основная из них – большая серповидная кость – *клейтрум*. Посредством более мелких костей она сочленяется с мозговой частью черепа. Скелет грудных плавников не имеет базалий и состоит из костных радиалий и костных лучей, причленяющихся непосредственно к поясу. *Пояс задних конечностей* лежит в толще мускулатуры и представлен непарной вытянутой пластинкой. Скелет

брюшных плавников содержит только кожные костные лучи.

Пояса конечностей наземных позвоночных значительно изменяются и в связи с увеличением размеров конечностей, и в результате распределения массы мускулатуры, начинающейся на поясе.

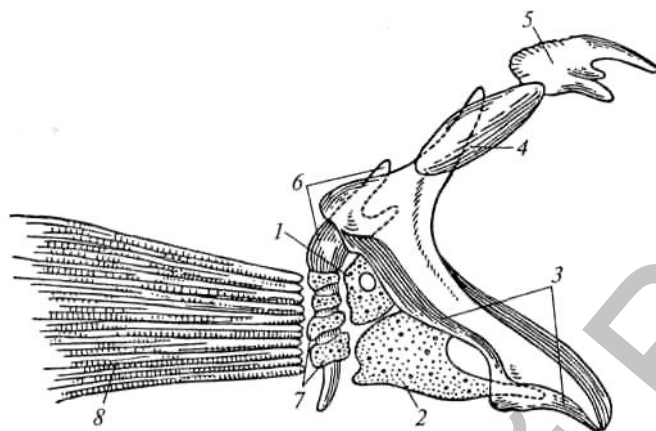


Рис. 12. Грудной пояс костистой рыбы.

Первичный пояс: 1 – лопатка; 2 – коракоид. Вторичный пояс: 3 – клейтрум; 4 – супраклейтрум; 5 – заднетеменная кость; 6 – подклейтрум. Скелет плавника: 7 – радиалии; 8 – лепидотрихии (кожные костные лучи).

В скелете земноводных пояс передних конечностей – *плечевой* – тоже имеет вид дуги, обращенной вершиной к брюшной поверхности животного (рис. 13, А), однако в нем появляются новые элементы. Верхняя (спинная часть) представлена *лопаткой*, которая заканчивается широким надлопаточным хрящом.

Нижняя (брюшная) часть состоит из *коракоида* и лежащего впереди него *прокоракоида*. Три элемента пояса сходятся в точке причленения плечевой кости и формируют сочленовную ямку. Впереди от места соединения левого и правого коракоидов находится *предгрудина*, а сзади – *грудина*. Обе эти кости заканчиваются хрящами. У бесхвостых амфибий между предгрудиной и лопаткой параллельно прокоракоиду расположена тонкая палочковидная *ключица*. Плечевой пояс лежит свободно в толще мускулатуры.

Пояс задних конечностей – *тазовый* – образован тремя парными элементами, сходящимися в области вертлужной впадины, которую они и образуют (рис. 13, Б). Длинные *подвздошные кости* своими проксимальными концами прикреплены к поперечным отросткам крестцового позвонка. Направленный вперед и вниз *лобковый элемент* пояса у лягушек остается хрящевым. Сзади него расположена *седалищная кость*. Такое расположение элементов тазового пояса характерно для всех наземных позвоночных.

Скелет свободных конечностей наземных позвоночных существенно отличается от скелета конечностей рыб. В то время как конечности рыб представляют в схеме простые одночленные рычаги, пере-

мещающиеся только относительно корпуса тела, конечности наземных позвоночных – это рычаги многочленные.

В этом случае перемещается не только вся конечность относительно тела, но и элементы конечностей относительно друг друга. Характерной чертой наземной конечности является присутствие на ней мускулатуры.

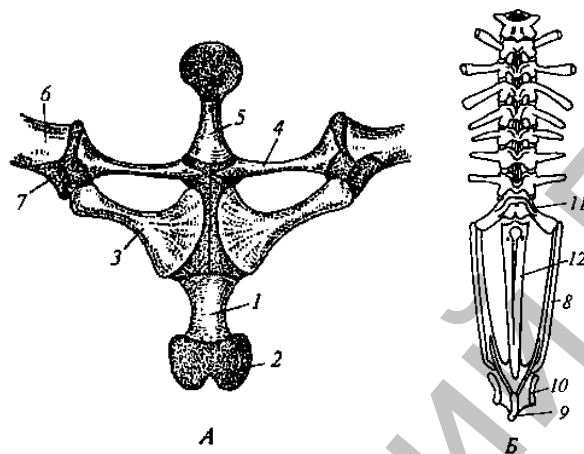


Рис. 13. Плечевой (А) и тазовый (Б) пояс лягушки (вид спереди): 1 – грудина; 2 – хрящевая задняя часть грудины; 3 – коракоид; 4 – ключица лежит на прокоракоиде; 5 – предгрудина; 6 – лопатка; 7 – сочленовная впадина на лопатке для плеча (хрящ покрыт точками); 8 – подвздошная кость; 9 – седалищная кость; 10 – вертлужная впадина; 11 – крестцовый позвонок, 12 – уrostиль.

Пятипалая (наземная) конечность состоит из трех отделов (рис. 14).

- Отдел **I**: *плечо* – в передней конечности, *бедро* – в задней; отдел всегда имеет одну кость, которая проксимальным концом причленяется к поясу.

- Отдел **II**: *предплечье* – в передней конечности, *голень* – в задней; в типичном случае отдел состоит из двух параллельно расположенных костей: предплечье – из локтевой и лучевой, голень – из большой и малой берцовых.

- Отдел **III**: *кисть* – в передней конечности, *стопа* – в задней; отдел состоит из трех подотделов:

- запястье* – в передней конечности, *предплюсна* – в задней; *подотдел* представлен в типичном случае 9–10 мелкими косточками, расположенными в три ряда; *пять* – в передней конечности, *плюсна* – в задней; подотдел в типичном случае состоит из 5 удлинённых костей, расположенных в один ряд веерообразно, от запястья или предплюсны; *фаланги пальцев* представляют продолжение пясти или плюсны и состоят из пяти (или меньше) рядов, по несколько косточек в каждом.

У хвостатых амфибий скелет конечностей почти полностью соответствует приведенной схеме. У лягушек наблюдаются некоторые из-

менения, в частности оба элемента предплечья и голени срастаются в одну кость. Срастаются между собой также большая часть костей запястья и предплюсны.

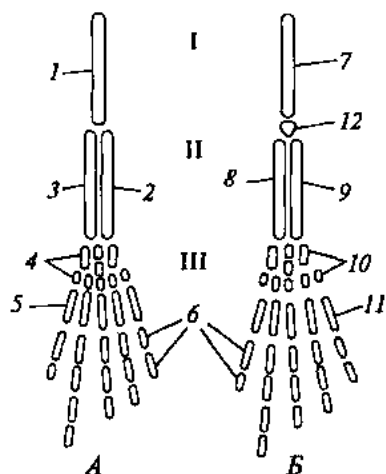


Рис. 14. Схема строения парных конечностей наземных позвоночных:

А – передняя конечность; Б – задняя конечность; I – плечо – бедро; II – предплечье – голень; III – кисть – стопа; 1 – плечевая кость; 2 – локтевая кость; 3 – лучевая кость; 4 – запястье; 5 – пясть; 6 – фаланги пальцев; 7 – бедренная кость; 8 – I большая берцовая кость; 9 – малая берцовая кость; 10 – предплюсна; 11 – плюсна; 12 – коленная чашечка.

Перед первым пальцем задней конечности есть рудимент добавочного пальца. Эти особенности имеют вторичный характер и связаны с приспособлением бесхвостых земноводных к передвижению прыжками.

Особенность конструкции суставов в конечностях амфибий – их сочленение между кистью и предплечьем (кистевой), между стопой и голенью (голеностопный) – характерна также для млекопитающих.

У рептилий, в частности у ящериц и крокодилов, плечевой пояс включает в основном те же элементы, что и у амфибий (рис. 15, А). Брюшная его часть представлена *коракоидами*, несущими сочленовные ямки для приращения плечевых костей. Спинная часть пояса состоит из *лопатки* и *надлопаточного хряща*. Коракоид связан с *грудиной* и обладает подвижностью. Впереди от него расположена *ключица*. Характерно наличие крестообразного *надгрудинника*, лежащего перед грудиной и связывающего ее с ключицами. В целом плечевой пояс рептилий более прочен, чем у амфибий, и эта его черта отражает их лучшую приспособленность к передвижению по суше. В тазовом поясе парные кости: *подвздошная*, *седалищная* и *лобковая* соединены в единый *замкнутый таз*.

Спереди и сзади, на стыке костных элементов расположены передний и задний хрящевые отростки. Подвздошными костями пояс приращивается к поперечным отросткам двух крестцовых позвонков.

На стыке трех костей таза расположена *вертлужная впадина*: в нее входит круглая головка бедренной кости. Передняя и задняя конечности имеют типичное для наземных позвоночных строение. Подвижный сустав в передней конечности располагается между двумя рядами костей запястья (*межзапястный*, или *интеркарпальный*, тип), а в заднем – ме-

жду костями предплюсны (*межпредплюсневый*, или *интертарзальный*, тип). Сходное строение имеют суставы птицы.

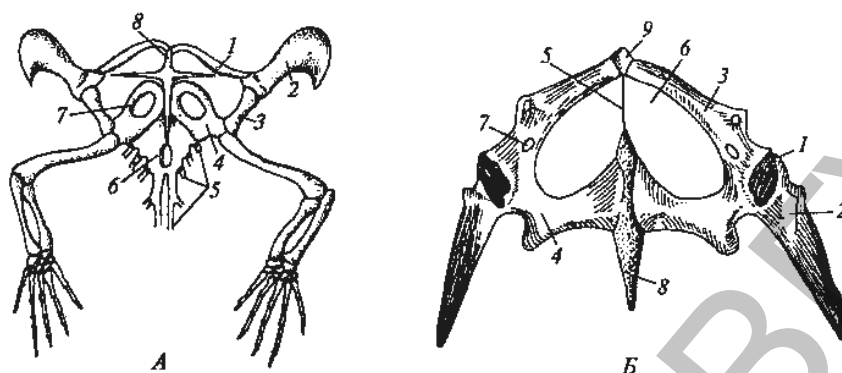


Рис. 15. Плечевой (А) и тазовый (Б) пояс ящерицы:

А: 1 – ключица; 2 – надлопаточный хрящ; 3 – лопатка; 4 – коракоид; 5 – ребра; 6 – грудина; 7 – переднекоракоидный хрящ; 8 – надгрудник. Б: 1 – суставная впадина для головки бедра; 2 – подвздошная кость; 3 – лобковая кость; 4 – седалищная кость; 5 – связка; 6 – «окно»; 7 – запирающее отверстие; 8 – задний хрящевой отросток; 9 – передний хрящевой отросток.

Плечевой пояс у крокодилов не имеет ключиц и состоит только из лопаток и коракоидов. У змей парных конечностей и скелета поясов практически нет. Только у удавов есть едва заметные рудименты бедра и подвздошных костей. У черепах коракоиды и лопатки хорошо развиты, а ключицы срастаются с пластроном. Кости таза прикреплены к карапаксу с помощью связок или срастаются с ним.

У птиц пояс передних конечностей включает *лопатки*, *коракоиды* (вороньи кости) и *ключицы*, которые своими проксимальными концами формируют площадки для причленения плечевых костей. Лопатка длинная, саблевидно изогнутая, лежит на ребрах, по которым она может свободно скользить. Коракоид развит очень хорошо. Одним концом он упирается в грудину, другой конец дает опору для причленения плеча. Левая и правая *ключицы* срастаются между собой, образуют характерную для птиц *вилочку*, придающую поясу упругость.

Скелет крыла состоит из всех типичных для пятипалой конечности отделов. *Плечо* и *предплечье* существенно не изменены. Видоизменена кисть. Проксимальные части запястья срастаются в две косточки, а дистальные – с пястью. *Пясть* состоит из двух удлинённых костей, сращённых как в проксимальном, так и в дистальном отделах и образующих в итоге сложную *пястно-запястную кость*, или *пряжку*. Из *пальцев* сохраняются только три – *второй*, *третий* и *четвертый*, при этом только третий палец имеет две фаланги, а второй и четвертый – по одной.

Скелет задних конечностей (пояс и свободная конечность) птиц также имеет ряд особенностей, связанных с тем, что при движении по земле птица переносит на них всю тяжесть тела. Подвздошные кости по всей длине срастаются со сложным крестцом. С *подвздошными костями* срастаются также весьма крупные *седалищные кости*. *Лобковые кости* в виде тонких палочек присоединены к наружному краю седалищных костей. Все три кости таза участвуют в образовании *вертлужной впадины*. В отличие от других наземных позвоночных (рептилий, млекопитающих) у птиц отсутствует лобковый симфиз – сочленение тазовых костей внизу: две половины тазового пояса широко расставлены, что связано с откладыванием крупных яиц, покрытых твердой скорлупой, и необходимостью в широком тазовом выходном отверстии. Такой тип таза называют *открытым*. Закрытый таз имеют только африканские страусы.

Бедро типичного строения. *Голень* состоит из *большой и малой берцовой* костей, последняя рудиментарна и прирастает к первой. К дистальной части голени прирастает проксимальный ряд косточек *предплюсны*. Лежащий вслед за голенью отдел конечности носит название *цевки*. У взрослой птицы он состоит из одной длинной кости, однако эмбрионально эта кость возникает в результате срастания костей *плюсны* и *нижнего (дистального) ряда костей предплюсны*. В итоге подвижный сустав у птиц (как и у пресмыкающихся) расположен между двумя рядами костей *предплюсны (интертарзальный)*. Пальцев у птиц чаще бывает 4, реже 3 и лишь у африканского страуса их 2.

У млекопитающих основу плечевого пояса составляет *лопатка*, к которой прирастает рудиментарный *коракоид*. Только у однопроходных *коракоид* и *прокоракоид* существуют в виде самостоятельных костей. *Ключица* имеется у тех млекопитающих, передние конечности которых совершают разнообразные сложные движения: наличие *ключицы* требуется для более прочного причленения плечевой кости и упрочнения всего плечевого пояса. Таковы, например, обезьяны, кроты, летучие мыши. *Тазовый пояс* состоит из трех парных костей: *подвздошных, седалищных и лобковых*. У многих видов эти кости срастаются в одну *безымянную кость*. Подвздошные кости направлены вперед, а лобковые и седалищные назад.

У массивных копытных (лошадей, быков) и у слонов с крупными ягодичными мышцами подвздошные кости сильно расширяются. На границе лобковой и седалищной костей лежит запирательное отверстие. Таз замкнутый. У насекомоядных – кротов и землероек – кости таза не соединяются и он остается открытым.

У однопроходных и сумчатых имеется пара сумчатых костей, которые тянутся вперед от лобковых и поддерживают брюшную стенку.

Скелет парных конечностей сохраняет у млекопитающих все ос-

новые черты строения типичной пятипалой конечности. Однако в связи с разнообразием условий существования и характером использования конечностей детали их строения у разных групп различны. У наземных форм значительно удлинены проксимальные отделы. К примеру, у быстро бегающих зверей предплюсна, плюсна, запястье и пясть располагаются более или менее отвесно, и эти животные опираются только на пальцы. Таковы, например, собаки. У наиболее совершенных бегунов, копытных, сокращается число пальцев. Крайние пальцы редуцируются, и животные ступают либо на одинаково развитые третий и четвертый пальцы, между которыми проходит ось конечности (парнокопытные), либо преимущественное развитие получает *один третий палец*, через который и проходит ось конечности (непарнокопытные).

У водных млекопитающих (китообразных, ластоногих), наоборот, проксимальные отделы укорочены, а дистальные отделы – *пясть, плюсна* и особенно *фаланги пальцев* – сильно удлинены. Конечности в этом случае превращены в ласты, перемещающиеся относительно тела в основном как единое целое. Перемещение же отделов конечностей относительно друг друга развито сравнительно слабо. У летучих мышей только первый палец передних конечностей развит нормально, остальные пальцы и плюсна сильно удлинены; между ними расположена кожистая перепонка, образующая основную часть поверхности крыла.

Скелет непарных плавников

Этот скелет формируется на спинной части тела рыб над верхними остистыми отростками, а в *хвостовой* – под гемальными дугами. Верхние и нижние остистые отростки хвостовых позвонков могут сами непосредственно участвовать в поддержании хвостового плавника. В непарных *спинных* и *анальном* плавниках опорными элементами обычно служат радиальные лучи из хряща и кости, так называемые птеригофоры. Они могут причленяться к невральным или гемальным элементам позвоночного столба, но часто бывают отделены от них мышечным промежутком. У многих акул и химер, у некоторых костистых рыб непарные плавники несут спереди шипы, которые работают как водорезы. Шипы присутствовали и на непарных плавниках ископаемых рыб – акантодией.

Спинных плавников бывает обычно один или два (редко три). В прошлом это имело место у щитковых, у панцирных рыб, ныне характерно для хрящевых и костных. Среди ранних костных рыб лучеперые имели исходно один спинной плавник, а ранние лопастеперые – два. Спинные плавники могут редуцироваться или сливаться с хвостовым, как у современных угрей, мурен, цератодов, а могут быть раздроблены на множество мелких, как у многопера.

Позади анального или клоакального отверстия почти всегда находится *анальный* плавник. Он может утрачиваться у придонных рыб или сливаться с хвостовым плавником.

Хвостовой плавник состоит из плотной кожной перепонки, поддерживаемой мощными плавниковыми лучами. Основными скелетными опорными элементами в нем являются невральные и гемальные дуги конечных позвонков. Иногда в плавнике развиваются дополнительные радиальные элементы.

Различают несколько типов хвостовых плавников: *протоцеркальный*, *гетероцеркальный*, *гипоцеркальный*, *дифицеркальный* и *гомоцеркальный* (рис. 16). Протоцеркальный тип плавника характерен для бесчерепных и круглоротых. Плавниковая складка равномерно охватывает хвостовую ось позвоночника. Гетероцеркальный тип плавника характерен для акул. Дистальный конец позвоночного столба поворачивает вверх, а свободная часть плавниковой складки развивается ниже этой оси. Некоторые из древнейших позвоночных, например щитковые, имели хвосты перевернутого гетероцеркального (гипоцеркального) типа. Позвоночник отклонялся в них вниз, а не вверх. Такой тип плавника соответствовал придонному образу жизни. Дифицеркальный тип плавника характеризуется тем, что позвоночный столб тянется по прямой назад до конца тела, и плавник симметрично развит и над, и под позвоночником. Таковы ныне живущие двоякодышащие, многоперы. Гомоцеркальный тип плавника характерен для большинства костистых рыб. Снаружи он симметричен, однако при вскрытии видно, что последние позвонки несколько отклоняются вверх, а нижняя лопасть плавника поддерживается увеличенными нижними остистыми отростками.

Гетероцеркальный тип хвостового плавника характерен для современных акул. Гетероцеркальный плавник может обеспечивать наклонную силу тяги (вперед и вверх) и тем самым противодействовать силе тяжести. У скатов произошла редукция плавниковой складки до жгутообразного состояния: их плавание совершается главным образом с помощью волнообразных движений увеличенных грудных плавников. Хорошо развитый гетероцеркальный плавник имели палеозойские палеонисциды; он был выражен у мезозойских ганоидных рыб. Гетероцеркальную форму сохранили осетры и веслоносы, у современных панцирников конец позвоночника заметно укорочен. Ранние двоякодышащие рыбы имели типичный гетероцеркальный хвостовой плавник, однако, согласно палеонтологической летописи, анальный и спинной плавники удлинились в направлении хвостового, а позвоночная ось слегка укоротилась, в результате у современных видов хвостовой плавник превратился в дифицеркальный.

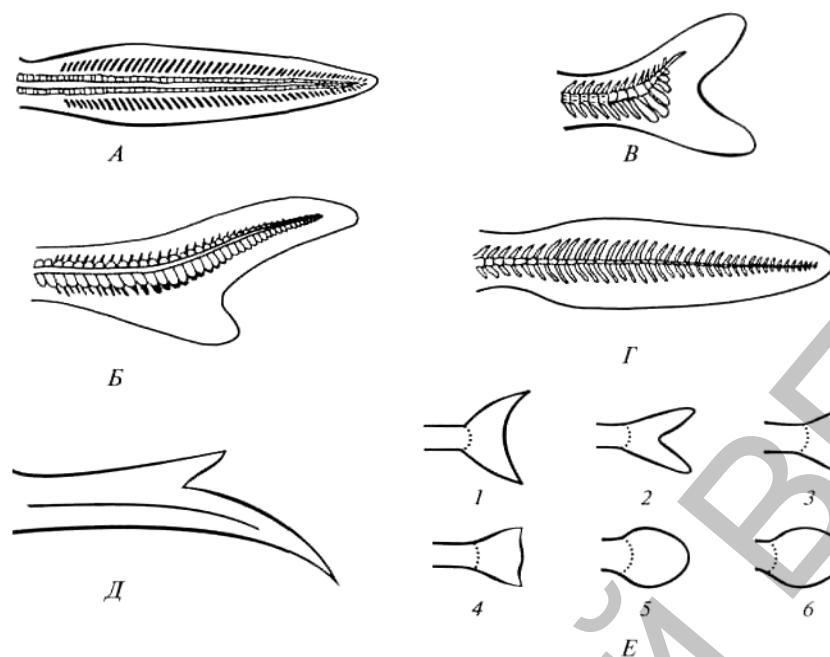


Рис. 16. Типы (А–Д) и формы (Е) хвостовых плавников:

А – протоцеркальный (ланцетник, минога); Б – гетероцеркальный (акулы, осетрообразные); В – гомоцеркальный (большинство костистых рыб); Г – дифицеркальный; Д – гипоцеркальный (щитковые); Е: 1 – полулунная (тунец); 2 – вильчатая (сельдь); 3 – выемчатая (лосось); 4 – усеченная (треска); 5 – округлая (налим); 6 – заостренная (белдюга).

Гетероцеркальный плавник имели и примитивные девонские кистеперые рыбы, но выпрямление конца позвоночного столба привело у них к характерному трехлопастному хвостовому плавнику дифицеркального типа.

Образование симметричных лопастей хвостового плавника гомоцеркального и дифицеркального типов характерно в основном для костных рыб, имеющих либо легкие, либо плавательный пузырь.

У наземных позвоночных (за исключением самых ранних древних амфибий) непарные плавники, изначально присущие рыбам, были полностью утрачены. Головастики лягушки, тритон, протей, аксолотль и некоторые другие хвостатые амфибии хорошо плавают с помощью дорсовентрально расширенного хвостового плавника и совершенно не имеют внутренних скелетных образований. К водному образу жизни вернулись многие настоящие наземные позвоночные (амниота). Некоторые из них, например черепахи, вымершие плезиозавры, пингвины и тюлени, для передвижения в воде воспользовались не хвостом, а конечностями. Среди млекопитающих вновь приспособились к плаванию и воспользовались хвостовыми плавниками для движения китообразные и сиреновые. У них лопасти хвостового плавника ориентированы горизонтально и имеют волокнистую основу. Наиболее близко к образованию заново хвостового плавника рыбьего типа подошли в

прошлом ихтиозавры. Позвоночная ось входит у этих животных в нижнюю лопасть хвостового плавника. У ихтиозавров и китообразных появились и спинные плавники, но они тоже лишены скелетной основы.

Таким образом, внутренний скелет хордовых энто- и мезодермального происхождения поддерживает тело, служит для укрепления скелетных мышц, участвует в движении, обеспечивает защиту внутренних органов. Прогрессивные изменения связаны с заменой в осевом скелете единого нечлененного упругого тяжа – хорды сначала хрящевым, а затем костным позвоночником, его последовательной дифференцировкой на отделы и появлением мозгового черепа. В висцеральном скелете в эволюционном ряду позвоночных висцеральные дуги редуцируются, развиваются челюсти, формируются слуховые косточки. Мозговой и висцеральный скелет объединяются в единое морфофункциональное образование – череп с лицевой и мозговой частями. Скелет органов движения у первичноводных хордовых – первоначально непарных плавников – прогрессивно развивается в связи со специализацией к условиям обитания, затем дополняется парными плавниками, используемыми как стабилизаторы и рули при движении и поворотах. Появление мускулатуры на унисериальных парных плавниках, использовавшихся в качестве опоры при движении по грунту дна, послужило основой для формирования пятипалой конечности наземного типа.

Контрольные вопросы

1. *Происхождение скелетных образований (хорда, соединительная ткань, хрящ, кость).*
2. *Отделы скелета позвоночных животных и их функции.*
3. *Хорда: строение, функциональные свойства и развитие. Позвоночник. Его эмбриональное развитие. Позвоночный столб наземных позвоночных.*
4. *Тип и строение позвонков, отделы позвоночного столба и их функции.*
5. *Мозговой череп. Эмбриогенез. Разнообразие строения мозгового черепа у водных позвоночных.*
6. *Висцеральный скелет. Эмбриогенез. Разнообразие строения висцерального скелета у водных позвоночных. Подвеска челюстной дуги.*
7. *Непарные плавники. Эмбриогенез. Роль непарных плавников в примитивном ундуляционном плавании и пути их дифференциации. Типы хвостового плавника.*
8. *Парные конечности. Эмбриогенез парных плавников. Разнообразие их строения у современных и вымерших рыб. Происхождение парных плавников.*
9. *Пояса конечностей. Варианты их строения у тетрапод.*
10. *Скелет свободной конечности. Разнообразие его строения у тетрапод.*

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА

Основные функции организма – от локомоции до кровообращения – обеспечиваются мышечной активностью или связаны с ней. Главный ее результат – движение туловища, конечностей, челюстей и т.п. Часто мышцы просто поддерживают тело или его части в определенном положении; кроме того, их активность играет первостепенную роль в теплопродукции. Мышечная ткань также может создавать электрические поля.

Гистологически различают два главных типа мышечной ткани: гладкая и поперечнополосатая. Волокна гладких мышц устроены проще и по размеру мельче. Они образуются из мезенхимы зародыша, главным образом мезодермальной по происхождению. Гладкая мускулатура располагается главным образом в оболочке пищеварительного тракта, в протоках желез, мочевом пузыре, трахее, бронхах. Также гладкие мышечные волокна находятся в кровеносных и лимфатических сосудах, половых органах, соединительной ткани кожи и других частях тела.

Волокна поперечнополосатого типа образуют произвольную мускулатуру, формирующуюся в основном из миотомов зародыша; обычно эти волокна скомпонованы в виде отдельных мышц, которые прикрепляются к скелетным элементам и двигают их.

Классифицируют мускулатуру следующим образом:

- соматическая подразделяется на осевую мускулатуру и мускулатуру конечностей;
- висцеральная делится на мускулатуру бранхиомеров (мышцы жаберного, челюстного аппаратов, шеи и головы) и гладкую мускулатуру.

Мышечная система *круглоротых* (рис. 1, А) состоит из мышечных сегментов-миомеров, отделенных друг от друга соединительнотканными перегородками-миосептами. Каждая миосепта образует ломанную линию в виде лежащей на боку латинской буквы W; средний угол расположен примерно посередине тела и вершиной направлен вперед. В голове и жаберной области под миомерами соматической мускулатуры дифференцируется висцеральная мускулатура, образующая сложную систему мышц предротовой воронки, языка и жаберных мешков. Они обеспечивают присасывание к жертве, пробурывание отверстия в ее покровах и насасывание пищи, а также создание тока воды через жаберные мешки. Двигаются в толще воды с помощью изгибов туловища (ундулирующих движений).

У *рыб* соматическая мускулатура отчетливо сегментарна (рис. 1, Б, В, Г). Миомеры разделяются друг от друга соединительнотканными перегородками – миосептами, образующими сложную ломанную линию в виде лежащей на боку латинской буквы W, средний

угол которой вершиной направлен вперед и лежит на горизонтальной, соединительнотканной перегородке, делящей все миомеры на спинной и брюшной отделы. Миосепты укрепляются окостенениями (мускульными косточками), особенно хорошо развитыми у костистых рыб. На отдельных участках тела метамерия нарушается: перестройка миомеров или их участков приводит к дифференцировке отдельных мышц. Так обособляются глазные, наджаберные и поджаберные мышцы и мышцы парных плавников. В области челюстных и жаберных дуг гладкие мышечные волокна висцеральной мускулатуры замещаются поперечно-полосатыми и формируют довольно сложно дифференцированные группы мышц, управляющие движениями челюстей и жаберных дуг. Участки миомеров соматической мускулатуры этой области еще сохраняются, но развиты относительно слабо. У хищных рыб от затылка назад распространяется *длиннейшая мышца спины*, участвующая в некотором задираании головы перед схватыванием добычи. Характерной особенностью мускулатуры хрящевых рыб служит ее относительная автономность – сохранение способности сокращаться при нарушении связи с центральной нервной системой. Своеобразен и химический состав мышц хрящевых рыб. В них необычайно велико содержание мочевины: до 1,5–2,8%. Такая высокая уремия, губительная для прочих позвоночных, связана со своеобразным осморегуляторным механизмом акуловых рыб.

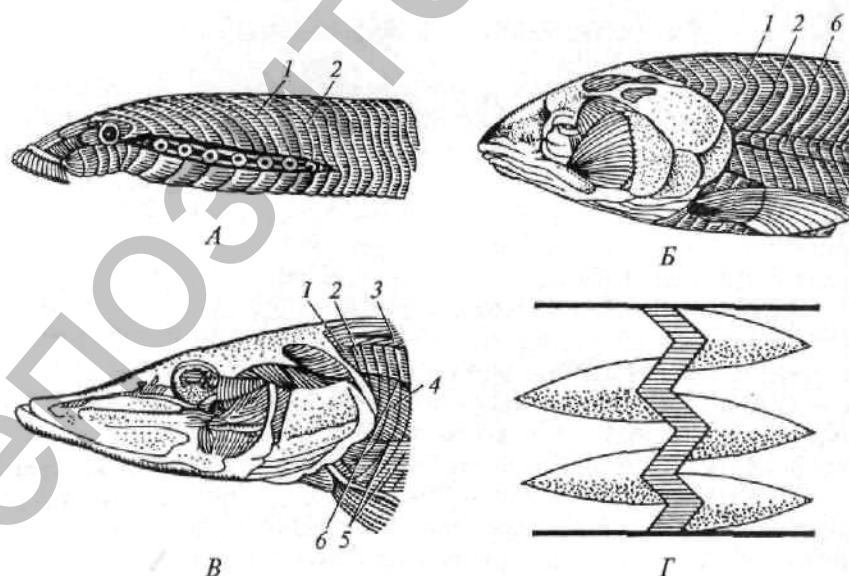


Рис. 1. **Мускулатура круглоротых и рыб:** миноги (А), лосося (Б), щуки (В), схема миомера акулы (Г): 1 – миомеры; 2 – миосепты; 3 – длиннейшая мышца спины; 4 – наружная косая мышца живота; 5 – внутренняя косая мышца живота; 6 – горизонтальная перегородка.

Мышечная система *амфибий* заметно отличается в связи с движением животных с помощью конечностей наземного типа. Харак-

терная для рыб метамерия нарушена и осевая мускулатура значительно более дифференцирована. Единая дорсальная мышца туловища сменяется парными – длиннейшей мышцей спины и подвздошно-поясничной мышцей. Развивается мощная сложно организованная мускулатура свободных конечностей и их поясов.

У *рептилий* метамерное расположение мускулатуры, свойственное низшим позвоночным, почти не сохраняется. Развитие пятипалых конечностей, появление шейного отдела и в целом большая расчлененность тела – все это приводит к сложной дифференцировке всей мышечной системы. В связи с оформлением грудной клетки развивается межреберная мускулатура, которая играет большую роль в механизме дыхания у всех высших позвоночных.

У *ящериц* и *крокодилов* сложно дифференцирована мускулатура спины. Она покрывает тело тремя (четырьмя) продольными полосами. В передних конечностях рептилий наблюдается дальнейшая дифференцировка мышц. Возникает двуглавая мышца плеча.

У *птиц* мышечная система еще более дифференцирована, что обусловлено значительно более сложными видами движения птиц – полет, хождение, лазание, плавание и т.д. Наиболее крупные мышцы, приводящие в движение конечности, располагаются на туловище, а к самим конечностям направлены сухожилия.

В связи с огромной работой, выполняемой крыльями, основная масса мускулатуры располагается в области груди и прикрепляется к килю грудины. Массивные грудные мышцы достигают 20% общей массы летающих птиц и служат для опускания крыльев. Лежащие под ними и несколько меньшие по размеру подключичные мышцы поднимают крылья.

Очень сложную мускулатуру имеют задние конечности (до 35 мышц). У некоторых древесных птиц имеется *обходящая* мышца. Она начинается на тазовых костях, тянется вдоль бедра, далее в виде тяжа перекидывается через колено и затем соединяется со *сгибателем пальцев*. Птица, севшая на присаду, сгибает колени и этим движением натягивает обходящую мышцу, а следовательно, и сгибатель пальцев, в результате чего пальцы сжимаются и плотно обхватывают ветку. Чем ниже приседает птица, тем сильнее натягивается обходящая мышца и тем сильнее птица пальцами обхватывает ветку. Это особенно важно во сне, когда птица автоматически удерживается на ветке.

У других видов птиц (например, воробьиных) механизм автоматического сгибания пальцев иной. Он обусловлен действием мышцы, называемой *глубоким сгибателем пальцев*. Ее сухожилия, идущие к концам пальцев, имеют сильно шероховатую нижнюю поверхность и двигаются во влагалищах, внутренняя поверхность которых несет поперечные ребра. Когда птица садится на ветку и обхватывает ее паль-

цами, шероховатая поверхность сухожилий под тяжестью птицы прижимается к влагалищу и закрепляется на его ребрышках. В итоге пальцы фиксируются в согнутом положении и плотно обхватывают ветку без участия мышц (рис. 2).

Мышечная система *млекопитающих* сильно дифференцирована и отличается большим числом разнообразно расположенных мускулов. Для них характерно наличие куполообразной мышцы *диафрагмы*, которая отделяет брюшную полость от грудной и участвует в акте дыхания.

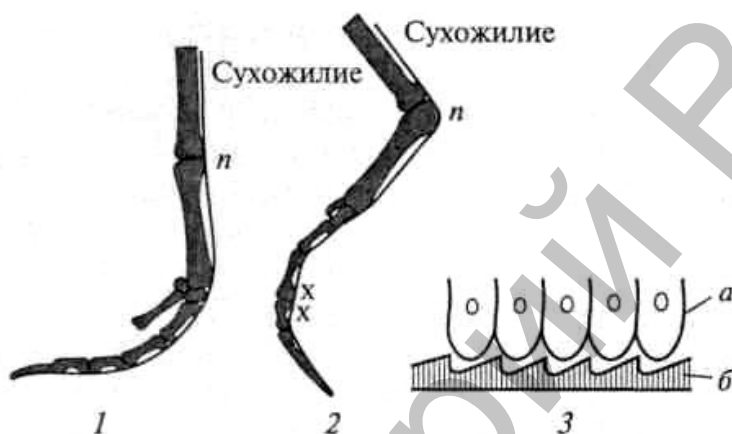


Рис. 2. Схема расположения костей плюсны и сгибающего их сухожилия в ноге птицы: 1 – нога вытянута; 2 – нога согнута; 3 – схема закрепляющего приспособления; а – ребрышки сухожильной сумки; б – поперечные выросты на сухожилии; п – пяточное сочленение; х – закрепляющее приспособление.

Значительное развитие получает *подкожная мускулатура*. У ежей и ящеров она обуславливает возможность свертывания тела в клубок. Перестройки подкожной мускулатуры привели к формированию сложных мимических мышц.

Контрольные вопросы

1. Соматическая и висцеральная мускулатура, их функции. Осевая соматическая мускулатура водных позвоночных животных.
2. Осевая соматическая мускулатура наземных позвоночных животных. Подъязычная мускулатура.
3. Мускулатура конечностей позвоночных животных. Ее преобразования в связи со способом передвижения в разных классах позвоночных животных.
4. Подкожная мускулатура. Ее особенности у млекопитающих.

ОРГАНЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Формируются из эмбриональной первичной кишки, т.е. закладывается энтодермально. Исключение составляет эпителий ротовой полости и анального отверстия, которые представляют собой эктодерму. У всех позвоночных пищеварительная система имеет вид сквозной трубки, подразделяющейся на следующие основные отделы: ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, кишечник. Прогрессивное усложнение кишечного тракта в ряду позвоночных идет по пути его удлинения и дифференцировки на отделы (рис. 1, 2). Функционально это обеспечивает лучшую переработку и усвоение пищи, реализацию ее энергетических и строительных возможностей.

Начинается пищеварительная система ротовой полостью, которая служит для принятия пищи. Снаружи рот ограничивают кожные складки – губы, образованные эпидермисом и соединительной тканью. Не во всех классах они выражены четко. У современных круглоротых развивается присасывательная воронка и аппарат всасывания крови и лизированных тканей. У рыб, амфибий, рептилий зубы и челюсти прикрываются слабо выраженными кожными складками. У черепах челюсти имеют роговые чехлы. У птиц губы превращаются в клюв. У млекопитающих, благодаря расположенной в их толще мускулатуре, губы становятся мясистыми и подвижными. Разрастание губных складок приводит к формированию у них дополнительной полости между губами и зубами – преддверия рта. У рыб и амфибий ротовую полость сверху ограничивает дно мозгового черепа. У крокодилов и млекопитающих сошник, нёбные кости и нёбные отростки верхнечелюстных костей образуют вторичное костное нёбо. Вместе с мягкой нёбной завесой оно отделяет ротовую полость и ротоглотку от носоглотки.

Зубы. На нёбе у костных рыб, амфибий и некоторых рептилий можно увидеть нёбные зубы. Копытные и хищные млекопитающие имеют на нёбе ороговевшие поперечные гребни, обеспечивающие удержание и перетирание грубой пищи. У усатых китов на верхних челюстях из этих гребней сформировались мощные роговые пластины китового уса, фильтрующие планктон.

Практически у всех позвоночных, кроме круглоротых, ротовая полость имеет костные зубы. В некоторых случаях при пищевой специализации у млекопитающих они недоразвиваются и даже утрачиваются (неполнозубые, трубкозубы и др.). Зубы удерживают пищу во рту, помогают откусывать, а у млекопитающих – размельчать и перетирать ее. У низших хордовых и бесчелюстных настоящих зубов нет. Твердые зубы предротовой воронки миног, помогающие разрушать покровы жертв, образованы ороговевшей эпидермальной тканью.

Острые зазубренные, одно-, а чаще трехвершинные зубы свойственны акулам – это видоизмененная плакоидная чешуя. Они развиваются в мягких тканях на внутренней поверхности челюстей: каждый зуб постепенно сдвигается на край челюсти и по мере старения отпадает, заменяясь другим. Настоящие конические зубы свойственны костным рыбам, хотя у многих лучеперых на верхних челюстях они исчезают. Зубы образуются в покровной соединительной ткани, окружающей челюсти. Толщу зуба составляет плотный дентин – вещество, близкое по химическому составу к кости и имеющее мезодермальное происхождение.

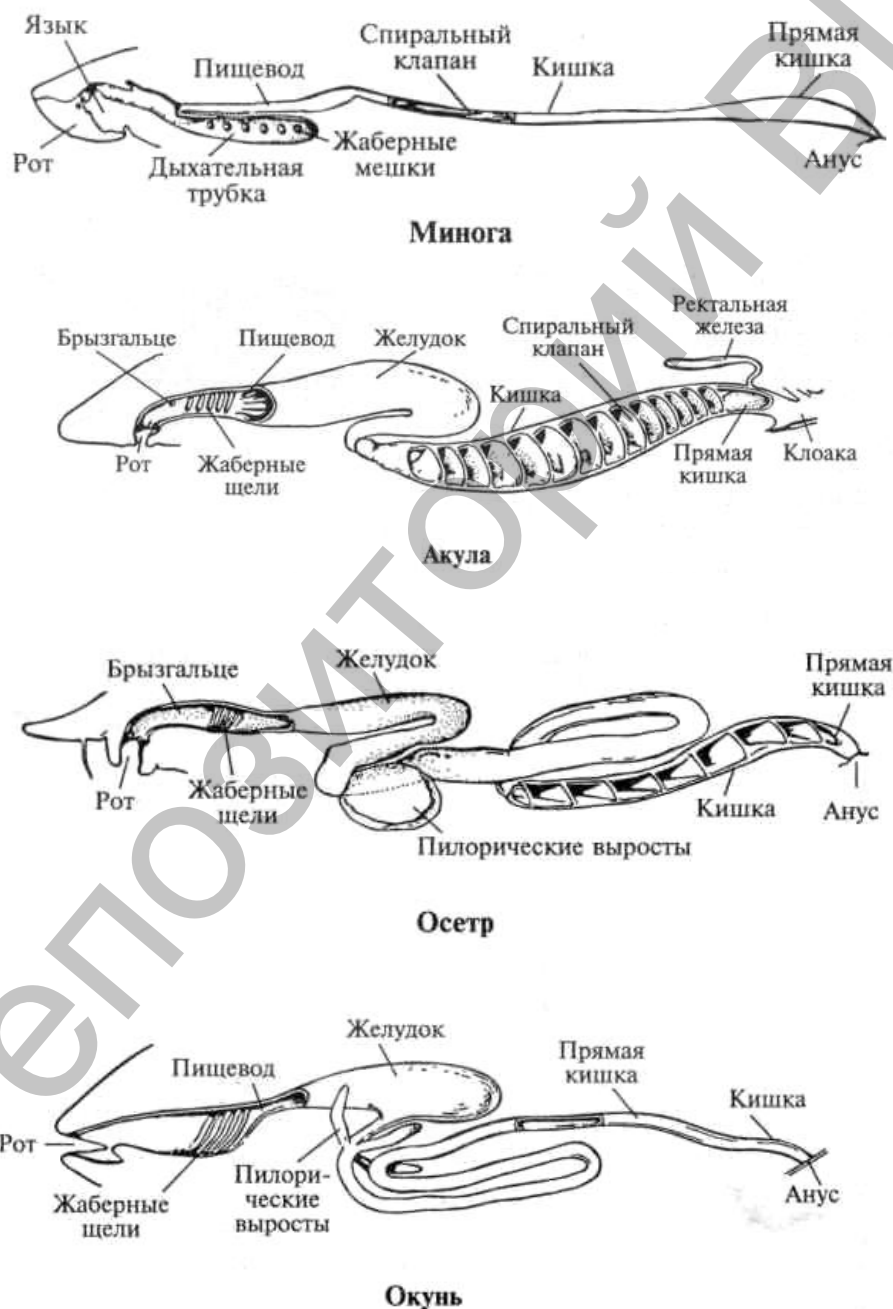


Рис. 1. Схема строения пищеварительной системы позвоночных.

Внутри зуба сохраняется полость – пульпа, заполненная мягкой тканью; она содержит питающие зуб кровеносные сосуды и нервы. Дентин снаружи покрыт эмалью – слоем блестящего твердого вещества, богатого известью. Эмаль формируется клетками эктодермы. У большинства зубы плотно прирастают к челюстям. У млекопитающих и крокодилов зубы сидят в ячейках (альвеолах) и имеют один или несколько корней.

Зубы прикрепляются к челюстям губчатым костным цементом. У акул зубы прикреплены к хрящевым челюстям связками.

У большинства костных рыб, амфибий, гаттерий конические зубы прикрепляются к наружной поверхности челюстей. У рептилий известно три типа причленения зубов: плевродонтный – зубы прирастают к внутренней поверхности челюстных костей (примитивные ящерицы, гекконы), акродонтных – зубы прирастают к краю или середине челюстей (большинство чешуйчатых) и текодонтный – зубы сидят в альвеолах (крокодилы, древние зверозубые и археоптерикс). Млекопитающим свойствен только текодонтный тип – их зубы сидят в альвеолах.

В пределах ротовой полости разных групп позвоночных зубы располагаются не только на челюстях, но и на элементах нёба: нёбных и крыловидных костях, на сошнике, парасфеноиде. Они встречаются на внутренней поверхности нижних челюстей, на элементах висцеральных дуг. Таковы, например, глоточные зубы карповых рыб.

В большинстве случаев у рыб, амфибий и рептилий зубы имеют одинаковую коническую форму – они гомодонтны. В зубной системе некоторых хищных рыб и рептилий намечается дифференцировка зубов: отдельные зубы увеличиваются в размере. Настоящая гетеродонтность свойственна млекопитающим. Их зубы дифференцированы на резцы (*incisivi*), клыки (*canini*), предкоренные (*praemolares*) и коренные (*molars*). Количество и наличие того или иного типа зубов различно у отдельных систематических групп млекопитающих и учитывается как систематический признак при их определении и классификации.

На дне ротовой полости имеется язык с собственной мускулатурой и скелетом (подъязычный аппарат). У рыб он представляет лишь складку слизистой оболочки. У рептилий язык служит органом, доставляющим пахучие вещества к яacobсоновому органу. У бесхвостых амфибий язык прикреплен обычно спереди к стыку нижних челюстей. Есть группа амфибий, лишенная языка – безъязычные амфибии. У высших позвоночных язык закладывается в нижней части глотки вблизи щитовидной железы. Формируются корень и тело языка. Рожки подъязычного аппарата служат местом прикрепления мышц, движущих языком: его выдвигает подбородочно-язычная мышца и втягивает подъязычно-язычная мышца. Начиная с амфибий, в ротовой полости появляются слюнные железы. Их секрет – слюна – увлажняет

слизистую рта, предохраняя ее от высыхания, и смачивая пищу, предохраняя ее от высыхания. У змей отдельные слюнные железы преобразуются в ядовитые. Липкая слюна некоторых амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих обеспечивает прилипание к языку мелкой подвижной добычи. У млекопитающих слюна содержит и пищеварительный фермент амилазу, расщепляющий углеводы.

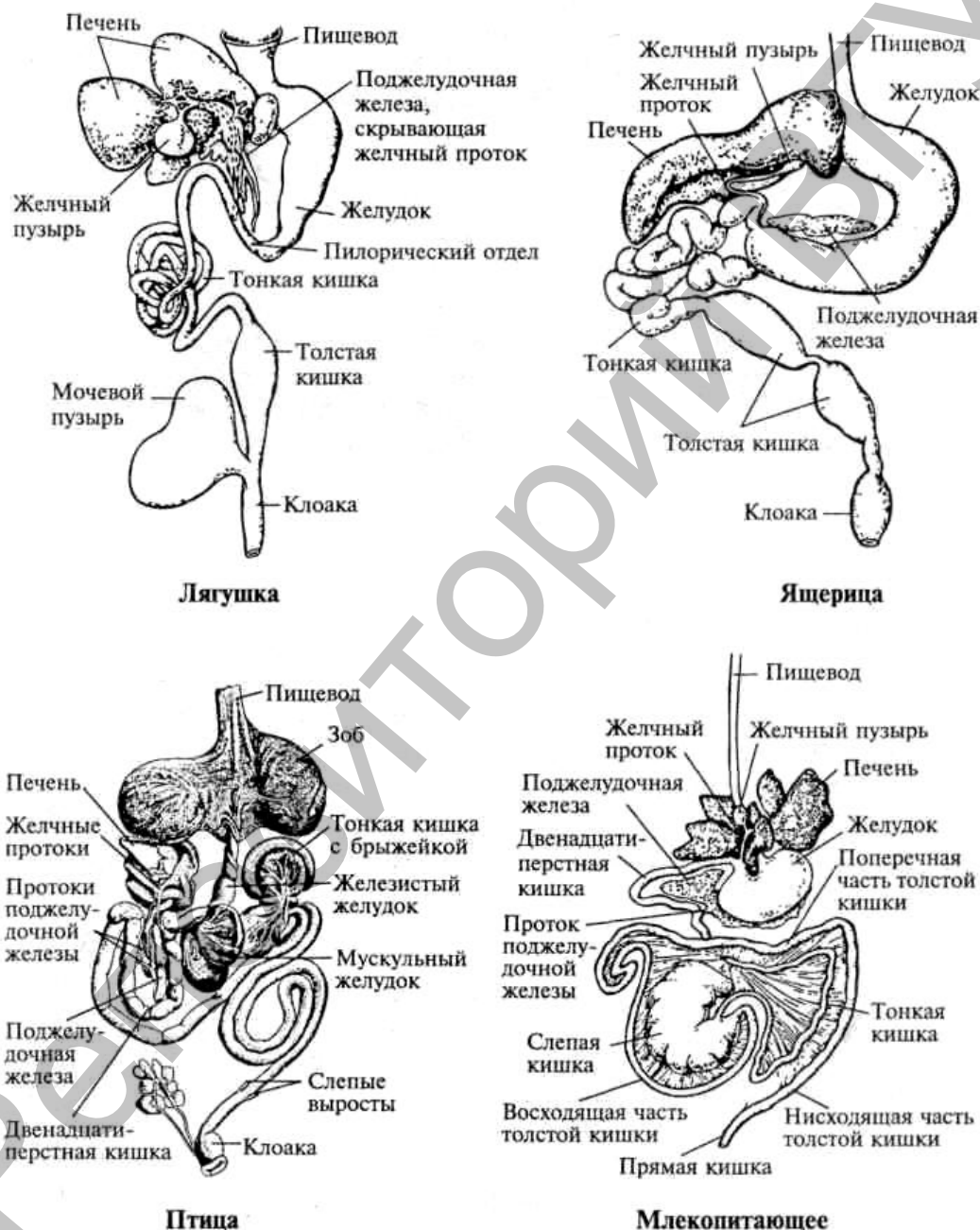


Рис. 2. Схема строения пищеварительной системы позвоночных.

Глотка – это короткий участок пищеварительного тракта, расположенный между ротовой полостью и пищеводом. Ее стенки выстла-

ны многослойным энтодермальным эпителием и снабжены поперечно-полосатой мускулатурой. У водных позвоночных глотка пронизана жаберными щелями. У наземных позвоночных сверху в глотку открываются евстахиевы трубы, сообщающиеся с полостями среднего уха. Снизу расположена гортанная щель, ведущая в легочный аппарат. За глоткой расположен пищевод – тонкая растяжимая трубка, без резкой границы переходящая в желудок. У рыб, амфибий и чешуйчатых рептилий он выстлан многослойным эпителием, клетки которого часто имеют реснички и активно транспортируют пищевой комок. Иногда внутренний слой эпителия пищевода ороговеет. У некоторых птиц пищевод имеет расширение – зоб, где пища резервируется и увлажняется.

Желудок представляет собой расширение кишечной трубки с более или менее развитой мускулатурой стенок. Он обеспечивает перемешивание, а у некоторых групп, особенно птиц, и перетирание пищи. В слизистой желудка расположены трубчатые пищеварительные железы, выделяющие имеющий кислую реакцию желудочный сок. В его составе преобладает пепсин, но входят ферменты химозин и липаза. Форма желудка весьма изменчива. У рыб, амфибий, ящериц, змей желудок прямой, слегка расширенный в мешок. У птиц желудок четко дифференцирован на железистый и мускульный. Мускульный желудок имеет толстые мышечные стенки. Внутри выстлан твердой рогоподобной оболочкой с бугорчатыми стенками. Эта область вместе с заглатываемыми камешками участвует в перетирании пищи. Чрезвычайно изменчивы желудки у млекопитающих. Например, у однопроходных, кенгуру, некоторых мышей значительная часть желудка является пищеводной. Она выстлана как пищевод однослойным плоским эпителием и не имеет желез. У жвачных парнокопытных желудок имеет четыре камеры: рубец, сетку, книжку и сычуг (рис. 3). (У верблюдов в рубце и сетке есть водяные клетки, где надолго задерживается запас воды. Верблюд единожды может выпить количество воды, равное одной трети его веса.) Проглоченная пища попадает сначала в мешковидный рубец и сетку. Здесь она увлажняется. Разминается и под влиянием бактерий сбраживается. Затем животное отрыгивает жвачку в рот для дополнительного пережевывания. Обработанная вновь пища спускается по глубокой складке сетки в книжку. Следующий отдел – сычуг – имеет три типа эпителия: кардиальный, донный и пилорический, и является настоящим переваривающим пищу отделом, т.е. собственно желудком.

Кишечник обычно дифференцируется на 3–4 отдела: тонкий кишечник (начальный отдел его называют у высших позвоночных двенадцатиперстной кишкой), толстый и прямую кишку, открывающуюся в клоаку или самостоятельным анальным отверстием. На границе между тонкой и толстой кишками развивается слепая кишка (в зача-

точном состоянии она есть у пресмыкающихся, обычно слабо развита у птиц и хорошо у большинства млекопитающих). В ее стенках находится много лимфатических узлов. В химусе слепой кишки содержится множество бактерий и простейших. У многих грызунов, полуобезьян, обезьян (и у человека) слепая кишка сильно редуцирована и представлена червеобразным отростком – аппендиксом, который считают рудиментом этого отдела кишечника. Учитывая обилие лимфатических узлов в его стенках, можно полагать, что он играет роль лимфатической железы.

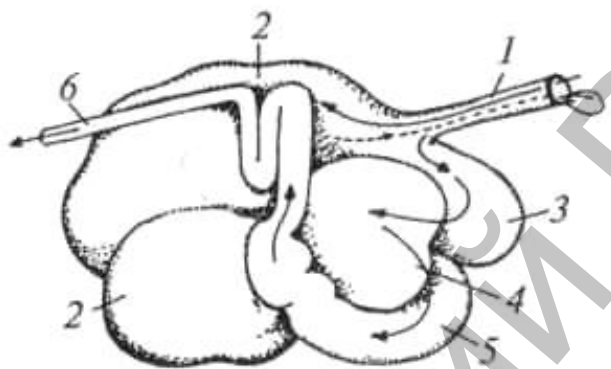


Рис. 3. Желудок коровы: строение и схема перемещения пищи
1 – пищевод; 2 – рубец; 3 – сетка; 4 – книжка; 5 – сычуг; 6 – тонкая кишка.

Стенка кишечника содержит слизистые и пищеварительные железы, выделяющие секрет муцин (предотвращает самопереваривание стенок кишечной трубки), комплекс пищеварительных ферментов и гормоны, регулирующие процесс переваривания. Хорошо развита мускульная оболочка, осуществляющая перистальтику кишечника и движение пищевых масс. В начальный отдел кишечника поступает образующаяся в печени желчь и ферменты поджелудочной железы. В передних отделах кишечника идет химическая переработка пищи и ее всасывание; в толстом кишечнике происходит преимущественно всасывание воды и формирование каловых масс. Внутренняя поверхность кишечника увеличивается за счет развития складки (т.н. спиральный клапан у круглоротых и некоторых рыб) либо удлинением кишечника, образующего петли.

Костистые рыбы спирального клапана не имеют, однако у них имеется система многочисленных слепых отростков на границе с желудком. Их называют пилорическими выростами, они увеличивают всасывающую поверхность кишечника. Помимо этого увеличение всасывательной поверхности достигается развитием мелкой складчатости слизистой или образованием на ней мелких сосочков – ворсинок. Особенно многочисленны ворсинки в кишечнике птиц и млекопитающих.

Прямая кишка снабжена не только гладкой, но и поперечно-полосатой мускулатурой, образующей кольцеобразные мышцы-

замыкатели. Прямая кишка наиболее четко выделяется у млекопитающих. Она завершается у них анальным отверстием. У пластинчатожабрных и двоякодышащих рыб, амфибий, рептилий, птиц, однопроходных млекопитающих толстый кишечник заканчивается клоакой. В нее открываются протоки половых желез и мочеточники. У птиц в дорсальной части клоаки развивается лимфоидный орган – фабрициева сумка.

Пищеварительные железы. Различные выросты пищеварительной трубки дают начало многим специфическим органам: пищеварительным железам (слюнным, печени и поджелудочной железе), железам внутренней секреции (щитовидной, паращитовидной, зубной), органам дыхания, плавательному пузырю рыб, селезенке.

Печень и поджелудочная железа хорошо развиты у всех позвоночных животных. В эмбриогенезе печень развивается как слепой вырост, отшнуровывающийся от кишечника. У низших хордовых (ланцетники и личинки миноги-пескоройки) печеночный вырост выстлан железистым эпителием и участвует в усвоении пищи (и регуляции венозного кровообращения).

В теле эмбрионов высших позвоночных животных на начальных этапах развития печень представляет собой сложную трубчатую железу. За счет многочисленных анастомозов она приобретает сетчатую структуру. Печень взрослых особей состоит из множества печеночных клеток энтодермального происхождения. У взрослых амниот эти клетки имеют многогранную форму и собраны в множество мелких долек, пронизанных сетью мелких желчных капилляров. Они собирают поступающие из долек секрет печени – желчь – в один или несколько печеночных протоков. Желчь накапливается в желчном пузыре и по общему желчному протоку (иногда вместе с протоком поджелудочной железы) поступает в начальный отдел тонкой кишки. Печень имеет две или три лопасти, которые у млекопитающих могут быть поделены на дольки. Желчь эмульгирует жиры и активизирует расщепляющую жиры липазу – фермент, выделяемый поджелудочной железой; благодаря своей щелочной реакции, желчь нейтрализует кислый желудочный сок и возбуждает перистальтику кишечника. Кроме того, в печени нейтрализуются поступающие в кровь вредные продукты распада. Наконец, в печени синтезируется гликоген и витамин К, который играет важную роль в механизме свертывания крови. Поджелудочная железа эмбрионально развивается из нескольких мелких выпячиваний средней кишки и превращается в компактную или дольчатую железу. У птиц и млекопитающих (а также акул, амфибий и рептилий) железа располагается обычно в первой петле кишечника. У миног и двоякодышащих рыб она скрыта в стенках кишечника, у некоторых костистых рыб и миксин примыкает к ткани печени или

рассеяна вдоль кишечника. Поджелудочная железа имеет сложное альвеолярное строение. Ее отдельные дольки (ацинусы) вырабатывают секрет, поступающий сначала в мелкие, а затем в крупные протоки. Поджелудочная железа выделяет комплекс пищеварительных ферментов. В ткани поджелудочной железы обособляются островки Лангенгарса – орган внутренней секреции, гормоны которого – инсулин и глюкагон – регулируют углеводный обмен.

Контрольные вопросы

- 1. Развитие пищеварительного тракта у позвоночных животных. Основные функции пищеварительного тракта.*
- 2. Отделы пищеварительного тракта. Пищеварительные железы.*
- 3. Ротовая полость. Органы ротовой полости. Язык. Строение и функции.*
- 4. Зубы: развитие, строение и функции.*
- 5. Глотка. Ее строение и функции у водных и наземных позвоночных.*
- 6. Пищевод. Строение и функции пищевода.*
- 7. Желудок. Строение и функции желудка у водных позвоночных и наземных позвоночных.*
- 8. Кишечник. Строение и функции кишечника.*
- 9. Пищеварительные железы и их функции.*

ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ

Органы дыхания осуществляют газообмен между организмом животного и окружающей средой. Органы дыхания имеют и дополнительные функции: у наземных позвоночных они участвуют в терморегуляции (полипное), у некоторых рептилий, птиц и млекопитающих – в голосообразовании, у рыб в выделении аммиака и других конечных продуктов белкового метаболизма, легкие амфибий и рептилий используются в различных поведенческих реакциях (например, при раздувании тела).

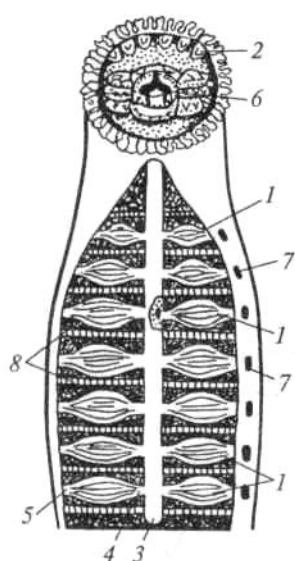


Рис. 1. Рот и дыхательные органы морской миноги:

- 1 – жаберные мешки;
- 2 – роговые зубы;
- 3 – общий жаберный проход; 4 – внутренние и 5 – внешние жаберные проходы (в жаберные мешки и наружу); 6 – рот;
- 7 – наружные жаберные отверстия;
- 8 – тканевые перегородки между отдельными жаберными мешками.

Органы дыхания закладываются у позвоночных в переднем отделе пищеварительной трубки – глотке. На ранних стадиях эмбриогенеза в энтодерме глотки выпячиваются карманообразные выросты. Одновременно в наружных покровах появляются встречные эктодермальные впячивания, прорывающиеся в результате их смыкания сквозные висцеральные щели имеют смешанное энто-эктодермальное происхождение. Висцеральные щели закладываются эмбрионально у всех позвоночных, однако у наземных в ходе онтогенеза они зарастают и исчезают, у всех сохраняется только одна висцеральная щель: она участвует в усложнении органов слуха.

У первичноводных позвоночных животных (бесчелюстные и рыбы) в качестве органов дыхания функционируют жабры. В онтогенезе образуются жаберные щели, сообщающие полость глотки с внешней средой. У круглоротых в жаберных щелях развиваются жаберные мешки, имеющие складчатые стенки энтодермального жаберного эпителия, пронизанные обильной сетью кровеносных капилляров (рис. 1). На противоположной стороне жаберных мешков расположены внутренние жаберные ходы, ведущие в дыхательную глотку. Стенки жаберных мешков поддерживаются нерасчлененными дугами висцерального скелета. В сжатии стенок мешков участвует мускулатура межжаберных перегородок, что позволяет

миногам не прерывать дыхание при паразитическом питании или в

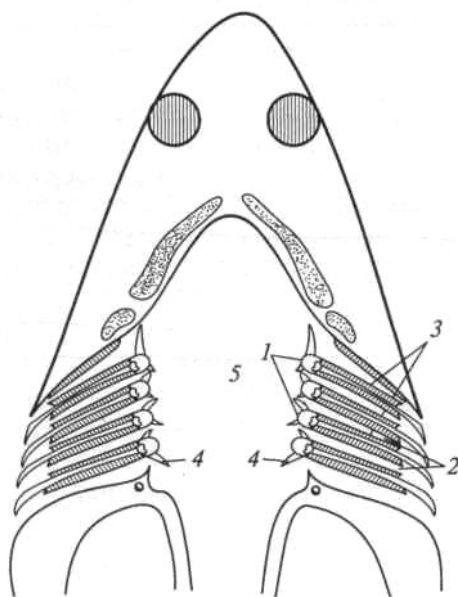


Рис. 2. Жаберный аппарат акулы: 1 – жаберная дуга; 2 – межжаберная перегородка; 3 – жаберные лепестки; 4 – жаберные тычинки; 5 – глотка.

период отдыха, когда миноги присасываются к подводным предметам. Попаданию пищи в дыхательную глотку при таранном способе дыхания препятствует прикрывающий ее клапан – парус. Большинство миног имеет семь пар жаберных мешков, открывающихся соответственно на поверхности тела. У миксин их число варьирует от 6 до 14.

У водных челюстноротых на перегородках между жаберными щелями развиваются складки слизистой оболочки – жаберные лепестки. Их совокупность составляет жабры.

У хрящевых рыб с каждой стороны тела имеется 5–7 жаберных отверстий. Они отделены друг от друга широкими межжаберными перегородками, несущими снаружи кожные складки. Каждая складка прикрывает распо-

ложенное сзади жаберное отверстие (рис. 2). Внутри каждой перегородки находятся опорные элементы – хрящевые висцеральные дуги. От них в глубь глотки выступают жаберные тычинки. Они защищают жабры от засорения твердыми частицами. Наружу к поверхности тела от дуг направлены жаберные лучи, поддерживающие жабры. Передние и задние стенки жаберных щелей выстланы слизистой оболочкой, образующей пластинчатые выросты с бахромой жаберных лепестков – это полужабры. В эктодермальных жаберных лепестках ветвятся приносящие жаберные артерии, образуя капиллярную сеть, здесь происходит газообмен. Движение потоков крови и воды в жаберных отверстиях происходит встречно по принципу противотока. Такое взаимонаправленное движение жидкостей позволяет извлекать из воды максимальное количество кислорода. Хрящевым рыбам свойственна таранная вентиляция. В этом случае вода активно пропускается через открытый рот к жаберным щелям при стремительном движении рыбы вперед. В спокойном состоянии рыбы движение воды создается мускулатурой ротовой полости и глотки. Таким способом осуществляется насосная вентиляция: при открытой ротовой щели и закрытых наружных жаберных отверстиях глотка расширяется, и рыба через рот набирает воду. Затем рот закрывается, глотка сжимается и выталкивает воду через висцеральные щели наружу. Между челюстной и подъязычной дугами у хрящевых рыб расположены парные каналы – брызгаль-

ца – видоизмененные жаберные щели. Брызгальца служат каналами, пропускающими воду в глотку для дыхания во время питания рыбы, что особенно важно для видов, питающихся вблизи дна.

На задней поверхности каждого брызгальца есть ложная жабра. Проходящая через нее артерия участвует в снабжении кислородом глаз и головного мозга. У быстроходных акул брызгальца малы, а у медлительных видов и у обитающих вблизи дна скатов они заметно увеличены.

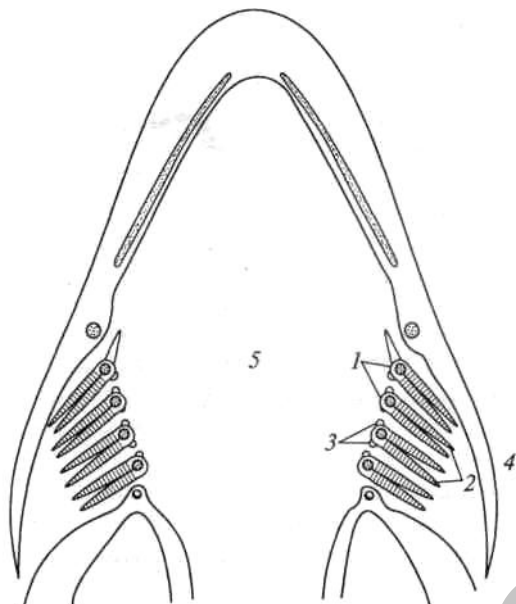


Рис. 3. Жаберный аппарат костной рыбы:

- 1 – жаберная дуга; 2 – жаберные лепестки; 3 – жаберные тычинки;
- 4 – жаберная крышка;
- 5 – полость глотки.

В дыхательном аппарате костных рыб в отличие от хрящевых межжаберные перегородки редуцированы, а у лучеперых утрачены вовсе. Жаберные лепестки сидят непосредственно на жаберных дужках. Весь жаберный аппарат прикрыт костной жаберной крышкой с мягкой складкой по краю. К жаберным лепесткам кровь приносится артериями, образующими густую сеть капилляров. У большинства лучеперых на внутренней поверхности жаберной крышки развивается дополнительная «ложная» жабра. Между жаберной крышкой и жабрами располагается околожаберная, или оперкулярная, полость (рис. 3).

В механизме насосного дыхания у костных рыб участвует мускулатура ротовой полости, глотки и жаберной крышки. При растяжении ротовой полости вода всасывается через рот в глотку, при этом жаберные крышки и их оторочки прижимаются к телу. Когда рот закрыт, а жаберные крышки начинают отодвигаться, давление под ними уменьшается, вода из глотки устремляется через щели в околожаберную полость и при дальнейшем движении выходит наружу. Последовательная работа разных отделов дыхательного аппарата делает процесс движения воды непрерывным.

Быстроходные рыбы (скупбрии, тунцы, парусники), как и акулы, используют при движении таранную вентиляцию, держа на ходу рот открытым.

В качестве добавочных органов дыхания у отдельных групп рыб функционирует кожа, плавательный пузырь и специализированные участки кишечной трубки. У многоперых и двоякодышащих рыб в виде парного выпячивания задней брюшной части глотки развиваются

полые образования, внешне напоминающие плавательный пузырь, коротким каналом открывающиеся на брюшной стенке в начальной части пищевода. Они функционируют как легкие. У личинок земноводных образуются жаберные щели и внутренние и наружные жаберы эктодермального происхождения, которые редуцируются во время метаморфоза и заменяются легкими, возникающими как парные выпячивания брюшной части глотки в области последней жаберной щели. Легкие представляют парные мешки с тонкими слабоячеистыми стенками. Дыхательные пути оформлены слабо. В воздух через ноздри, ротоглоточную полость проходит в легкие через гортанно-трахейную щель. Роль насоса в механизме дыхания (в связи с отсутствием грудной клетки) выполняет дно ротоглоточной полости, которое то опускается (воздух через открытые ноздри всасывается), то поднимается (воздух при закрытых ноздрях проталкивается в легкие). В связи с этим череп амфибий при небольшой высоте мозговой части чрезвычайно широк за счет значительного разведения ветвей челюстей. Также у амфибий хорошо развито кожное дыхание, которое имеет большое функциональное значение в связи с малой поверхностью легких, а также служит как приспособление, обеспечивающее окисление крови при длительном нахождении животного в воде (например, во время спячки).

У первично наземных позвоночных – амниот (пресмыкающихся, птиц и млекопитающих) на относительно ранних стадиях зародышевого развития возникают зачатки жаберных щелей, вскоре исчезающие. На брюшной стороне глотки обособляется непарный желоб, у конца которого возникают парные выросты, превращающиеся в легкие; желоб превращается в трахею. В зародышевом периоде у высших позвоночных в качестве основного органа дыхания функционирует зародышевый мочевой пузырь – аллантоис.

Взрослые рептилии дышат только *легкими*. В связи с развитием кожного рогового покрова кожное дыхание у них практически отсутствует. Лишь некоторые водные рептилии используют для дыхания иные возможности: водные черепахи – слизистую рта, морские змеи – кожу. У рептилий легкие как и у амфибий мешковидные. Однако внутренняя полость их заметно уменьшена. От стенок легких внутрь отходит сложная сеть перегородок, делящих полость легкого на множество мелких ячеек. Особенно сильно развиты такие перегородки у черепах, крокодилов и варанов (рис. 4). Дыхательные пути у рептилий значительно более дифференцированы. Это связано с выделением шейного отдела тела. Гортанная щель ведет в гортань, поддерживаемую непарным перстневидным и парным черпаловидным хрящами. От гортани отходит длинная, сложенная хрящевыми кольцами трахея. Трахея делится на два бронха, которые подводят воздух к легким. Изменен механизм дыхания. Воздух втягивается в легкие и выталкивает-

ся обратно путем расширения и сужения грудной клетки, обусловленного движением ребер.

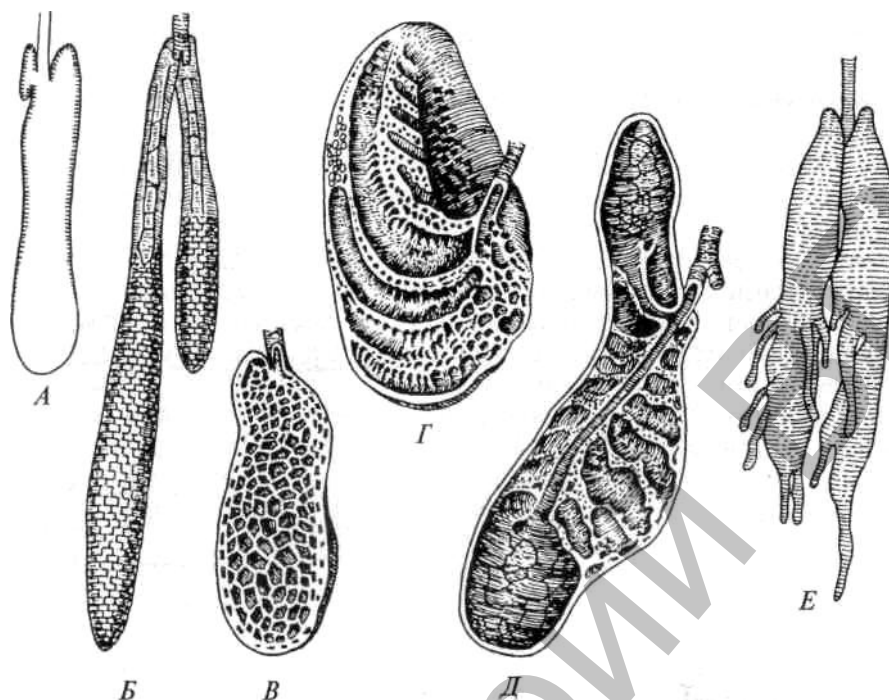
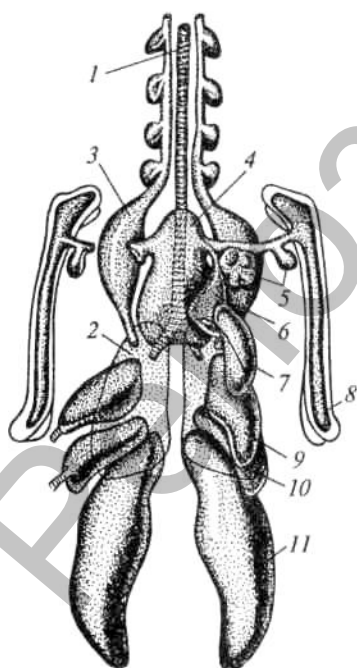


Рис. 4. Легкие пресмыкающихся:

А – амфисбена; Б – анаконда; В – гаттерия; Г – варан; Д – аллигатор;
Е – хамелеон.



Дыхательная система птиц включает гортань, трахею, систему бронхов, легкие, воздушные мешки (рис. 5). Верхнюю часть

Рис. 5. Схема дыхательной системы птицы, вид с брюшной стороны:

1 – трахея; 2 – легкое;
3 – шейный мешок;
4 – межключичный мешок;
5, 6, 7 и 8 – выросты межключичного мешка;
9 – переднегрудной мешок;
10 – заднегрудной мешок;
11 – брюшной воздушный мешок.

трахеи, как и у рептилий, образует гортань, оформленная непарным перстневидным и парным черпаловидными хрящами.

Функцию голосового аппарата выполняет так называемая нижняя гортань – орган, свойственный только пти-

цам. Она располагается в месте разделения трахеи на два бронха и представляет собой расширение, поддерживаемое костными кольцами. Здесь внутрь полости трахеи сверху, от ее наружных стенок, вдаются наружные голосовые перепонки, а снизу, уже от места деления

трахеи на бронхи, вдаются внутренние голосовые перепонки. Легкие птиц представляют собой плотные губчатые тела, расположенные в спинной части грудной клетки. Первичные бронхи, войдя в легкие, многократно дихотомически ветвятся на вторичные бронхи, ветви которых соединяются между собой в легких тонкими каналами – третичными бронхами, или парабронхами. Их стенки имеют множество слепых кармашков – бронхиол и микробронхов, вокруг которых ветвятся капилляры кровеносных сосудов. Трахея и бронхи образованы хрящевыми кольцами, препятствующими изменению их просвета. Центральные бронхи и их ветви пронизывают легкие насквозь и впадают в большие тонкостенные воздушные мешки. Воздушные мешки располагаются между различными внутренними органами, а их ответвления проникают между мышцами под кожу и заходят в пневматичные кости. Всего мешков 9: два шейных, один межключичный, две пары грудных и пара очень крупных брюшных.

Дыхательный процесс у птиц происходит благодаря сокращению мускулатуры грудной клетки, работающей по принципу насоса: ребра движутся вперед и вверх, а грудина – вперед и вниз. Сами легкие сжимаются и расширяются слабо, резко меняется объем воздушных мешков. На изменении их объема отражается изменение общего объема целомической полости тела. Воздух проходит через систему органов дыхания, как и у всех амниот, при чередовании вдохов и выдохов. Главная роль в вентиляции легких принадлежит задним воздушным мешкам. Как показали экспериментальные исследования, при вдохе большая часть воздуха проходит по главным бронхам в задние – грудные и брюшные воздушные мешки. Более мелкие возвратные бронхи соединяют эти мешки с легкими. На первом выдохе воздух перемещается по ним в легкие, где в парабронхах совершается газообмен. При последующем вдохе воздух перемещается в передние группы воздушных мешков, а затем, на втором выдохе, покидает дыхательную систему.

Таким образом, воздух, участвующий в газообмене, циркулирует в дыхательной системе птиц однонаправленно: из задних воздушных мешков через легкие в передние воздушные мешки.

У млекопитающих также имеются парные легкие. Дыхательные пути усложняются. В основании гортани лежит кольцообразный перстневидный хрящ. Над ним по бокам спинной стороны гортани находятся парные черпаловидные хрящи. Передняя и боковые стенки гортани образованы свойственным только млекопитающим щитовидным хрящом. К переднему краю щитовидного хряща примыкает тонкий лепесткообразный надгортанник (рис. 6). Между перстневидным и щитовидным хрящами расположены небольшие мешковидные полости – желудочки гортани. Голосовые связки в виде парных складок слизистой оболочки гортани лежат между щитовидным и черпаловидными хрящами.

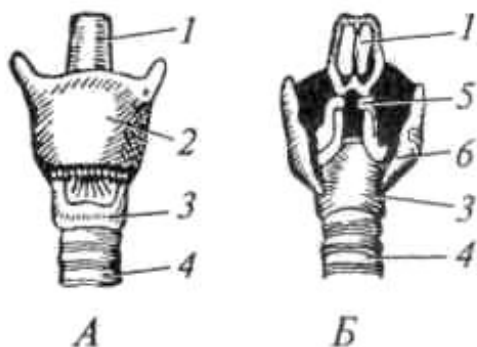


Рис. 6. Гортань кролика
спереди (А) и сзади (Б): 1 –
надгортанник; 2 – щитовидный
хрящ; 3 – перстневидный хрящ; 4 –
трахея; 5 – сантонинов хрящ; 6 –
черпаловидный хрящ.

Имеется трахея и два бронха, которые ветвятся в легких на большое число мелких трубочек. Самые мелкие из них – бронхиолы – заканчиваются альвеолами. В стенках альвеол ветвятся кровеносные сосуды. Механизм дыхания обусловлен изменением объема грудной клетки, в результате сокращения межреберной мускулатуры и особой куполообразной мышцы – диафрагмы.

Контрольные вопросы

1. Дыхательная система позвоночных животных: местоположение органов дыхания у водных и наземных позвоночных. Происхождение органов дыхания. Функции.
2. Органы дыхания водных позвоночных. Энтодермальные жаберные мешки круглоротых. Эктодермальные жабры рыб. Механизм их дыхания.
3. Добавочные органы дыхания: ложножабры, кишечник, плавательный пузырь.
4. Органы дыхания наземных позвоночных: основные и добавочные.
5. Органы дыхания млекопитающих. Верхние дыхательные пути.
6. Нижние дыхательные пути. Строение легких. Механизм дыхания.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Кровеносная система позвоночных имеет мезодермальное происхождение. Как и у бесчерепных, кровеносная система замкнутая: кровь циркулирует по системе кровеносных сосудов, стенки которых имеют гладкие мускульные волокна и тонкую внутреннюю эндотелиальную оболочку; через такую систему биологических мембран обеспечивается активный обмен веществами между кровью и тканевой жидкостью. Важное эволюционное приобретение позвоночных – образование сердца – специального органа, обеспечивающего ток крови по кровеносным сосудам. Сердце формируется как ряд расширений задней части брюшной аорты, которая свертывается в изогнутую петлю. Передний отдел дает начало желудочку, задний предсердию. Предсердие принимает кровь, желудочек направляет ее по кровеносным сосудам. В наиболее простом выражении – у рыб – сердце представляет собой трубку из четырех последовательно расположенных камер: венозный синус принимает венозную кровь и передает ее в тонкостенное и растяжимое предсердие. Желудочек, основная мускулистая часть сердца, принимает кровь из предсердия и выталкивает ее в начало брюшной аорты (в артериальный конус, или в артериальную луковицу). Клапан, расположенный между предсердием и желудочком, препятствует обратному току крови. Сердце может быть двухкамерным (круглоротые, рыбы), т.е. состоять из одного предсердия и одного желудочка, трехкамерным (земноводные и пресмыкающиеся) – из двух предсердий и одного желудочка, и четырехкамерным (птицы, млекопитающие) – из двух предсердий и двух желудочков. Дополнительные отделы сердца – венозная пазуха и артериальный конус; степень их развития варьирует в различных классах.

Структура стенки сердца по организации близка к крупному кровеносному сосуду, но имеет и свои существенные особенности. Тонкая внутренняя оболочка сердца – эндокард соответствует эндотелию сосуда. Наружная оболочка – эпикард образована соединительной тканью и покрыта с поверхности целомическим эпителием.

Основную массу сердца образует средний слой – миокард, состоящий из поперечно-полосатой мускулатуры и соединительной ткани. Сокращение сердца позвоночного не подчинено волевым импульсам, оно работает в автономном режиме. Импульсы возбуждения возникают ритмично в нервных узлах, расположенных в толще миокарда. Между камерами сердца в местах входа и выхода центральных кровеносных сосудов расположены образованные эндокардом клапаны сердца (например, у млекопитающих четыре клапана: трехстворчатый, двухстворчатый, или митральный, и два полулунных). Кроме то-

го, в полости желудочков есть тяжи соединительной ткани. Стенки образованы поперечно-полосатой мускулатурой, тогда как в стенках кровеносных сосудов имеются лишь гладкие мышечные волокна.

В зависимости от направления движения крови различают два типа кровеносных сосудов: по более толстостенным артериям кровь течет от сердца (из желудочка), по венам она движется к сердцу, попадая в венозную пазуху и предсердие. Самые мелкие разветвления артерий распадаются на мельчайшие кровеносные сосуды – капилляры, затем соединяющиеся в вены. В немногих случаях вены также могут распадаться на капилляры, вновь объединяющиеся в вены. Тогда говорят об образовании воротной системы (воротная система печени, почек, гипофиза и др.).

У водных позвоночных (круглоротые, рыбы) только один круг кровообращения. Сердце состоит из предсердия и желудочка. К предсердию примыкает тонкостенный венозный синус, принимающий кровь от всех венозных сосудов.

У *круглоротых* от брюшной аорты отходит 7–15 пар приносящих жаберных артерий (рис. 1). Выносящие жаберные артерии впадают в непарный корень аорты, который продолжается в основной артериальный ствол – спинную аорту. Вперед от корня аорты отходят сонные артерии. Кровь по спинной аорте поступает ко всем органам тела. Венозная кровь от хвостовой части тела собирается в парные задние кардинальные вены, впадающие в венозный синус. Сюда же поступает кровь из передних кардинальных вен, собирающих кровь от головного отдела. Перед впадением они вместе с задними кардинальными венами образуют кьюберовы протоки. Подкишечная вена собирает кровь от кишечника и идет в печень, где образует воротную систему. Далее кровь по печеночной вене попадает в венозный синус.

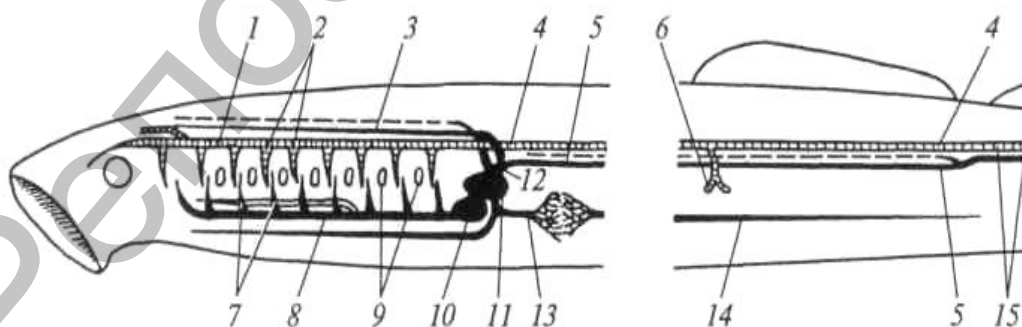


Рис. 1. Схема кровеносной системы миноги:

1 – дуга аорты; 2 – выносящие жаберные артерии; 3 – передняя кардинальная (яремная) вена; 4 – спинная аорта; 5 – задняя кардинальная вена; 6 – кишечная артерия; 7 – приносящие жаберные артерии; 8 – брюшная аорта; 9 – жаберные щели; 10 – желудочек; 11 – предсердие; 12 – венозный синус; 13 – печеночная вена; 14 – подкишечная вена; 15 – хвостовые вена и артерия.

У хрящевых рыб общий план организации кровеносной системы сохраняется. Сердце также двухкамерное, имеется венозный синус. К основанию желудочка прилегает артериальный конус (рис. 2). Внутри конуса есть полулунный клапан. Число приносящих жаберных артерий сокращается (в эмбриогенезе их закладывается 7 пар).



Рис. 2. Схема движения крови в сердце акулы.

Появляются артерии, несущие кровь к парным конечностям (подключичные и подвздошные артерии). Выносящие жаберные артерии впадают в парные продольные сосуды – корни аорты, которые, сливаясь, образуют основной артериальный ствол – спинную аорту. Она лежит под позвоночником и снабжает кро-

вью внутренние органы. Вперед от корней аорты отходят внутренние сонные артерии. По ходу спинной аорты отходят сосуды к передним и задним конечностям (подключичные артерии). Они вливаются в парные передние кардинальные вены. От туловища кровь собирается в парные задние кардинальные вены. На уровне сердца они попарно сливаются, образуя кьюьеровы протоки, впадающие в венозный синус. Кардинальные вены в почках прерываются и образуют воротную систему кровообращения. Венозный сосуд, войдя в почку, разветвляется и образует сеть капилляров, окружающую почечные канальцы. Затем кровь вновь собирается в кардинальные вены и направляется к кьюьеровым протокам. От кишечника кровь поступает в подкишечную вену, которая образует в печени воротную систему кровообращения.

Из печени кровь по печеночной вене изливается в венозный синус. От туловищной мускулатуры и конечностей кровь собирают парные брюшные вены, впадающие в кьюьеровы протоки. В полости тела хрящевых рыб появляется селезенка – депо крови и одновременно кроветворный орган.

Кровеносная система *костных рыб* отличается в некоторых деталях (рис. 3). У кистеперых, двоякодышащих и ганоидных сохраняется артериальный конус с полулунным клапаном. У большинства лучеперых вместо артериального конуса появляется луковица аорты (рис. 4), которая содержит не поперечно-полосатую, а гладкую мускулатуру и не способна к самостоятельному пульсированию. Число приносящих жаберных артерий равно четырем.

Для венозной системы большинства видов костных рыб характерна непрерывность правой задней кардинальной вены. Только левая кардинальная вена образует воротную систему в соответствующей почке. Кровеносная система двоякодышащих рыб в связи с развитием

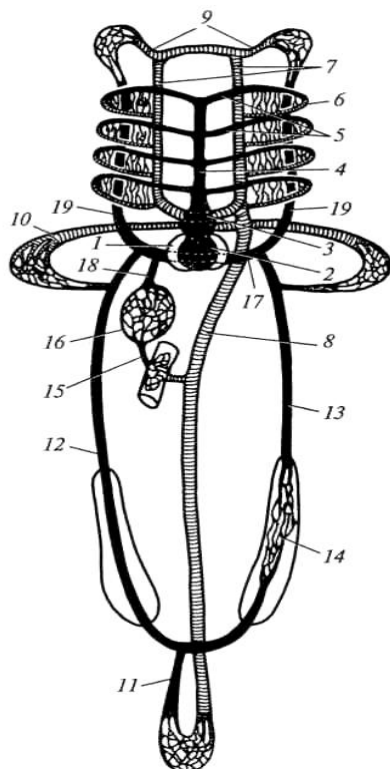


Рис. 3. Схема кровеносной системы костистой рыбы:

- 1 – предсердие; 2 – желудочек;
- 3 – луковица аорты; 4 – брюшная аорта; 5 – приносящие жаберные артерии;
- 6 – выносящие жаберные артерии;
- 7 – корни аорты;
- 8 – спинная аорта; 9 – сонные артерии;
- 10 – подключичные артерии;
- 11 – хвостовая вена; 12 – правая задняя кардинальная вена; 13 – левая задняя кардинальная вена; 14 – воротная система левой почки; 15 – подкишечная вена; 16 – воротная система печени;
- 17 – кювьеров проток;
- 18 – печеночная вена;
- 19 – передние кардинальные вены.

легочного дыхания имеет свои особенности: кровь поступает в легкие по сосудам, отходящим от последней пары жаберных артерий, которые гомологичны легочным артериям (рис. 5). От легких кровь поступает к сердцу по специальным сосудам, которые можно считать гомологами легочных вен. Предсердие частично делится перегородкой на левую и правую половины. В левую часть поступает кровь из легочных вен, а в правую – вся венозная кровь из тела. На выходе из сердца клапан артериального конуса частично разделяет их потоки. Левая задняя кардинальная вена сохраняется, а правая отделяет от себя новый венозный ствол – заднюю полую вену. Она берет начало от почек, проходит через печень и несет кровь к сердцу. Значительно увеличивается венозный синус, брюшные вены отсутствуют.



Рис. 4. Схема сердца костистой рыбы.

У земноводных и пресмыкающихся возникают два круга кровообращения (намечаются у двоякодышащих рыб): малый (легочный) и большой, четко не разделенные друг от друга, так как при трехкамерном сердце кровь из предсердий поступает в единый (иногда частично разделенный перегородками) желудочек.

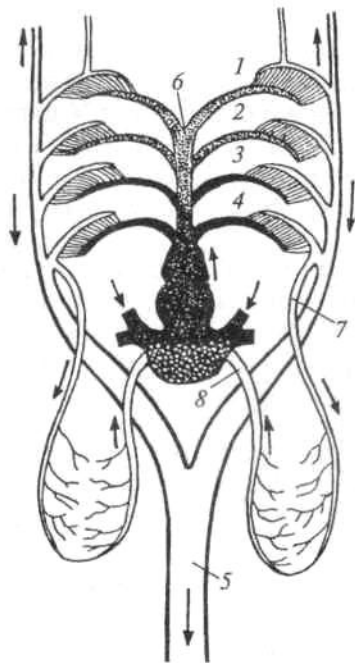


Рис. 5. Схема артериального кровообращения двоякодышащей рыбы:

- 1–4 (I–IV) – пары жаберных артерий;
- 5 – спинная аорта;
- 6 – брюшная аорта;
- 7 – легочная артерия;
- 8 – легочная вена.

ный синус (пазуха), принимающий венозную кровь от всего тела. В левое предсердие поступает кровь только из легких. Желудочек имеет толстую мышечную стенку. Его внутренняя поверхность несет многочисленные карманы, способствующие частичному разделению поступившей в него крови.

Брюшная аорта редуцируется до короткого канала. При сердечном сокращении кровь из желудочка выталкивается

У *хвостатых амфибий* предсердия частично разделены. Сохраняется система артериальных жаберных артерий (жаберных дуг) «рыбьего типа». Четыре пары этих артерий (III–VI) у взрослых амфибий представлены непрерывными сосудами, не имеющими капиллярной сети. Поток артериальной крови несколько перераспределяется: III пара артерий направляет кровь к голове во внутренние сонные артерии; IV–VI жаберные артерии несут ее назад в корни спинной аорты.

У *хвостатых* и *безногих* сохраняется связь сонных артерий с корнями аорты в виде сонных протоков. Тенденцию к редукции имеет V пара жаберных артерий. Легкие снабжаются кровью через VI пару жаберных артерий, от которых отходят легочные артерии. У *хвостатых* и *безногих* сохраняется их связь в виде боталовых протоков с системными дугами аорты.

У более высокоорганизованных *бесхвостых амфибий* (лягушки) сердце трехкамерное (рис. 6). Полная перегородка делит предсердие на левое и правое. Они сообщаются с желудочком общим отверстием со сложным клапаном. С правым, более объемистым предсердием со-

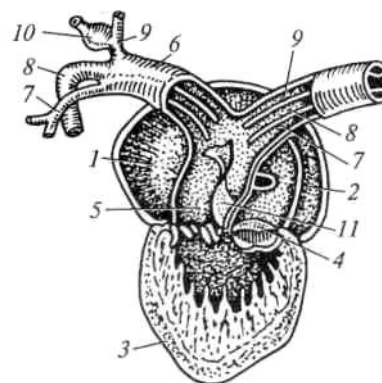


Рис. 6. Схема вскрытого сердца лягушки:

- 1 – правое предсердие; 2 – левое предсердие; 3 – желудочек; 4 – клапаны, закрывающие общее отверстие, ведущее из обоих предсердий в желудочек;
- 5 – артериальный конус; 6 – общий артериальный ствол; 7 – кожно-легочная артерия; 8 – дуга аорты;
- 9 – общая сонная артерия; 10 – сонная «железа»;
- 11 – спиральный клапан артериального конуса.

в артериальный конус. Закрученная складка (спиральный клапан) разделяет поступающие сюда потоки крови по трем парам артерий.

В артериальной системе бесхвостых сохраняются три пары сосудов – гомологи III, IV и VI жаберных артерий (рис. 7, А).

Сосуды первой пары (считая от головы), гомологичные III паре жаберных артерий рыб, – это сонные артерии, несущие кровь к голове. Каждая из них почти сразу же распадается на наружную и внутреннюю сонные артерии. На месте их разделения лежит сонная «железа», регулирующая, по-видимому, давление крови в сонных артериях.

По сосудам второй пары (гомологичной IV паре жаберных артерий рыб) – системным дугам аорты – кровь направляется к внутренним органам и передним конечностям. Системные дуги огибают сердце, соответственно, с левой и правой стороны и сливаются под позвоночником в общий ствол – спинную аорту. От спинной аорты кровь по соответствующим артериям поступает к внутренним органам и задним конечностям.

Сосуды, гомологичные V паре жаберных артерий рыб, у лягушки отсутствуют. Поэтому третья пара артериальных сосудов гомологична VI паре жаберных артерий рыб – это легочные артерии. По ним кровь направляется в легкие. От каждой легочной артерии отходит крупная кожная артерия, по которой кровь идет к коже для обеспечения кожного дыхания, поэтому третью пару сосудов иногда называют кожно-легочными артериями.

Полного разделения потоков артериальной и венозной крови у амфибий нет. Поступающая к органам тела кровь содержит большой процент углекислоты. Это, несомненно, отражается на уровне метаболизма амфибий и их сезонном поведении.

Венозная система низших амфибий, как и артериальная, похожа на венозную систему двоякодышащих рыб. Хвостовая вена делится на две воротные вены почек. Из них кровь поступает в непарную заднюю полую вену и в парные задние кардинальные вены. Последние на уровне сердца сливаются с парными яремными, подключичными и кожными венами и образуют кювьеровы протоки, изливающие кровь в венозный синус. От кишечника кровь собирается по подкишечной и брюшной венам. Сливаясь, они образуют воротную вену печени. Из печени кровь поступает в заднюю полую вену по печеночной вене.

У бесхвостых амфибий кардинальные вены не сохраняются, и вся кровь туловищной области, пройдя воротную систему почек, собирается в заднюю полую вену и вливается в венозный синус (рис. 7, Б). Брюшная и подкишечная вены образуют в печени воротную систему кровообращения.

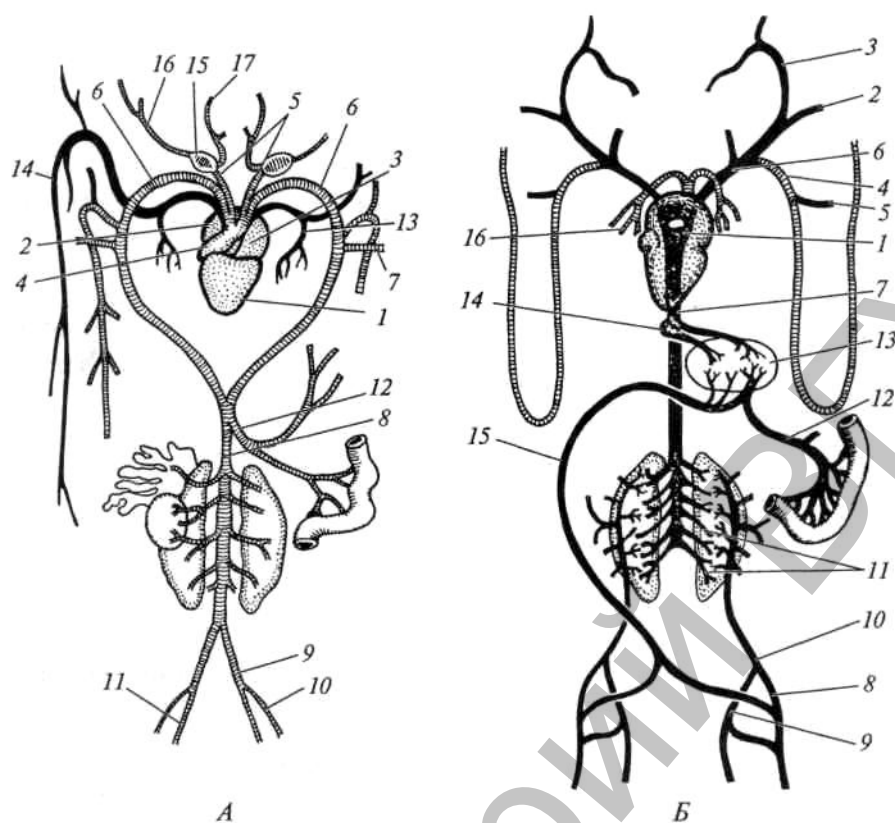


Рис. 7. Артериальная (А) и венозная (Б) система лягушки:

А: 1 – желудочек; 2 – правое предсердие; 3 – левое предсердие; 4 – артериальный конус; 5 – общая сонная артерия; 6 – системные дуги аорты; 7 – подключичная артерия; 8 – спинная аорта; 9 – подвздошная артерия; 10 – бедренная артерия; 11 – седалищная артерия; 12 – кишечно-брыжеечная артерия; 13 – легочная артерия; 14 – кожные артерии; 15 – сонная «железа»; 16 – наружная сонная артерия; 17 – внутренняя сонная артерия. В черный цвет окрашены артерии с венозной кровью, артерии с артериальной и смешанной кровью заштрихованы. Б: 1 – венозный синус; 2 – наружная яремная вена; 3 – внутренняя яремная вена; 4 – большая кожная вена; 5 – подключичная вена; 6 – передняя полая вена; 7 – задняя полая вена; 8 – бедренная вена; 9 – седалищная вена; 10 – подвздошная вена; 11 – воротная система почек; 12 – подкишечная вена; 13 – воротная система печени; 14 – печеночные вены; 15 – брюшная вена; 16 – легочная вена. Заштрихованы вены с артериальной кровью.

В связи с отсутствием кардинальных вен у бесхвостых отсутствуют и кювьеровы протоки. Яремные вены, объединяясь с подключичными, образуют в этом случае парные передние полые вены, впадающие в венозный синус. В передние полые вены впадают и кожные вены соответствующей стороны, которые несут не венозную, а артериальную кровь. Таким образом, венозная кровь, поступающая в правое предсердие, имеет довольно значительную примесь содержащей кислород крови, которая поступает в передние полые вены из кожных вен.

У земноводных появляется новый кроветворный орган – красный костный мозг трубчатых костей.

В кровеносной системе *пресмыкающихся*, по сравнению с таковой у земноводных, усиливается тенденция к разделению артериального и венозного кровообращения. Изменения наблюдаются и в конструкции сердца, и в характере расположения сосудов, выносящих из него кровь. В пределах класса наметились два пути решения разделения кровотоков.

У чешуйчатых (ящерицы, змеи) и черепах сердце трехкамерное (рис. 8, А). Левое предсердие принимает артериальную кровь, правое – венозную. Венозный синус отсутствует. В желудочке имеется неполная перегородка. Она прикреплена к левой части желудочка и располагается горизонтально. Перегородка делит полость желудочка на верхнюю (дорсальную) и нижнюю (вентральную) камеры.

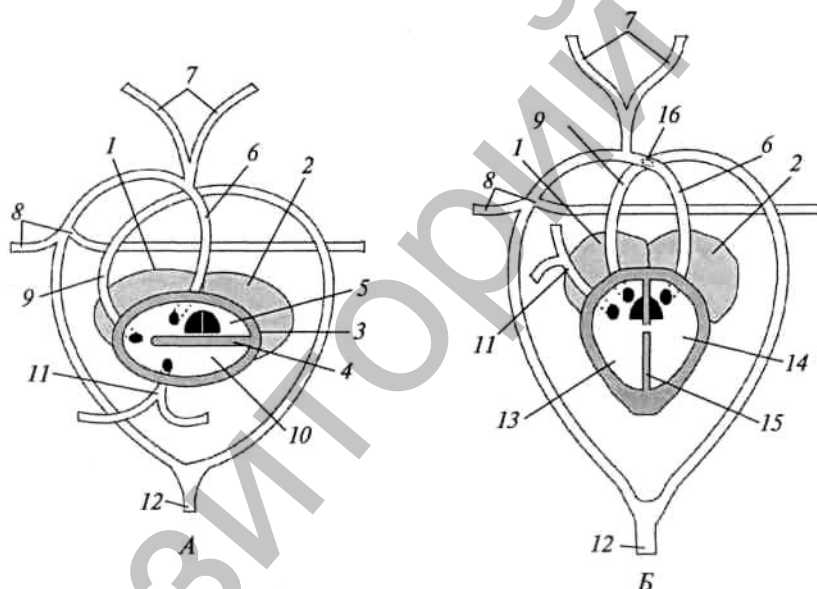


Рис. 8. Схема строения сердца и прилежащих сосудов ящерицы (А) и крокодила (Б):

1 – правое предсердие; 2 – левое предсердие; 3 – желудочек; 4 – неполная перегородка желудочка; 5 – дорсальная ниша желудочка; 6 – правая дуга аорты; 7 – сонные артерии; 8 – подключичные артерии; 9 – левая дуга аорты; 10 – вентральная ниша желудочка; 11 – легочная артерия; 12 – спинная аорта; 13 – правый желудочек; 14 – левый желудочек; 15 – полная перегородка с межжелудочковым отверстием; 16 – общее отверстие правой и левой дуг аорты.

Предсердия открываются в желудочек самостоятельными сближенными отверстиями, снабженными полулунными клапанами. Кровь из обоих предсердий поступает в верхнюю (дорсальную) камеру. Артериальный конус отсутствует. Из желудочка выходят самостоятельно три артериальных ствола. Их отверстия располагаются вокруг свободного края перегородки. Несколько ниже, на вентральной стенке желу-

дочка находится отверстие легочной артерии, правее – отверстие левой дуги аорты, выше, на дорсальной стенке желудочка – отверстие правой дуги аорты.

При такой конструкции сердца в щелевидном пространстве вокруг неполной перегородки желудочка устанавливается градиент кислорода крови. После сокращения предсердий артериальная кровь из левого предсердия оказывается в дорсальной нише желудочка и вытесняет венозную кровь, излившуюся из правого желудочка, в вентральную нишу. В правой части желудочка оказывается смешанная кровь. При сокращении желудочка каждая порция крови устремляется к ближайшему отверстию: артериальная кровь из дорсальной ниши – в правую дугу аорты, венозная кровь из вентральной ниши – в легочную артерию, смешанная кровь из правой части желудочка – в левую дугу аорты. Таким образом, артериальный и венозный кровотоки оказываются в значительной мере разделенными. От правой дуги берут начало две сонные и две подключичные артерии.

У крокодилов потоки крови разделяются иначе (рис. 8, Б). Вертикальная перегородка делит желудочек на левую и правую половины практически полностью. В межжелудочковой перегородке есть отверстие (панициево отверстие), допускающее частичное смешение крови в желудочке. От правого желудочка отходят два сосуда: по легочной артерии венозная кровь поступает в органы дыхания. Другой сосуд – левая дуга аорты объединяется с правой дугой аорты, несущей артериальную кровь из левого желудочка в общий артериальный ствол – спинную аорту со смешанной кровью.

У всех пресмыкающихся от начала спинной аорты отходит кишечно-брыжеечная артерия. Она делится на брыжеечную и кишечную артерии, которые образуют густую сеть сосудов, питающих кровью желудок, селезенку, поджелудочную железу, тонкий и толстый кишечник. Далее от спинной аорты отходят две ветви, несущие кровь к почкам, половым органам и задним конечностям. Заканчивается спинная аорта хвостовой артерией, несущей кровь к хвосту (рис. 9).

Венозная система пресмыкающихся в целом мало отличается от таковой земноводных. Усиливается редукция воротного кровообращения в почках. Большая часть венозной крови от заднего конца тела направляется либо в обход почек, либо проходит сквозь них, не образуя капиллярных сетей вокруг почечных канальцев.

От головы кровь собирается в парные яремные вены, которые, соединившись с парными подключичными венами, образуют правую и левую передние полые вены. Передние полые вены впадают в правое предсердие. От хвоста венозная кровь собирается в хвостовую вену, которая в области тазового пояса делится на две подвздошные (тазовые) и две почечные вены.

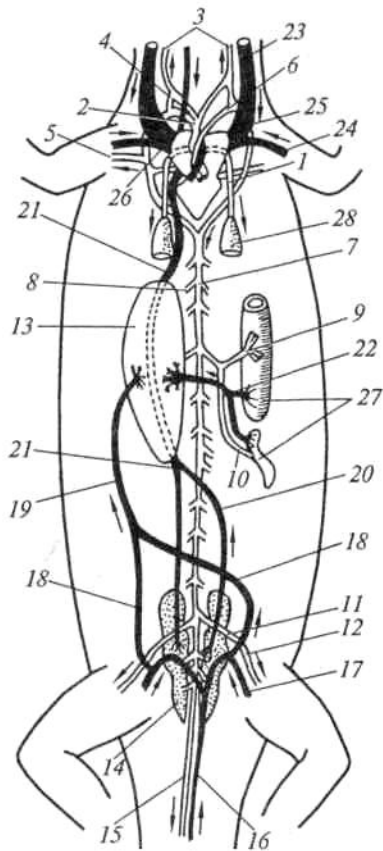


Рис. 9. Схема кровеносной системы ящерицы:

1 – легочная артерия; 2 – правая дуга аорты; 3 – сонная артерия; 4 – сонный проток; 5 – подключичная артерия; 6 – левая дуга аорты; 7 – аорта; 8 – межпозвонковая артерия; 9 – кишечная артерия; 10 – брыжеечная артерия; 11 – подвздошная артерия; 12 – бедренная артерия; 13 – печень; 14 – почка; 15 – хвостовая артерия; 16 – хвостовая вена; 17 – бедренная вена; 18 – подвздошная вена; 19 – брюшная вена; 20 – почечная вена; 21 – задняя полая вена; 22 – воротная вена печени; 23 – яремная вена; 24 – подключичная вена; 25, 26 – левая и правая передние полые вены; 27 – отрезок пищеварительной трубки; 28 – легкое.

Далее подвздошные вены, сливаясь с бедренными, объединяются в непарную брюшную вену. Вместе с воротной веной печени, несущей кровь от кишечника, она впадает в печень, где образует воротную систему. Кровь из воротной системы печени поступает в печеночные вены, а затем в заднюю полую вену. Задняя полая вена образуется путем слияния почечных вен, выходящих из почек, и впадает в правое предсердие. Птицы и млекопитающие имеют полное разделение артериального и венозного кровотоков. Это достигается окончательным разделением сердца на четыре камеры, упрощением набора системных дуг и наличием двух выносящих кровь сосудов: аорты и легочной артерии.

Через правую половину сердца венозная кровь направляется из тела в легкие, через левую – артериальная из легких в тело. У птиц сохраняется правая дуга аорты (у млекопитающих – левая).

У птиц кровь после окисления ее в легких изливается через легочные вены в левое предсердие, откуда она поступает в левый желудочек (рис. 10). Из последнего выходит единственная дуга аорты – правая, от которой вскоре по выходе отделяются парные безымянные артерии. Затем дуга поворачивает направо и, подойдя к позвоночнику, идет вдоль него к хвосту в виде спинной аорты. От спинной аорты отходят ветви к внутренним органам, а в области таза – крупные бедренные и седалищные артерии. Безымянные артерии разделяются на

идущие к голове сонные артерии, к передним конечностям – подключичные артерии, к мышцам груди – грудные артерии. Из правого желудочка общим стволом отходят парные легочные артерии.

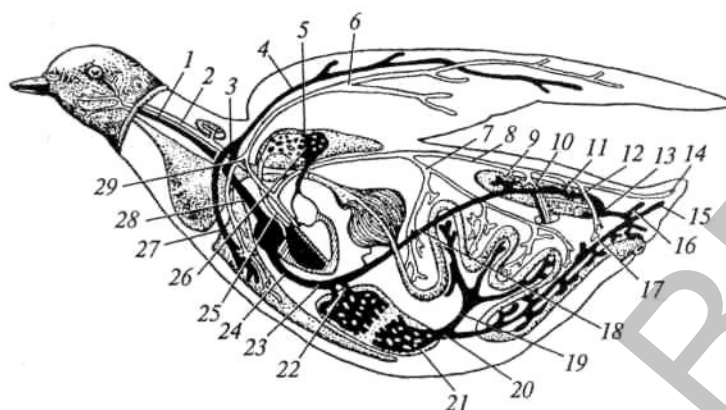


Рис. 10. Система кровообращения голубя:

1 – яремная вена; 2 – сонная артерия; 3 – подключичные вены; 4 – плечевая вена; 5 – легочные вены; 6 – плечевая артерия; 7 – внутренностная артерия; 8 – спинная аорта; 9 – почечные артерии; 10 – седалищная артерия; 11 – почечная артерия; 12 – подвздошная артерия; 13 – внутренняя подвздошная вена; 14 – средняя копчиковая артерия; 15 – хвостовая вена; 16 – надхвостовая вена; 17 – вена копчиково-брыжеечная; 18 – нижняя полая вена; 19 – мезентериальная вена; 20 – воротная вена; 21 – воротная система печени; 22 – правая печеночная вена; 23 – левая печеночная вена; 24 – нижняя полая вена; 25 – легочная артерия; 26 – трахейно-бронхиальная артерия; 27 – грудная вена; 28 – верхняя полая вена; 29 – подключичная артерия.

Венозная система птиц. По небольшим хвостовым венам кровь изливается в две воротные вены почек. Однако не вся кровь поступает в капиллярную сеть воротной системы, и часть ее проходит через вещество почек по специальным сосудам насквозь. По выходе из почек эти сосуды, слившись с бедренными венами, образуют парные подвздошные вены, а слияние подвздошных вен приводит к образованию основного венозного ствола туловищной области – задней полый вены. От внутренних органов кровь собирается в копчиково-брыжеечную вену, а от брюшной стенки тела – в надкишечную вену. Обе вены сливаются в воротную вену печени. По выходе из печени кровь по печеночным венам изливается в заднюю полую вену. Таким образом, в заднюю полую вену собирается вся венозная кровь от большей части туловищной области. Эта вена впадает в правое предсердие.

У птиц в сравнении с другими позвоночными заметно возрастают относительные размеры сердца, что связано с высокой интенсивностью обмена веществ, особенно во время полета.

В артериальной системе *млекопитающих* имеется только одна, левая дуга аорты, отходящая от толстостенного левого желудочка (рис. 11).

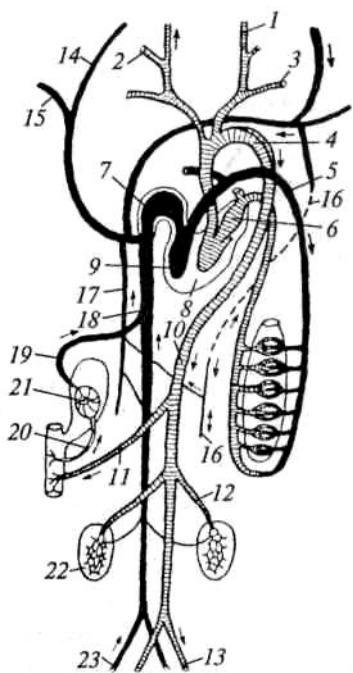


Рис. 11. Схема строения кровеносной системы млекопитающего:

1 – внешняя сонная артерия; 2 – внутренняя сонная артерия; 3 – подключичная артерия; 4 – дуга аорты; 5 – легочная артерия; 6 – левое предсердие; 7 – правое предсердие; 8 – левый желудочек; 9 – правый желудочек; 10 – спинная аорта; 11 – внутренностная артерия; 12 – почечная артерия; 13 – подвздошная артерия; 14 – яремная вена; 15 – подключичная вена; 16 – левая непарная вена; 17 – правая непарная вена; 18 – задняя полая вена; 19 – печеночная вена; 20 – воротная вена печени; 21 – печень; 22 – почка; 23 – подвздошная вена.

Главные артериальные сосуды отходят от центрального ствола у разных видов неодинаково. Обычно от аорты отходит короткая безымянная артерия, которая делится на правую подключичную артерию, правую и левую сонные артерии, левая подключичная артерия отходит самостоятельно от дуги аорты.

В других случаях левая сонная артерия отходит не от безымянной артерии, а самостоятельно от дуги аорты. Спинная аорта, как и у всех позвоночных, лежит под позвоночным столбом. От нее отходят сосуды к мускулатуре и внутренним органам.

В венозной системе млекопитающих отсутствует воротное кровообращение в почках. Левая передняя полая вена лишь у немногих видов впадает в сердце самостоятельно. Чаще она сливается с правой передней полой веной, которая и изливает всю кровь от переднего отдела тела в правое предсердие. Характерная черта млекопитающих – наличие остатков передних кардинальных вен, так называемых непарных вен. У большинства видов только правая непарная вена самостоятельно впадает в переднюю полую вену, а левая непарная вена утрачивает связь с полой веной и через поперечную вену впадает в правую непарную вену. В целом венозной системой млекопитающих завершается перестройка капиллярного кровообращения позвоночных.

Своеобразные приспособления возникают при водном образе жизни зверей, когда возможность атмосферного дыхания периодически прерывается. С одной стороны, это выражается в резком увеличении количества связывающего кислород глобина в мышцах (миоглобина) – около 50% всего глобина организма. Кроме того, у зверей, способных погружаться в воду на длительное время, отключается пе-

риферическое кровообращение и сохраняется стабильным кровоснабжением мозга и сердца. У них снижена чувствительность дыхательного центра мозга к накоплению углекислоты в крови.

С другой стороны, у водных и полуводных млекопитающих при погружении в воду уменьшается число сердцебиений: возникает так называемая брадикардия. Она приводит к замедленному кровотоку и более полному использованию кислорода крови.

Прогрессивные особенности в кровообращении у млекопитающих заключаются не только в строении и функционировании органов сосудистой системы. У них увеличивается общее количество крови и повышается ее кислородная емкость. Это связано с большим числом эритроцитов, их безъядерностью и увеличением в них количества гемоглобина.

Лимфатическая система. Наряду с собственно кровеносной системой у позвоночных есть другая, связанная с ней сосудистая система – лимфатическая. Она состоит из лимфатических сосудов и лимфатических желез. Лимфатическая система в отличие от кровеносной незамкнутая. Только крупные сосуды имеют самостоятельные стенки, в то время как их разветвления располагаются в межклеточных пространствах различных органов. Лимфатические сосуды содержат бесцветную жидкость – лимфу, в которой плавают лимфоциты – белые кровяные тельца, образующиеся в лимфатических железах. Движение лимфы создается сокращением стенок некоторых участков крупных сосудов (так называемых лимфатических сердец) и периодически повторяющимся давлением на сосуды различных органов.

Лимфатическая система служит посредницей обмена веществ между кровью и тканями тела животного. Она регулирует осмотическое давление в тканях. Кроме того, образующиеся в лимфатических узлах и железах белые кровяные клетки – лимфоциты – уничтожают болезнетворные организмы, выполняя в теле защитную роль, участвуя в иммунологических реакциях.

Контрольные вопросы

- 1. Развитие сердца и сосудистой сети. Разнообразие строения сердца по классам.*
- 2. Разнообразие общей схемы кровеносной системы по классам.*
- 3. Кровеносная система круглоротых и рыб.*
- 4. Особенности кровеносной системы двоякодышащих рыб.*
- 5. Преобразования в эволюции амфибий.*
- 6. Механизмы разделения артериальной и венозной крови у амфибий и рептилий.*
- 7. Принципиальные различия кровеносной системы у птиц и млекопитающих.*
- 8. Лимфатическая система.*

ОРГАНЫ ВЫДЕЛЕНИЯ

Тело животного в процессе жизнедеятельности освобождается от конечных продуктов обмена. Органы выделения служат для выведения избытка воды и растворенных в ней солей, а также токсичных биологически активных веществ, в том числе и азотистых соединений, образовавшихся в процессе белкового метаболизма или поступивших с пищей.

Выделительная система позвоночных организована в специальные органы – почки. Они лежат в полости тела и снабжены выводящими протоками.

В эмбриогенезе почки формируются в мезодерме зародыша: нефрогенная ткань образуется на границе сомита и боковой пластинки. Там же закладываются и органы размножения. В ходе онто- и филогенеза происходит параллельное развитие, взаимосвязь и взаимообслуживание выделительной и репродуктивной систем, поэтому особенности их организации и функционирования в разных группах позвоночных рассматриваются вместе.

В филогенезе и онтогенезе позвоночных прослеживается последовательная смена трех типов выделительных органов: предпочка, или головная, почка – пронефрос (*pronephros*), первичная, или туловищная, почка – мезонефрос (*mesonephros*) и вторичная, или тазовая, почка – метанефрос (*metanephros*) (рис. 1).

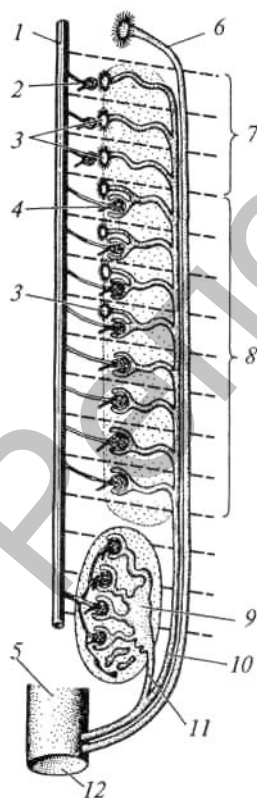


Рис. 1. Схема последовательного расположения генераций почек:

- 1 – спинная аорта;
- 2 – внешний мальпигиев клубочек; 3 – воронки канальцев головной и туловищной почек;
- 4 – мальпигиев клубочек в боуеновой капсуле;
- 5 – задняя кишка;
- 6 – мюллеров канал;
- 7 – головная почка;
- 8 – туловищная почка;
- 9 – тазовая почка;
- 10 – проток туловищной почки (вольфов канал);
- 11 – вторичный мочеточник; 12 – клоака.

У зародышей низших позвоночных (круглоротых, рыб, амфибий) в начале эмбрионального развития из нефрогенной ткани закладывается система выделительных канальцев, которые, как и у взрослого ланцетника, открываются воронками – нефростомами – в полость тела и служат для непосредственного транспорта продуктов выделения во внешнюю среду. Вблизи воронок у них обнаружены микроскопические вздутия со сплетением кровеносных сосудов – сосудистые клубочки. Они участвуют

в транспорте продуктов выделения путем их фильтрации из крови. Противоположные концы выделительных трубочек постепенно сливаются в общий выводящий проток. Такой тип выделительного органа носит название головной почки, или предпочки (pronephros). Ее выводной проток называют пронефрическим каналом. У взрослых круглоротых головная почка сохраняется, а пронефрические воронки сообщаются у них с околосердечной полостью. У большинства взрослых рыб и амфибий личиночная головная почка исчезает.

На последующих стадиях онтогенеза у низших позвоночных позади пронефрических (головных) закладываются компактные – первичные, или туловищные (мезонефрические), почки. Они и становятся настоящими органами выделения взрослых круглоротых, рыб и амфибий. Частично в мезонефрических почках сохраняется связь с полостью тела через нефростомы. Одновременно их выделительные канальцы получают продукты, подлежащие выведению из организма, непосредственно из крови. Кровеносные сосуды в почках образуют сложные сплетения – сосудистые клубочки. Они располагаются в воронковидных выростах выделительных канальцев – боуменовых капсулах. Сочетание сосудистого клубка и боуменовой капсулы называют *мальпигиевым тельцем* (рис. 2). Диаметр артерии, входящей в капсулу, больше диаметра выходящей артерии. За счет возникающей при этом разницы давлений кровь фильтруется через стенки капилляров в боуменову капсулу и образует *первичную мочу*. Строение нефронов у разных видов рыб и амфибий отличается.

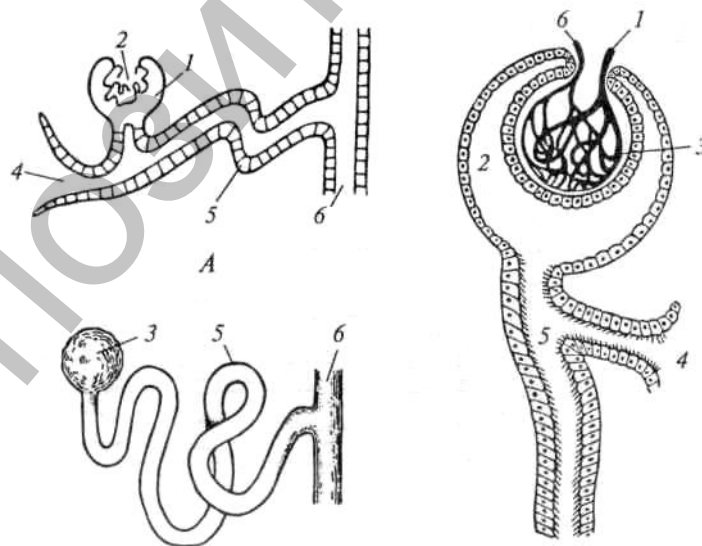


Рис. 2. Схема строения нефронов туловищной почки:

А – с нефростомой; Б – без нефростомы; В – кровеносные сосуды; 1 – боуменова капсула; 2 – сосудистый клубочек; 3 – мальпигиево тельце; 4 – нефростом; 5 – почечный каналец; 6 – собирательная трубочка.

У одних более примитивных наряду с мальпигиевым тельцем сохраняется нефростома, а через нее связь с целомом. У других каналы начинаются боуменовыми капсулами и выделение идет только из крови.

При завершении формирования туловищной почки у зародышей рыб и амфибий пронефрическая почка редуцируется, а пронефрический канал расщепляется на два. С одним из них продолжают сообщаться выделительные каналы мезонефрической почки. Он функционирует как мочеточник и именуется *вольфовым каналом*. Развитие другой части пронефрического канала зависит от половой принадлежности. У самцов она исчезает, у самок же она функционирует как яйцевод и именуется *мюллеровым каналом*. Таким образом, выводной канал, исходно принадлежавший системе выделительной, становится у самок функциональным органом системы репродуктивной, а пронефрическая воронка становится приемником яйцеклетки.

У самцов круглоротых вольфовы каналы обслуживают только выделительную систему и с гонадами не связаны. У хрящевых рыб иначе: у мужских особей всех акул и скатов через вольфов канал выводятся в клоаку только продукты размножения. Мочу из каждой почки собирает веер тонких трубочек, объединяющийся на краю почки в общий канал – дополнительный выделительный проток – мочеточник. У самцов двоякодышащих и некоторых ганоидных рыб – протоптеров, лепидосиринов, многоперов – вольфов канал служит мочеточником, а в заднем нижнем своем конце принимает и продукты размножения. У самцов костистых рыб вольфов канал принадлежит только выделительной системе.

По-разному выводится моча и у самцов амфибий. Например, у жабы-повитухи и обыкновенного тритона мочу из почки выводит дополнительный выводной проток – собственно мочеточник, а вольфов канал служит семяпроводом. Однако у самцов других видов хвостатых и бесхвостых амфибий вольфов канал выводит и мочу, и половые продукты. У самок пути репродуктивной и выделительной систем всегда разделены.

Вторичные, или метанефрические почки, характерны для всех Amniota – настоящих наземных позвоночных.

У зародышей рептилий, птиц и млекопитающих из нефрогенной ткани последовательно формируются три типа почек. *Предпочка (пронефрос)* выводит мочу через пронефрический канал из тела зародыша на самых ранних стадиях онтогенеза. *Первичная почка (мезонефрос)* – это орган выделения, функционирующий на протяжении их позднего зародышевого и раннего постнатального состояния. Во взрослом состоянии мезонефрические почки практически исчезают. Их передняя часть сохраняется только у самцов в виде *придатков семенников*, а вольфовы каналы превращаются в *семяпроводы*.

Тазовые (метанефрические) почки формируются в результате сильного разрастания почечной ткани в каудальном отделе туловища, где они превращаются в парные компактные утолщенные тела. В поясничном отделе они вдаются в брюшную полость. Мочу из метанефрической почки выводит самостоятельный канал – *мочеточник*. В онтогенезе он отделяется от вольфова канала. У рептилий тазовые почки состоят из множества мелких долек. Отходящие от каждой дольки почечные канальцы – собирательные трубочки – выносят мочу в многочисленные ветви мочеточников, которые сливаются в единый канал. Количество собирательных канальцев в почках разных видов ящериц колеблется от 3 до 30 тыс.

У птиц почки крупные: на их долю приходится около 2% массы тела. Они распадаются на крупные и более мелкие дольки. Собирательные канальцы в почках птиц еще более многочисленны, чем у рептилий: например, у домашней курицы их число достигает 20 тыс.

Почки млекопитающих – это компактные тела бобовидной или дольчатой формы. Дольчатая форма почек свойственна копытным, хищным, слонам, китам. Число долек в почках крупных китов доходит до нескольких тысяч. Каждая долька сообщается с мочеточником самостоятельным канальцем. Мочеточник образует расширение – *почечную лоханку*. Она подразделена в почке на углубления – *почечные чашечки*. К каждой чашечке из ткани почки сходятся собирательные трубочки, образуя *почечные пирамиды*.

На срезе почки четко различимы два слоя (рис. 3). Наружный *корковый слой* включает почечные (*мальпигиевы*) тельца и отходящие от них *извитые канальцы*. Внутренний *мозговой слой* содержит *почечные пирамиды* и состоит из собирательных трубочек (канальцев). Количество канальцев в почках у человека исчисляется несколькими миллионами (к примеру, у мыши их около 20 тыс.).

В состав выделительной системы входит *мочевой пузырь*. Он по-разному закладывается у позвоночных. Например, у самок хрящевых, двоякодышащих и ганоидных рыб – это расширение сливающихся в каудальной части вольфовых каналов; у самцов – расширения пары выводящих протоков («мочеточников»). У миног и костных рыб мочевой пузырь формируется как вырост зародышевой клоаки, отсутствующей у взрослых особей. Объемистый мочевой пузырь амфибий представляет собой вырост стенки клоаки. Предполагают, что его стенка отчасти может осуществлять у них обратное всасывание воды. У рептилий, птиц, млекопитающих в эмбриогенезе функцию мочевого пузыря выполняет аллантоис, который образуется как вырост задней части первичной кишки зародыша. К моменту рождения аллантоис впячивается в тело и из него формируется настоящий мочевой пузырь. У многих рептилий (ящериц, змей, крокодилов) мочевой пузырь вторично утрачен.

Отсутствует он и у летающих птиц (есть у нелетающей птицы – африканского страуса). У яйцекладущих млекопитающих мочевой пузырь – это часть клоаки. Настоящие млекопитающие не имеют клоаки, мочевой пузырь связан у них с нижними отделами мочеточников.

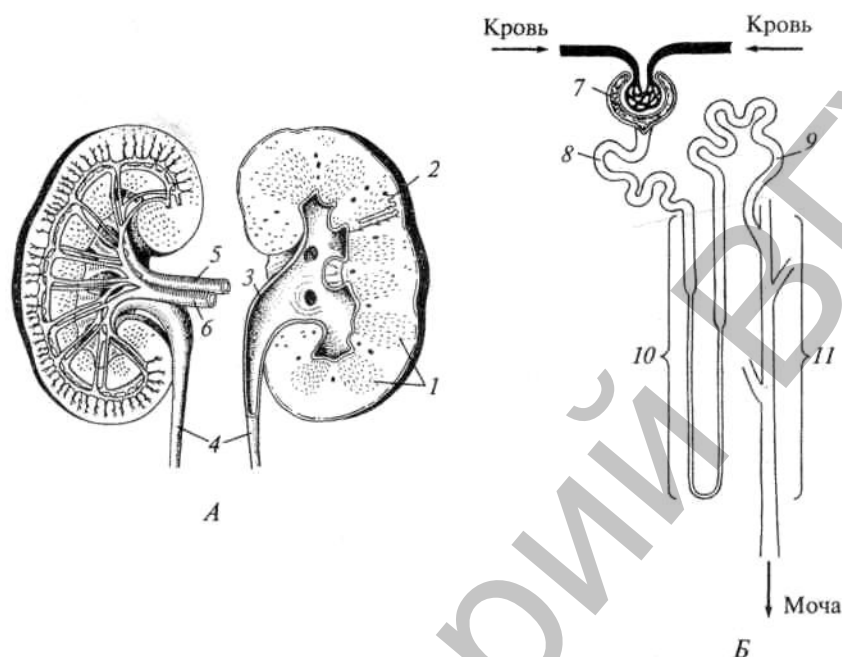


Рис. 3. Разрез через почку млекопитающего (А) и схема строения нефрона (Б):

1 – почечные пирамиды; 2 – корковый слой; 3 – почечная лоханка; 4 – мочеточник; 5 – почечная артерия; 6 – почечная вена; 7 – боуменова капсула; 8, 9 – проксимальный и дистальный извитые каналы соответственно; 10 – петля Генле; 11 – собирательная трубка.

Механизм образования и выделения мочи. Основная работающая структура почки позвоночных, как сказано выше, *нефрон* (у низших – *нефридиальная трубочка*), или *почечный каналец*. В простейшем случае – в пронефрической почке – он выделяет продукты обмена непосредственно из полости тела. В мезонефрической (туловищной) и метанефрической (тазовой) почках силой кровяного давления из клубочков в капсулы фильтруется плазма крови с растворенными в ней солями, сахарами, витаминами, аминокислотами (*первичная моча*).

Кровоснабжение почки осуществляет *почечная артерия*. Почечные канальцы оплетены снаружи кровеносными сосудами. У морских и проходных рыб, у земноводных, пресмыкающихся (и некоторых птиц) в оплетении почечных канальцев участвуют и венозные сосуды *воротной системы почек (ренопортальные вены)*, что создает условия для быстрого выведения продуктов обмена у животных с относительно невысоким уровнем минутного объема сердца и интенсивности артериального снабжения почки. Кровь от почек оттекает у низших по-

звоночных по почечным венам в кардинальные вены, у высших позвоночных – в заднюю полую вену. В туловищной почке, при наличии воротного кровообращения, почечная артериола, выйдя из боуменовой капсулы, объединяется с венозным капилляром, отделившимся от воротной вены почки, и оплетает нефрон. У большинства птиц и у всех млекопитающих такой тип воротной системы отсутствует и канальцы оплетены только артериальными сосудами. Через стенку почечного канальца осуществляется обратное всасывание (реабсорбция). В кровеносную сеть из первичной мочи уходят вещества, нежелательные для потери: вода, сахара, аминокислоты. Кроме того, стенка почечного канальца обладает секреторирующей функцией. Ее клетки дополнительно извлекают из крови и выделяют в него вещества, подлежащие удалению. Таким способом в просвет канальца поступает *мочевина* (или *мочевая кислота*). Образовавшаяся на выходе из почки вторичная моча выводится из организма. Она представляет собой концентрированный раствор солей и мочевины (мочевой кислоты).

Система органов выделения необходима и для поддержания постоянства внутренней среды организма, которое осуществляется путем водно-солевого обмена.

Водно-солевой обмен. Постоянство осмотической концентрации, ионного состава, кислотно-щелочного равновесия и объема жидкостей внутренней среды регулируется механизмами водно-солевого обмена. Выяснено, что проницаемость кожи, жабр и почек по отношению к воде и растворенным в ней солям регулируется различными гормонами гипофиза.

Организация водно-солевого обмена в разных классах и экологических группах позвоночных имеет свою специфику. Для животных, перешедших к жизни в пресных водоемах и на суше, а также у мигрировавших из пресных вод снова в море или ставших после длительного обитания на суше вторичноводными, механизмы осморегуляции решаются в соответствии с требованиями среды.

Пресноводные виды рыб живут в гипотонической среде. Осмотическое давление в их тканях выше осмотического давления окружающей пресной воды, поэтому вода по осмотическому градиенту проникает в их тело через кожу, жабры, эпителий ротовой полости, слизистую кишечника. Чтобы не допускать обводнения тела, почки активно выводят избыток воды наружу: примерно 300 мл на 1 кг веса в сутки. При этом потери солей почками компенсируются притоком их с пищей, а также через солевые клетки, находящиеся в жабрах, которые способны к абсорбции одновалентных ионов (Na^+ и Cl^-). Отдельные виды пресноводных рыб способны осваивать осолоненные водоемы благодаря взаимодействию почек и абсорбционной активности жаберного эпителия. Икра пресноводных рыб тоже гиперосмотична по

отношению к среде, поэтому в течение первых же часов после откладывания в воду оболочки икринок быстро набухают и теряют проницаемость. Пресноводные миноги имеют осморегуляцию, сходную с описанной выше.

У первичноводных морских обитателей механизмы стабилизации жидкостной внутренней среды сложились по-своему. Ткани тела миксин имеют концентрацию жидкостей, сходную с морской водой.

Морские костистые рыбы живут в гипертоническом растворе, извлекают из него кислород и используют его для питания. Предположительно, тела морских рыб должны были бы терять воду, однако этому препятствует ряд функциональных особенностей. В их почках уменьшено число сосудистых клубочков (агломерулярные почки). Кроме того, вода из нефронов активно реабсорбируется в кровь, что позволяет значительно снизить количество выделяемой воды (до 20 мл на 1 кг массы в сутки). Избыток солей у морских костистых рыб выводится с экскрементами, выделяется почками и солевыми клетками жаберного эпителия. В отличие от пресноводных рыб меняется функциональная направленность работы этих клеток: абсорбционная активность сменяется удалением из тела рыбы одновалентных ионов.

Продукты азотистого обмена у костных рыб активно выводятся через жабры (аммиак) и почки (мочевина).

Осморегуляция морских хрящевых рыб складывается по-иному. Концентрация солей в их теле несколько выше, чем в окружающей воде, однако осмотическое давление внутренней среды организма оказывается почти равным внешнему, так как кровь и тканевая жидкость хрящевых рыб содержат большое количество солей. Естественным компонентом жидкостей тела акул является мочевина. Ее содержание в крови в 100 раз выше, чем у млекопитающих. Мочевина удерживается в тканях тела акул вследствие непроницаемости для нее кожи и эпителия жаберных лепестков. Из организма она удаляется вместе с избытком воды и солей через почки в составе вторичной мочи. Строение нефронов и оплетающих их кровеносных капилляров позволяет эффективно реабсорбировать мочевину, выравнивая за счет этого осмотическое давление в теле хрящевых рыб с морской водой. Таким образом, накопление в крови мочевины позволило хрящевым рыбам решать проблему обитания в соленой воде иначе, чем морским костистым рыбам. Накопление мочевины в теле отмечено также у современных кистеперых и двоякодышащих рыб.

Дополнительным органом выведения солей из организма хрящевых рыб и кистеперой рыбы – латимерии является ректальная железа. Ее выделения изоосмотичны по отношению к крови и содержат значительное количество хлорида натрия.

У первичноводных древних бесчелюстных (щитковых, панцирных рыб) и у современных хрящевых и костных рыб проблему содержания воды в организме ограничили (наряду с механизмами выделительной системы) мощные костные покровы в виде панцирей или чешуи.

Механизм водно-солевого обмена у земноводных в целом близок к тому, который описан выше для пресноводных рыб. Амфибии, как и рыбы, воду почти не пьют. Она практически беспрепятственно поступает через покровы. Избыток воды и растворенную в ней мочевины амфибии выводят через почки. Темпы клубочковой фильтрации у них достаточно высоки: 10–25 мл на 1 кг массы в час. Земноводные выделяют очень жидкую мочу со слабой концентрацией солей. Моча в теле некоторых лягушек составляет до 30% общей массы тела. Препятствием к потере солей у амфибий служит реабсорбция ионов в почечных канальцах: более 90% солей, поступивших в первичную мочу, возвращается (реабсорбируется) обратно в кровеносное русло. Реабсорбция мочевины осуществляется стенкой мочевого пузыря. У пус- тынных видов вода может накапливаться в мочевом пузыре.

Однако среди земноводных есть и исключения. Например, в коже южноамериканских филломедуз (*Phyllomedusae*) имеются специфические железы, выделяющие на поверхность восковидный секрет. Это делает кожу водонепроницаемой. Лягушки р. Хиромантис (*Chiromantis*) выделяют через почки не мочевины, а мочевую кислоту. Наряду с уменьшением испарения с покровов это сближает их с рептилиями. Обитающая в мангровых зарослях морского побережья в Юго-Восточной Азии крабоядная лягушка (*Rana cancrivora*) в поисках пищи плавает в морской воде. Осмотической потере воды препятствует у нее накопление в жидкостях тела мочевины, как у хрящевых рыб.

У хвостатых амфибий сохраняется фильтрация жидкости из полости тела через нефростомы: например, у тритонов таким путем выводится до 22% всего объема мочи.

Переход позвоночных к наземному образу жизни сопровождался приобретением плотных покровов с многослойным эпидермисом, однако исследования показали, что они не всегда эффективно защищают тело от испарения воды. Значительно более важным оказалось приобретение выделительной системы функционально нового типа – тазовых почек. В них уменьшается способность клубочков к первичной фильтрации плазмы и усиливается реабсорбция воды в почечных канальцах. Например, у рептилий структура сосудистого клубка упрощается, число капиллярных петель сокращается до 2–3. Но при этом усиливается извилистость почечных канальцев. В результате этих преобразований до 95% первичного фильтрата возвращается обратно.

У всех настоящих наземных позвоночных продукты азотистого обмена выделяются через почки. У рептилий и птиц продуктом выде-

ления является *мочевая кислота*. Такой тип выделения сложился в условиях дефицита воды. Мочевая кислота имеет кашицеобразную структуру, что значительно уменьшает объем выводимой воды. Осаждению кристаллов мочевой кислоты в выделительных путях препятствует большое количество слизи, выделяемой клетками почечных канальцев и мочеточников. Выделительные системы птиц и рептилий в значительной степени близки. Почечные канальцы разнообразны: с короткой петлей, с длинной петлей. Мочевая кислота попадает через мочеточники в клоаку и вместе с фекальными массами выбрасывается наружу. Высохшие экскременты некоторых морских птиц (гуано) содержат до 25% мочевой кислоты.

Предполагают, что мочекислотный тип выделения развился в связи с размножением путем откладки яиц с системой яйцевых и зародышевых оболочек: накопление в аллантоисе токсичного аммиака в виде мочевины вызывало бы отравление организма. Мочевая кислота, выпадающая в осадок, для него менее токсична. Экспериментально показано, что при развитии птенца в яйце до середины инкубационного периода образуются аммиак и мочевина, а затем усиливается отложение мочевой кислоты: например, в курином яйце к концу зародышевого развития количество выделяемого азота достигает 40 мг в день: 23% выделяется в виде аммиака и мочевины, 77% – в виде мочевой кислоты.

Наземные позвоночные: рептилии, птицы и млекопитающие производят гиперосмотическую мочу, т.е. с большей концентрацией солей и органических веществ, чем жидкости тела. У птиц концентрация солей в моче в 2 раза, а у млекопитающих в 25 раз выше их концентрации в крови. Механизм образования концентрированной мочи основан на реабсорбции воды из канальцевой жидкости. Это оказалось возможным в результате того, что выделительные канальцы у птиц и млекопитающих резко удлиняются за счет образования петель Генле, образующих мозговой слой почки (в целом у птиц их меньше). У рыб, амфибий и рептилий этих петель нет, поэтому они не могут вырабатывать мочу более высокой концентрации, чем плазма крови. У птиц и млекопитающих, обитающих в аридных зонах, есть дополнительные механизмы удержания воды в организме, – это и откладывание в запас жировой ткани, и увеличение количества длиннопетельных почечных канальцев, и усиление всасывания в них воды, и, наконец, способность к длительному воздержанию без воды (торможение «чувства жажды»).

Выведение солей большинством птиц осуществляется через почки. Однако есть и другие способы. Так, у обитателей морских побережий (бакланов, пеликанов, альбатросов, некоторых чаек, чистиков) в черепе над глазницами хорошо развиты *солевые носовые железы* – их

соленый секрет каплями стекает с клюва. Солевые железы специализированы на выведении ионов натрия и хлора. Такие же железы выводят соли из тела крокодилов, черепах и некоторых других рептилий («крокодиловы слезы»).

Моча, выводимая почками млекопитающих, содержит соли и растворимую в воде *мочевину*. В их почках максимального развития достигает мозговое вещество, содержащее длиннопетельные канальцы. Замечено, что у человека при нарушениях водно-солевого обмена возможно отложение мочевой кислоты в почках в виде камней и накопление ее в суставах. Вода и некоторые соли выводятся у млекопитающих также с потом через покровы тела.

Контрольные вопросы

1. *Выделительная система. Устройство нефрона.*
2. *Эмбриональное развитие почек и мочеточников. Про-, мезо- и метанефрос.*
3. *Строение выделительной системы у представителей класса Cyclostomata (органы выделения зародышей и взрослых животных).*
4. *Строение выделительной системы у рыб (хрящевые рыбы, костные рыбы).*
5. *Строение выделительной системы у амфибий (хвостатые и бесхвостые амфибии).*
6. *Строение выделительной системы у амниот.*
7. *Механизм образования и выделения мочи.*
8. *Водно-солевой обмен.*

РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА

Система органов размножения включает половые железы, или *гонады*, *половые протоки*, *совокупительные органы* и сопутствующие *железы*.

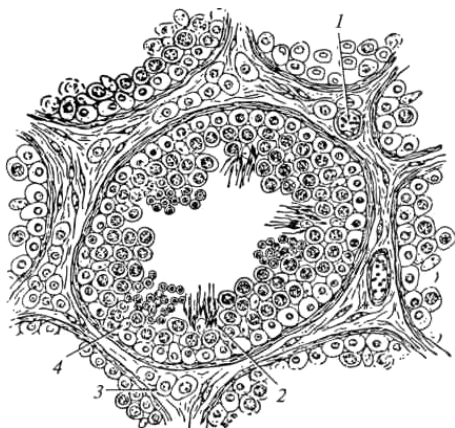
В раннем эмбриогенезе хордового животного гонады закладываются как выпячивания участков стенок полости тела, соответствующих *голотому*, – месту подразделения сомитов и боковой пластинки. Парные продольные утолщения – *половые*, или *генитальные складки* – со временем погружаются в полость тела и оказываются подвешенными на брыжейке, располагаясь медиальнее (по бокам) почек. С поверхности эти складки образованы утолщенным энтодермальным эпителием, а изнутри имеют пласт соединительной ткани. Поначалу вытянутые, они впоследствии укорачиваются и приобретают компактную форму.

В начале эмбриогенеза гонады некоторое время пребывают в индифферентной стадии и не проявляют принадлежности к полу. Разделение по полу оформляется по ходу эмбрионального развития. К концу эмбриогенеза гонада оформляется как яичник или семенник. Семенники по форме, как правило, более компактные образования, чем яичники.

Первичные половые клетки *гоноциты* закладываются у эмбрионов рано и вне генитальных складок. На стадии дифференцировки зародышевых листков они обнаруживаются в выстилке энтодермы первичной кишки и желточного мешка и гистологически непохожи на обычные клетки пищеварительного тракта. Затем либо с кровотоком, либо путем амебоидных движений они проникают в целомический эпителий генитальных складок. На следующем этапе целомический эпителий с запасом полученных клеток вырастает в соединительнотканную строму складок будущей гонады в виде многоклеточных шнуров – *первичных половых тяжей*. Их последующая судьба различна у разных полов. У самцов первичные половые тяжи разбиваются на фолликулы и становятся репродуктивной тканью, у самок же первичные половые тяжи дегенерируют. Репродуктивной тканью у них становятся *вторичные половые тяжи*, вырастающие в тело гонады из зачаткового эпителия.

Развитие половых желез у позвоночных

Самцы. В гонадах самцов первичноводных позвоночных (анамний) расположенная внутри генитальных складок соединительнотканная мезенхима преобразуется в *интерстициальную ткань*, у амниот (рептилии, птицы, млекопитающие) она образует *сеть семенника*. Оформившаяся в первичных половых тяжах толщи семенника репродуктивная ткань разделяется на многочисленные пустотелые структуры.



**Рис. 1. Фрагмент
канальца семенника
млекопитающего
(в разрезе):**

- 1 – кровеносный сосуд;
2 – созревающие сперматозоиды; 3 – интерстициальная клетка; 4 – клетка Сертоли.

У рыб и амфибий это семенные пузырьки, а у амниот – семенные каналцы. Эти образования выстланы спермиогенным эпителием, в сезон размножения он вырабатывает половые клетки и содержит опорные клетки (клетки Сертоли) (рис. 1).

Семенные пузырьки низших позвоночных напоминают фолликулы яичника. К сезону размножения в части пузырьков созревают половые клетки: высвободив сперматозоиды, они рассасываются. Затем активизируется другая часть пузырьков, сперматогенез в которых был замедлен, и продуцируется следующая порция половых клеток.

Семенные каналцы высших позвоночных в отличие от семенных пузырьков низших образования постоянные. В сезон размножения они регулярно производят сперматозоиды и в течение половой жизни особи меняются нерезко, затухая и активизируясь соответственно природным сезонам. Первичный зачатковый эпителий, покрывающий изначально поверхность семенника, рассасывается и замещается плотной соединительнотканной белочной оболочкой.

Во взрослом состоянии у большинства самцов позвоночных гонады сохраняют свое первичное положение в верхней части целомиической полости. У млекопитающих же в ходе онтогенеза положение семенников в теле существенно изменяется. В дне брюшной полости образуется пара карманов, выпячивающихся наружу в виде *мошонки*. Они представляют собой часть целома и выстланы изнутри целомиическим эпителием. Семенники сдвигаются в карманы мошонки вместе с семяпроводами и кровеносными сосудами. У некоторых видов после окончания сезона размножения семенники могут втягиваться через паховый канал обратно в брюшную полость.

Перемещение семенников за пределы тела связано с необходимостью поддержания более низкой температуры при сперматогенезе, так как при высокой температуре тела животного созревание половых клеток замедляется.

Выведение половых продуктов из гонад у большинства самцов позвоночных связано с каналами выделительной системы – вольфовыми каналами. Нижняя часть вольфовых каналов у многих расширяется в семенные пузыри, резервирующие семя. В нижних частях семяпроводов формируются железы, секреты которых разжижают семен-

ную жидкость и стимулируют подвижность сперматозоидов.

Самки. Зачаток гонады, превращающейся в яичник, развивается по иной, чем семенник, программе. Как было сказано выше, первичные половые тяжи, углубившись в строуму гонады, дегенерируют. Снаружи из зачаткового эпителия в тело гонады вырастают *вторичные половые тяжи*. Содержащиеся в них половые клетки многократно делятся и превращаются в дефинитивные (зародышевые, первичные) овоциты.

Вокруг каждого из овоцитов концентрируются клетки фолликулярного эпителия, обеспечивающие питание растущей половой клетки. Ранние фолликулы с одним слоем фолликулярного эпителия называют *первичными*, или *примордиальными*. Стенка фолликула образована соединительной тканью. С наступлением зрелости овоцит и фолликул увеличиваются в размерах. В них заметно возрастает число слоев фолликулярного эпителия. В период репродуктивной активности фолликулы перемещаются к поверхности гонады. Созревшие фолликулы – граафовы пузырьки разрываются и овоциты выпадают в целомическую полость (рис. 2). У большинства позвоночных содержимое фолликула впоследствии рассасывается, однако у всех млекопитающих (и некоторых акул) на месте разорвавшихся фолликулов формируются желтые тела (*corpus luteum*), производящие гормон прогестерон.

Число одновременно созревающих овоцитов в яичнике у наземных позвоночных невелико (1–20), тогда как у амфибий их сотни и даже тысячи, а у лучеперых рыб – сотни тысяч и миллионы. К примеру, самка трески выметывает за один сезон размножения 4 млн икринок.

Известно, что нередко число созревающих фолликулов существенно превышает число овулирующих впоследствии яйцеклеток. Значительная их часть превращается в атретические фолликулы, и их материал расходуется на дозревание других (внутригонадная овофагия).

Яичники у большинства позвоночных образования парные. В покое они часто имеют небольшие размеры и овальную форму, а в период половой активности становятся крупными и имеют неправильную форму. Половые продукты выводятся у самок через парные яйцеводы (мюллеровы каналы), возникающие эмбрионально при расщеплении пронефрических каналов.

Яичник и яйцевод непосредственно не соединяются. Передний конец каждого яйцевода расположен вблизи соответствующего яичника и образует ресничную воронку с гофрированным краем, открывающуюся в целом. Овоциты, выделившиеся при овуляции из яичника, улавливаются воронкой и транспортируются по яйцеводу. У многих костистых рыб яичник полностью изолирован от целома: икринки выпадают во внутреннюю полость яичника и по протоку, образованному поверхностной тканью гонады, транспортируются во внешнюю среду.

Мюллеров канал в ряду позвоночных усложняется. В наиболее

оформленном виде в нем различают собственно *яйцевод* (фаллопиеву трубу), *маточный отдел* и *вагина*, образованное срастанием половых путей. В эпителии разных отделов яйцевода у рептилий и птиц присутствуют железы: одни секретируют белок, другие – материал волокнистых и скорлуповых оболочек (есть железы и у хрящевых рыб).

Механизмы становления пола у некоторых позвоночных животных сбалансированы нечетко, и гонады долгое время пребывают в состоянии выбора превращения в семенник или яичник. В этих случаях в гонаде присутствуют и женские, и мужские гаметы. Например, у миксин в разных частях одной гонады закладываются оба типа гамет, в ходе же полового созревания усиливается преобладание одного из них, и животное обретает пол.

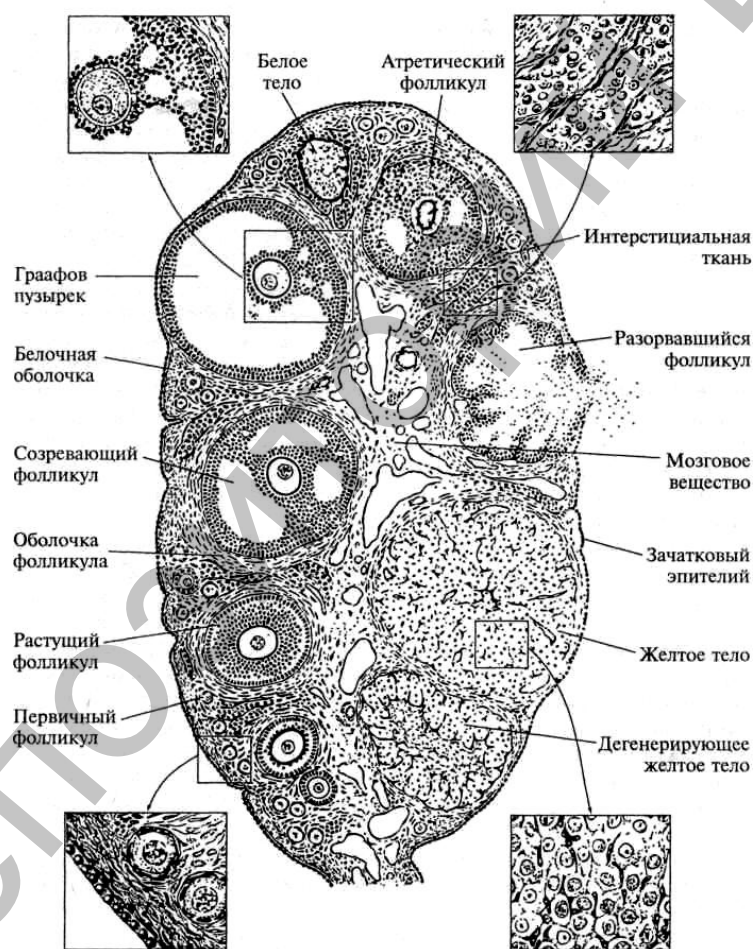


Рис. 2. Схема разреза яичника млекопитающего.

Некоторые особи остаются стерильными интрасексами в течение всей жизни. Размножающиеся гермафродиты известны в нескольких семействах морских костистых рыб, например у каменных окуней (род *Serranus*), смаригдовых (*Centranchidae*), дорад (*Chrysophys*). Половые железы функционируют у них попеременно то как семенни-

ки, то как яичники, и самооплодотворение исключено.

Изменения в репродуктивной системе в эволюционном ряду позвоночных.

У круглоротых половые железы непарные и тоже не имеют специальных протоков. Половые продукты через разрывы стенок гонады выпадают в полость тела, откуда через временные отверстия попадают в мочеполовой синус и далее через канал мочеполового сосочка наружу. Оплодотворение у круглоротых внешнее.

У большинства самок хрящевых рыб яичники парные. Парные яйцеводы (мюллеровы каналы) открываются в полость тела в непосредственной близости от гонад. В верхнем отделе яйцеводов расположены *скорлуповые железы*. Здесь яйцо покрывается белком и роговой оболочкой. Расширенные нижние отделы яйцеводов открываются в клоаку. Половые и мочевые пути у самок на всем протяжении разделены (рис. 3).

В полости тела самцов лежат парные семенники правый в большинстве случаев крупнее левого, а иногда они могут сливаться. Системой канальцев семенники связаны с передними отделами мезонефрических почек. Канальцы проходят через вещество почек и впадают в вольфовы каналы, которые у самцов хрящевых рыб служат семяпроводами. Передние отделы почек не имеют выделительной функции (это свойство задних отделов) и служат придатками семенников.

В нижнем отделе семяпроводы расширены и образуют тонкостенные *семенные пузыри*. Оба семяпровода (вольфовы каналы) впадают в мочеполовой синус, который открывается в клоаку.

Оплодотворение у большинства хрящевых рыб внутреннее. Используя пальцевидные выросты брюшных плавников, самец вводит сперматозоиды в клоаку самки. Оплодотворение происходит в верхней части яйцевода до того момента, как яйцеклетка опустится до скорлуповой железы. У многих акул и скатов наблюдается живорождение. При этом плотная оболочка на поверхности яйца не образуется, эмбрион развивается в нижнем расширенном отделе яйцевода («яйцевой капсуле»). Похожие органы размножения имеют двоякодышащие рыбы.

Большинство костистых рыб (а также панцирная щука из рыб гаиноидных) имеют иное строение органов размножения. Оно связано с особенностями, определяющими стиль размножения рыб: большая плодовитость, наружное оплодотворение, откладывание мелкой икры в тонкой студенистой оболочке. Половые продукты никогда не попадают в целом. У самок нет мюллеровых каналов, а у самцов семенники не связаны канальцами с почками и вольфовы каналы выполняют только выделительную функцию. Парные семенники и яичники имеют внутри свободные полости, куда и выпадают половые клетки. Полости открываются на мочеполовом сосочке. Возможны отклонения: у самцов осетровых канальцы пронизывают почти всю ткань почки и

впадают в вольфов канал. У лосососевых рыб воронка яйцевода примыкает снизу к цельному яичнику.

Икра оплодотворяется, как правило, вне тела матери. У относительно немногих видов наблюдается внутреннее оплодотворение и яйцеживорождение. Таковы, например, американские субтропические зубастые карповые (сем. Cyprinodontidae). В случае живорождения оплодотворение икринок и развитие мальков происходит в полости яичника. Количество потомков при живорождении заметно уменьшено. Один из наиболее известных живородящих видов – гамбузия. Современная кистеперая рыба латимерия тоже является яйцеживородящей и производит малое число детенышей, в разное время в ее теле находили от 5 до 19 мальков.

Парные семенники у амфибий, как и у акул, не имеют самостоятельных выводных путей (рис. 3, А). Семявыносящие канальцы проходят через передний отдел почки и впадают в вольфов канал, который выносит половые продукты в клоаку. Как и у акул, каждый вольфов канал у самцов образует расширение – семенной пузырек, временно резервирующий семя. Копулятивных органов у подавляющего большинства амфибий нет. Над семенниками лежат образования неправильной формы желтого цвета – *жировые тела*. Они служат для питания семенников и развивающихся в них сперматозоидов. Величина жировых тел меняется по сезонам: осенью они крупные, весной, во время интенсивного сперматогенеза, их вещество энергично расходуется и размеры затем резко сокращаются.

Яичники у амфибий парные; над ними также лежат жировые тела. Созревшие яйца выпадают из гонад в полость тела и отсюда поступают в воронкообразные расширения парных яйцеводов (мюллеровых каналов). Яйцеводы – длинные, сильно извитые трубки, их задний конец открывается в клоаку.

Большинству амфибий, как и костистым рыбам, свойственны наружное оплодотворение и многочисленные половые продукты. Многие хвостатые и бесхвостые амфибии живородящие. У них вынашивание детенышей происходит, как и у акул, в яйцевых капсулах – специальных расширениях нижней части яйцеводов.

У рептилий половые железы лежат в полости тела по бокам позвоночника. К семенникам примыкает придаток – остаток верхней части мезонефрической почки (рис. 3, Б). Канальцы придатка впадают в вольфов канал, служащий у самцов рептилий (и у остальных вышших позвоночных) семяпроводом. Все рептилии, кроме гаттерии, имеют совокупительные органы. У ящериц и змей это парные выросты задней стенки клоаки, которые в период возбуждения выворачиваются наружу. У крокодилов и черепах копулятивный орган непарный, также представляющий вырост стенки клоаки.

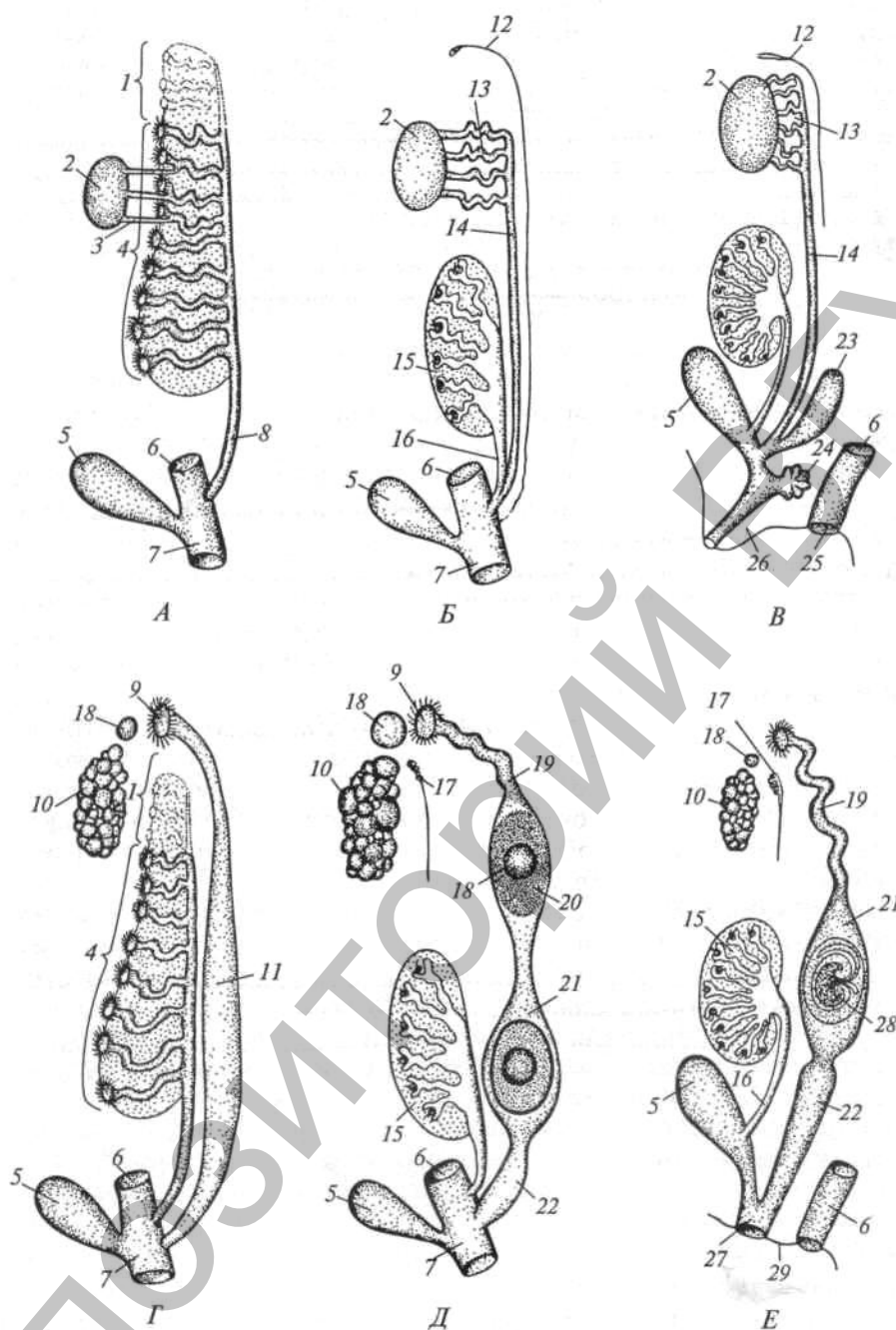


Рис. 3. Схемы мочеполовой системы позвоночных.

Самцы: А – акулы, амфибии; Б – рептилии; В – млекопитающие. Самки: Г – акулы, амфибии; Д – рептилии; Е – млекопитающие. 1 – головная почка; 2 – семенник; 3 – выносящие протоки; 4 – туловищная почка; 5 – мочевой пузырь; 6 – прямая кишка; 7 – клоака; 8 – проток мезонефроса; 9 – воронка яйцевода; 10 – яичник; 11 – мюллеров канал; 12 – рудиментарный мюллеров канал у самца; 13 – придаток семенника (преобразованная туловищная почка); 14 – семяпровод; 15 – тазовая почка; 16 – вторичный мочеточник; 17 – рудиментарная туловищная почка самок амниот; 18 – яйцеклетка; 19 – яйцевод; 20 – белковая оболочка, выделяемая железами стенки яйцевода; 21 – матка; 22 – влагалище; 23 – семенной пузырек; 24 – предстательная железа; 25 – анус; 26 – пенис; 27 – мочеполовой синус; 28 – эмбрион в матке, окруженный эмбриональными оболочками; 29 – промежность.

У самок в качестве яйцеводов функционируют парные мюллеровы каналы – тонкостенные трубки, открывающиеся воронками в полость тела, а другим концом – в клоаку (рис. 3, Д).

Яйцо оплодотворяется на воронке яйцевода. У черепах и крокодилов в эпителии средних отделов яйцеводов имеются железы, выделяющие белковую оболочку яйца. Железы, формирующие волокнистую или пропитанную известью скорлуповую оболочку, расположены в нижней части яйцеводов. В размножении рептилий много особенностей, свидетельствующих о приспособлении к наземному образу жизни. Оплодотворение всегда внутреннее. Развитие происходит без превращений: отсутствует личиночная стадия.

Основные приспособления к размножению вне воды заключаются в особенностях строения яйца и развития зародыша. В сравнении с амфибиями у рептилий яйца крупные. Они увеличиваются за счет обогащения их желтком, а у черепах и крокодилов к тому же за счет появления «белка» – белочной яйцевой оболочки. Большой запас питательного вещества в яйце создает возможность прямого (без превращения) развития эмбриона. Большинство рептилий откладывают яйца на суше, у некоторых видов наблюдаются живорождение и яйцеживорождение. В связи с откладыванием яиц в условиях наземной среды у рептилий возникает ряд приспособлений, защищающих их от иссушения, механического повреждения и обеспечивающих развивающемуся эмбриону возможность газообмена, снабжения его водой и хотя бы частичного выведения продуктов обмена. Это прежде всего оболочки, покрывающие яйцо (волокнистая и белочная) (рис. 4). Они образуются при прохождении оплодотворенного яйца по яйцеводу и продуцируются разными отделами его стенки.

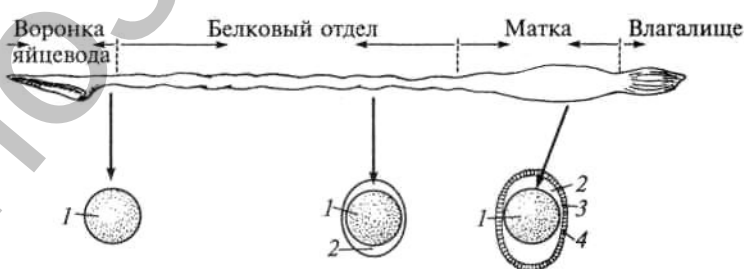
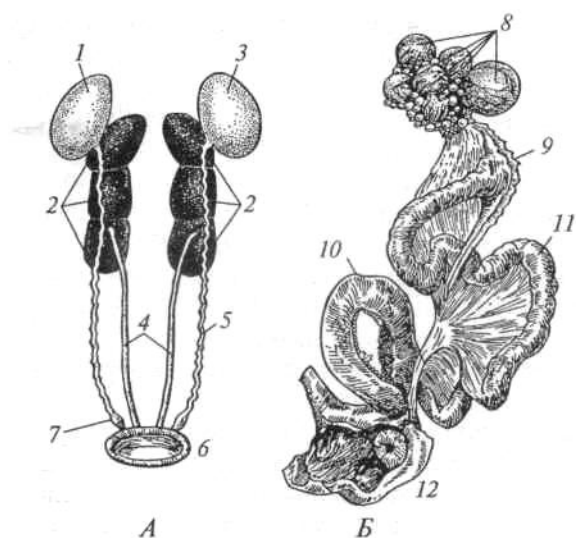


Рис. 4. Схема образования яйцевых оболочек в половых путях самки степной черепахи:

1 – яйцеклетка; 2 – белковая оболочка; 3 – волокнистая оболочка; 4 – скорлуповая оболочка.

Яйца чешуйчатых имеют только волокнистую оболочку. Строение яйца черепах и крокодилов приближается к птицам. Их волокнистая оболочка пропитана известью и уплотнена. Кроме того, железы яйцевода продуцируют у них белочную оболочку. Ее жидкое содер-

жимое в замкнутом яйце обеспечивает зародыш водой.



**Рис. 5. Половые органы птиц
(А – самец, Б – самка):**

- 1, 3 – семенники; 2 – почечные доли;
4 – мочеточники; 5 – семяпровод;
6 – клоака; 7 – семенной пузырь;
8 – граафовы пузырьки; 9 – воронка яйце-
вода; 10 – матка; 11 – часть яйцевода, вы-
деляющая белок; 12 – отверстие кишки.

У птиц парные семенники бобовидной формы расположе- ны над верхними долями почек по бокам позвоночника (рис. 5, А). Их величина существенно меняется по сезонам, увеличиваясь к сезону размножения в 1000–1500 раз. К внутренним краям семенников присоеди- няются слабо выраженные придатки, гомологичные пе- редним отделам туловищных почек эмбриона. От придатков отходят семяпроводы, которые тянутся параллельно мочеточ- никам и впадают в клоаку. У некоторых видов семяпроводы перед впадением в клоаку об- разуют расширения – семенные пузыри, резервирующие семя.

Копулятивные органы свойственны немногим птицам

(например, страусам, гусям). У большинства видов оплодотворение достигается путем сближения клоак.

Половая система самок, за очень немногими исключениями, асимметрична и имеет только левый яичник и левый яйцевод. Правый яичник развивается у некоторых дневных хищников, сов, попугаев, куриных. Особенно часто его обнаруживали у попугаев, но он редко бывал функционирующим. Развитие правого яйцевода – явление еще более редкое. Причина редукции правой половины половых органов у самок птиц заключается, видимо, в откладывании относительно круп- ных яиц с жесткой и хрупкой скорлупой и замедленном продвижении по яйцеводу.

Неправильной формы зернистый яичник лежит впереди левой почки (рис. 5, Б). Величина его варьирует очень сильно в зависимости от зрелости и размеров формирующихся в нем яиц. Яйцевод имеет вид длинной трубки, верхний конец которой открывается воронкой в полость тела, а нижний в клоаку. Созревшая яйцеклетка с запасом желтка попадает в воронку яйцевода. Здесь она оплодотворяется и транспортируется по нему далее. Собственно яйцевод имеет несколь- ко отделов. Верхний отдел почти по всей длине богат железами, вы-деляющими белок, который слой за слоем покрывает проходящее яй-

цо. В курином яйце эта оболочка формируется за 4 ч. В следующем, более тонком, отделе яйцо покрывается двумя волокнистыми пергаментообразными подскорлуповыми оболочками. На выходе из этого отдела яйцо задерживается. Его оболочки, набирая воду, набухают. Далее следует маточный отдел, богатый железами, образующими известковую скорлупу яйца и окрашивающими ее пигментами. Куриное яйцо задерживается здесь в течение 15–16 ч. С поверхности скорлупу покрывает тонкая кутикулярная надскорлуповая оболочка. Она имеет бактерицидное значение, предотвращая проникновение через поры скорлупы болезнетворных бактерий. Последний отдел яйцевода, «влагалище», короток, обладает значительной мускулатурой; из него яйцо выходит в клоаку и далее наружу.

У млекопитающих половые железы самца – семенники – имеют характерную овальную форму (рис. 6, А). У однопроходных, некоторых насекомоядных и неполнозубых, у слонов и китообразных они в течение всей жизни находятся в полости тела. У большинства других животных семенники первоначально располагаются в полости тела, но по мере полового созревания они опускаются вниз и попадают в мошонку – расположенный снаружи мешочек, сообщающийся с полостью тела паховым каналом. К семенникам прилегают вытянутые по их оси зернистые тела – *придатки семенников*. Они представляют собой клубок сильно извитых семявыносящих канальцев семенников, гомологичных передним отделам туловищных почек. От придатков семенников отходят гомологичные вольфовым каналам парные *семяпроводы*, впадающие у корня полового члена в мочеполовой (мочеиспускательный, или семяизвергательный) канал. Семяпроводы в своем нижнем отделе, перед впадением в мочево́й канал, образуют парные компактные тела серебристой поверхностью – *семенные пузыри*. У млекопитающих в отличие от других позвоночных они выполняют железистые функции, секрет их принимает участие в образовании жидкой части спермы; кроме того, в связи с клейким свойством он, видимо, предотвращает обратное вытекание спермы из половых путей самки.

У основания полового члена лежит вторая парная железа – *предстательная*, протоки которой впадают также в начальную часть мочеполового канала.

Эти протоки считают редуцированными гомологами мюллеровых каналов. Секрет предстательной железы составляет основную часть жидкости, в которой плавают поступившие сюда из семенников сперматозоиды. В итоге сперма, или эякулят, представляет комбинацию сперматозоидов и жидкости, выделенной семенными пузырями, предстательной железой и некоторыми другими железами.

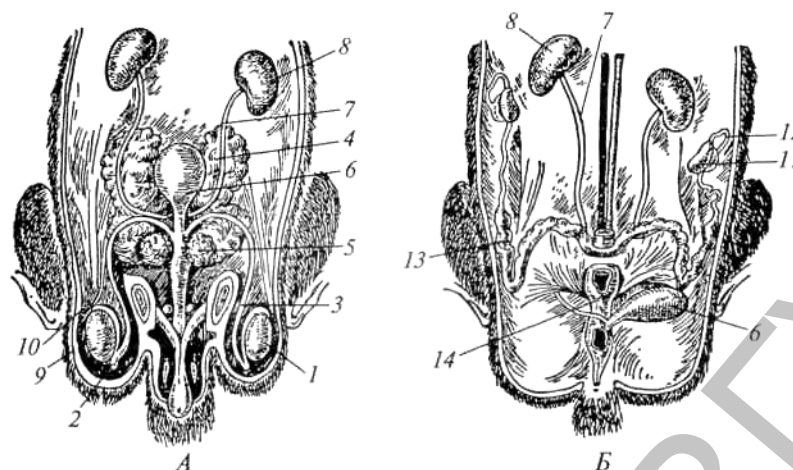


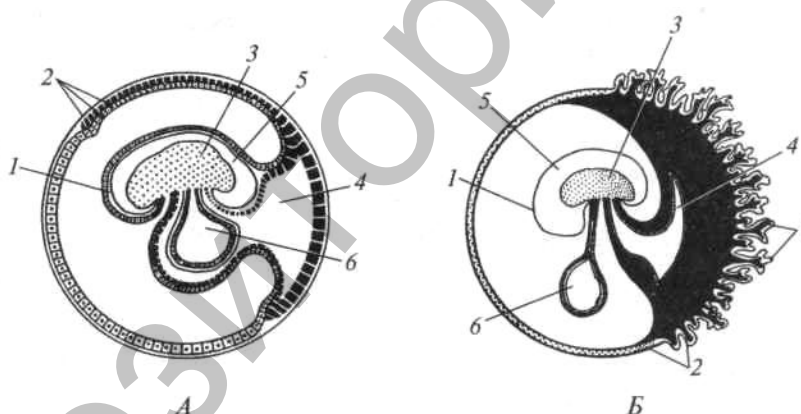
Рис. 6. Мочеполовые органы крысы (А – самец, Б – самка):

1 – семенник; 2 – придаток семенника; 3 – семяпровод; 4 – семенные пузыри; 5 – предстательная железа; 6 – мочевого пузыря; 7 – мочеточник; 8 – почка; 9 – мошонка; 10 – паховый канал; 11 – яичник; 12 – фаллопиева труба; 13 – матка; 14 – влагалище.

На нижней стороне совокупительного члена располагается упомянутый уже мочеполовой канал. Вверх и по бокам от этого канала лежат *пещеристые тела*. Их внутренние полости во время полового возбуждения наполняются кровью, в результате чего половой член становится упругим и увеличивается в размерах. У многих млекопитающих прочность полового члена обуславливается еще особой длинной *костью*, расположенной между пещеристыми телами. Таковы хищные, ластоногие, многие грызуны, некоторые летучие мыши. По бокам мочеполового канала расположены парные *куперовы железы*, имеющие с поверхности мускульную оболочку. Выделения этих желез участвуют в активизации сперматозоидов.

Парные яичники млекопитающих всегда лежат в полости тела и брыжейками прикреплены к спинной стороне брюшной полости. Парные яйцеводы, гомологичные мюллеровым каналам, открываются передними концами в полость тела в непосредственной близости от яичников, образуя широкие воронки. Верхние извитые отделы яйцеводов носят название *фаллопиевы трубы*. Далее идут расширенные отделы – *матки*, которые открываются в непарный у большинства зверей отдел – *влагалище* (рис. 6, Б). Последнее переходит в короткий мочеполовой канал, в который, кроме влагалища, открывается мочеиспускательный канал. На брюшной стороне мочевого канала располагается небольшой вырост – *клитор*, обладающий пещеристыми телами и соответствующий пенису самца. У некоторых видов в клиторе имеется кость. В нижнюю часть влагалища открываются *бартолиновые железы*, выделяющие слизистый секрет.

Строение женских половых путей существенно различается у разных групп млекопитающих. Так, у однопроходных яйцеводы на всем протяжении парные и дифференцированы только на фаллопиевы трубы и матки, которые самостоятельными отверстиями открываются в мочеполовой синус. У сумчатых обособляется влагалище, но часто оно остается парным. Соответственно бывают раздвоены совокупительные органы самцов. У плацентарных влагалище всегда непарное, а верхние отделы яйцеводов сохраняют парный характер. Матка в простейшем случае парная, ее левый и правый отделы открываются во влагалище самостоятельными отверстиями. Такую матку называют *двойной*, она свойственна многим грызунам, некоторым неполнозубым. Матки могут быть соединены только в нижнем отделе – *двураздельная* матка некоторых грызунов, летучих мышей, хищников. Слияние значительной части левой и правой маток приводит к образованию *двурогой* матки хищных, китообразных, копытных. Наконец, у приматов, полуобезьян, некоторых летучих мышей матка непарная – *простая*, и парными остаются только верхние отделы яйцеводов – фаллопиевы трубы.



**Рис. 7. Плаценты млекопитающих
(А – сумчатое, Б – плацентарное):**

1 – амнион; 2 – сероза; 3 – зародыш; 4 – аллантоис; 5 – амниотическая полость; 6 – полость кишки; 7 – ворсинки хориона.

Плацента. В матке млекопитающих во время развития эмбриона формируется характерное для них образование, известное под названием *детского места*, или *плаценты*. Она отсутствует только у однопроходных. Плацента возникает путем срастания наружной стенки аллантоиса с серозой, в результате чего формируется губчатое образование – *хориоаллантоис*. Хорион образует выросты – ворсинки, которые соединяются или срастаются с разрыхленным участком эпителия матки. Здесь оформляются и близко соприкасаются кровеносные со-

суды матери и развивающегося зародыша. Сосуды эмбриона и матери часто сплетаются (но не сливаются), и таким образом устанавливается связь между кровяными руслами эмбриона и матери. Через кровеносную сеть обеспечиваются газообмен в теле зародыша, его питание и удаление конечных продуктов обмена. Плацента сумчатых млекопитающих примитивна. Хорион не образует ворсинок и сохраняет, как и у яйцекладущих, лишь контакт кровеносных сосудов матки с сосудами желточного мешка (так называемая «желточная плацента»).

У высших плацентарных животных хорион всегда образует выросты – ворсинки, соединяющиеся со стенками матки (рис. 7). Характер расположения ворсинок различен у разных групп зверей. Основываясь на этом, выделяют несколько типов плаценты: *диффузную*, когда ворсинки распределяются равномерно по хориону (китообразные, многие копытные, полуобезьяны); *дольчатую*, когда ворсинки собраны в группы, распределенные по всей поверхности хориона (большинство жвачных); *дискоидальную*, когда ворсинки располагаются на ограниченном, имеющем вид диска участке хориона (насекомоядные, грызуны, обезьяны) и др.

Степень связанности детской и материнской частей плаценты различна. В одних случаях эта связь непрочная, и при родах слизистая матки не отрывается. В других – связь более прочная, и при родах соответствующая часть слизистой оболочки матки отпадает и выводится наружу как *послед*. В первом случае плацента называется *неотпадающей*, во втором – *отпадающей*. На местах прикрепления эмбрионов в матке сохраняются темные пятна.

Контрольные вопросы

1. *Функции половой системы. Основные структурные единицы.*
2. *Эмбриогенез гонад. Развитие половых желез.*
3. *Развитие половых протоков у анамний и амниот. Варианты связи гонад с выводными протоками.*
4. *Половая система самцов.*
5. *Половая система самок.*
6. *Изменения в репродуктивной системе в эволюционном ряду позвоночных.*

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система позвоночных включает *центральную*, в которой четко выделяются два отдела: головной (сerphalon) и спинной (medulla sphinalis) мозг. От центральной нервной системы к мышцам и органам тела отходят нервы. Они составляют периферическую нервную систему. Наряду с центральной позвоночные имеют *вегетативную* (симпатическую и парасимпатическую) нервную систему, которая осуществляет иннервацию всех внутренних органов, сосудов, половых желез и обеспечивает целостное реагирование организма на внешние и внутренние воздействия.

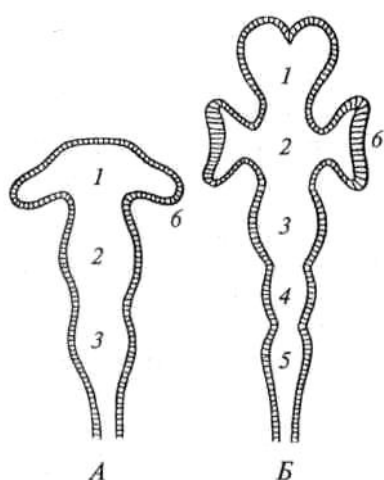


Рис. 1. Схемы развития отделов головного мозга позвоночного животного:

А – стадия трех пузырей (1, 2, 3); Б – отделы мозга: 1 – передний; 2 – промежуточный; 3 – средний; 4 – мозжечок; 5 – продолговатый; 6 – глазной бокал.

В онтогенезе зародыша позвоночного нервная система закладывается в виде нервной трубки, образующейся путем впячивания эктодермы внутрь тела эмбриона. Передний конец нервной трубки открывается отверстием – неврпором – наружу, а задний – нейрокишечным каналом соединяется с полостью первичной кишки. Оба отверстия вскоре закрываются. При замыкании трубки нервные складки образуют в ее верхней части парные боковые выросты – ганглионарные пластинки, из которых в дальнейшем образуются спинномозговые узлы, часть ганглиев головных нервов и ганглии симпатической (вегетативной) нервной системы. Далее нервная трубка дифференцируется на головной и спинной мозг. В ее передней части возникает вздутие, из которого последовательно образуются три мозговых пузыря: передний, средний и задний. Дальнейшая дифференцировка приводит к образованию пяти отделов головного мозга (рис. 1). Передняя часть переднего пузыря, разрастаясь, дает собственно передний мозг, который у большинства позвоночных, разделяясь продольной складкой, образует обособленные полушария мозга; заключенные в них полости называются боковыми желудочками. Задняя часть переднего пузыря превращается в промежуточный мозг, образующий парные боковые выпячивания – глазные пузыри, из которых в дальнейшем формируется сетчатка и пигментная оболочка глаза. Средний пузырь превращается в средний мозг, а его полость на-

зывается силвиевым водопроводом. Передняя часть заднего пузыря образует выступающий вверх задний мозг, или мозжечок. Остальная часть заднего пузыря разрастается в продолговатый мозг, без резкой границы переходящий в спинной мозг. Полость продолговатого мозга – четвертый желудочек, или ромбовидная ямка, продолжается в полость спинного мозга – невроцель. Эти пять отделов головного мозга характерны для всех позвоночных животных, но степень их развития, детали строения и функции существенно отличаются в разных классах.

Тела нервных клеток позвоночных и их короткие отростки – дендриты – составляют серое вещество мозга, а длинные отростки нервных клеток – аксоны, окруженные неврилеммой (шванновскими клетками) и миелиновой оболочкой, образуют белое вещество.

Передний, или конечный, мозг (telencephalon)

Передний мозг у большинства позвоночных представлен двумя полушариями, в эволюционном ряду позвоночных их разделение усиливается. Спереди отдела обособляются обонятельные доли. Внутри переднего мозга невроцель образует два боковых желудочка, заполненных жидкостью.

Основная масса серого вещества переднего мозга расположена в виде полосатых тел на дне и в его выпячиваниях – обонятельных долях (рис. 2). От каждой обонятельной доли отходит обонятельный тракт, образующий у обонятельной капсулы расширение – луковицу. Короткий обонятельный нерв (I пара головных нервов) состоит из чувствующих волокон, связывающих клетки эпителия обонятельной капсулы с луковицей. Тонкий слой серого вещества выстилает стенки полостей желудочков. Эта полоса нервной ткани получила название древней коры (палеопаллиум, палеокортекс). Область древней коры остается участком обонятельных долей на всех стадиях эволюции позвоночных.

Верх переднего мозга – мантия – у большинства низших позвоночных образован только белым веществом; лишь у двоякодышащих рыб и земноводных в ее поверхностном слое появляется небольшое число нервных клеток. Это так называемая старая кора (архипаллиум, архикортекс). Эволюционно она закладывается позднее древней коры. У рептилий она выделяется в самостоятельную область, расположенную над промежуточным мозгом, именуемую гиппокамп.

У пресмыкающихся в мантии имеется серое вещество – зачаток новой коры (неопаллиум, неокортекс). Поначалу она занимает положение между древней и старой корой. У птиц объем переднего мозга резко возрастает, но сохраняется тот же тип строения, что и у пресмыкающихся. У млекопитающих величина переднего мозга увеличивается не столько за счет разрастания полосатых тел, сколько путем развития серого вещества на поверхности мантии. Этот слой нервных клеток, функционирующий как высший ассоциативный центр, назы-

вают корой больших полушарий. Его подразделяют на первичную кору, или гиппокамп и на вторичную кору (неопаллиум). Новая кора у высших млекопитающих имеет сложную клеточную архитектуру. Она многослойна: состоит из 6–7 слоев разных по форме нервных клеток (пирамидных, звездчатых, веретенообразных). Послойное расположение в коре нейронов улучшает ее анализирующую функцию. На ней образуются борозды (извилины), за счет которых возрастает наружная поверхность коры.

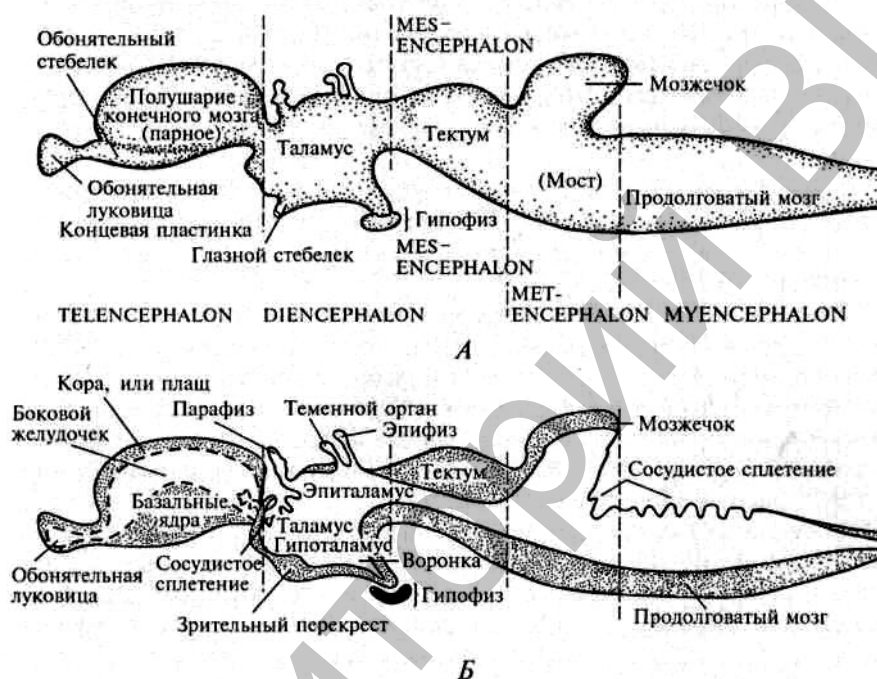


Рис. 2. Схемы, отражающие последовательность расположения основных отделов и структур головного мозга позвоночного животного:

А – внешняя дифференцировка; *Б* – продольный разрез.

Промежуточный мозг (diencephalon)

В эмбриогенезе промежуточный мозг образуется из задней части первого мозгового пузыря. В промежуточном мозге находится третий мозговой желудочек. Нервное вещество промежуточного мозга состоит из множества связанных между собой и другими отделами головного мозга ядер (скоплений нейронов).

Утолщенные стенки промежуточного мозга называют зрительными буграми. Здесь происходит переработка зрительной информации и передача ее в высшие зрительные центры (у хрящевых рыб, земноводных и рептилий – в крышу среднего мозга, у млекопитающих – в кору больших полушарий). Выросты стенок зрительных бугров образуют зрительные нервы (II пара головных нервов), имеющие хиазму (перекрест): часть волокон нерва правой стороны уходит в ле-

вый нерв, а часть волокон слева переходит в правый нерв. Зрительные нервы иннервируют только сетчатку глаза. Позади хиазмы дно промежуточного мозга образует гипоталамус, к передней стенке которого примыкает гипофиз (рис. 2, Б). Во всех классах позвоночных животных гипоталамус является важным интегративным центром, координирующим деятельность всех систем внутренних органов. В ядра гипоталамуса поступают сигналы от органов обоняния и вкуса. Его центры осуществляют регуляцию водно-солевого обмена, влияют на функцию почек и осмотическую проницаемость жабр у рыб, регулируют температуру тела, кровяное давление, частоту сердечных сокращений и дыхания, деятельность кишечника, влияют на сон, чувство голода и сытости и т.д. Гипоталамус участвует в поддержании гомеостаза, в регуляции размножения, в реализации защитно-приспособительных реакций животных. Вместе с гипофизом он образует единый гипоталамо-гипофизарный комплекс и осуществляет связь двух регуляторных систем: нервной и гуморальной.

На тонкой крыше промежуточного мозга развивается два пузырьвидных образования: передний называется теменным или париетальным органом, а задний – пинеальным органом или эпифизом. У круглоротых оба образования выполняют роль светочувствительных органов и несут секреторную функцию. У остальных позвоночных животных эпифиз функционирует только как железа внутренней секреции. Теменной (париетальный) орган сохраняется у некоторых рыб, земноводных и у части пресмыкающихся как светочувствительный орган; у остальных позвоночных исчезает.

Средний мозг (mesencephalon)

В эмбриогенезе средний мозг образуется из второго мозгового пузыря. Вместе с продолговатым мозгом он составляет ствол головного мозга. Невроцель не образует здесь объемного желудочка, а проходит через средний мозг узким каналом, который называют силвиев водопровод. Основная масса среднего мозга сформирована волокнистыми пучками белого вещества. Крыша среднего мозга, образованная белым веществом, под которым располагается серое, приподнята парными зрительными долями и образует двуххолмие; у млекопитающих оно превращается в четверохолмие. Здесь в сером веществе заканчиваются волокна зрительного тракта. У млекопитающих зрительной областью остаются передние бугры, а задние играют роль центра, воспринимающего слуховые сигналы.

У низших позвоночных в среднем мозге локализованы высоко развитые ассоциативные механизмы, управляющие адаптивным поведением и участвующие вместе с мозжечком в координации движений и поддержании мышечного тонуса. Начиная с двоякодышащих рыб и земноводных значение среднего мозга как зрительного центра умень-

шается. От него отходят две пары головных нервов, иннервирующих мышцы глаз: глазодвигательный нерв (III пара) и блоковый (IV пара).

Мозжечок (metencephalon или cerebellum)

Мозжечок в эмбриогенезе позвоночных образуется из верхней части третьего мозгового пузыря. У круглоротых, части рыб и земноводных мозжечок имеет вид небольшой складки, ограничивающей спереди крышу четвертого желудочка. У хрящевых рыб он разрастается, прикрывая заднюю часть среднего и переднюю часть продолговатого. У пресмыкающихся и особенно у птиц и млекопитающих размеры мозжечка еще более возрастают, а поверхность его коры увеличивается, благодаря образованию глубоких и сложных складок. У рыб толща мозжечка образована белым веществом с включением ядер серого вещества. У амфибий и рептилий серое вещество появляется в его поверхностной части (корковая структура). У птиц и млекопитающих серое вещество разрастается и образует кору мозжечка. Мозжечок – центр координации движения и равновесия; участвует он и в регуляции тонуса мышц и других физиологических процессах.

Продолговатый мозг (myelencephalon)

Продолговатый мозг образуется в онтогенезе позвоночного из нижней части третьего мозгового пузыря. Вместе со средним мозгом он составляет ствол головного мозга. Продолговатый мозг имеет утолщенное дно и стенки, тогда как крыша его объемистой полости – четвертого желудочка (ромбовидные ямки) – образована лишь тонким эпителием и сосудистым сплетением мягкой мозговой оболочки. Значительную массу продолговатого мозга составляет белое вещество (в том числе и волокна, приходящие сюда из спинного мозга); его разрастания по дну мозга образуют так называемые пирамиды. Серое вещество располагается в верхней части дна и стенок продолговатого мозга. От него отходят V–X (у млекопитающих V–XII) пары головных нервов. Без отчетливых внешних границ продолговатый мозг переходит в спинной.

Спинной мозг (medulla spinalis)

Спинной мозг – филогенетически наиболее древняя часть центральной нервной системы позвоночных. Он расположен в позвоночном канале, сохраняет вид нервной трубки и имеет выраженную сегментированность. Внутри спинного мозга сохраняется заполненная жидкостью полость – центральный канал (невроцель). Спинномозговая жидкость омывает спинной мозг изнутри и снаружи. Поверхность мозга покрыта тремя оболочками – твердой, мягкой и паутинной.

В разрезе спинной мозг имеет овальную (или округлую) форму с глубокими бороздами сверху и снизу. В каудальном направлении (к хвосту) он сужается и заканчивается на уровне задних поясничных позвонков.

На поперечном сечении мозга (в разрезе) видно, что серое вещество расположено в центре, окружая невроцель в виде бабочки. Оно образовано телами нейронов. Серое вещество окружено белым веществом – это проходящие вверх и вниз миелинизированные нервные волокна (отростки нейронов). Восходящие и нисходящие проводящие пути спинного мозга соединяют все основные отделы центральной нервной системы в единую систему. Спинной мозг осуществляет элементарные двигательные и чувствующие реакции. Выходящие из спинного мозга передние (вентральные) корешки содержат двигательные волокна. Они иннервируют соматическую мускулатуру, а также участвуют в иннервации гладкой мускулатуры внутренних органов. Задние (дорсальные) корешки спинного мозга содержат чувствующие волокна, передающие информацию в мозг от кожи, суставов и внутренних органов. За пределами спинного мозга передние и задние корешки объединяются в единые спинномозговые нервы.

Пары спинномозговых нервов отходят от спинного мозга строго периодически, посегментно. Информация с чувствующего на двигательный нейрон передается в сером веществе мозга через вставочный нейрон, образуя рефлекторную дугу. Деятельность спинного мозга находится под контролем высших отделов головного мозга.

У наземных позвоночных на уровне поясных конечностей в спинном мозге образуются плечевое и поясничное утолщения.

Периферическая нервная система

Головной и спинной мозг вместе образуют центральную нервную систему. От них отходят многочисленные пары нервов – 10–12 пар черепно-мозговых и несколько десятков (у человека 31) пар спинномозговых нервов. Нервные волокна выходят из мозга и входят в него попарно: входящие корешки – афферентные, или чувствующие, выходящие – эфферентные, или двигательные.

Парные нервы, иннервирующие все органы и ткани организма, образуют периферическую нервную систему. В ее состав входят соматические и висцеральные (вегетативные) нервы. Соматические нервы иннервируют опорно-двигательный аппарат и кожу, висцеральные – внутренние органы, кровеносные сосуды, железы внутренней секреции. У наземных позвоночных периферическая нервная система образует два нервных сплетения – плечевое и пояснично-крестцовое. Через них мышцы конечностей обслуживаются волокнами нескольких спинальных нервов.

Периферическая нервная система свойственна и бесчерепным. Нервные корешки выходят из нервной трубки попарно: вверх – дорсальные, вниз – вентральные. Спинные корешки смешанные – они содержат двигательные и чувствующие волокна, брюшные – только двигательные. Они иннервируют туловищную мускулатуру и повторяют ее асимметричное расположение в теле.

Вегетативная (или автономная) нервная система

Вегетативная (автономная) нервная система развита у всех позвоночных, кроме круглоротых, и наиболее хорошо изучена у млекопитающих. В ней выделяют симпатический и парасимпатический отделы. Нервы симпатической системы выходят из спинного мозга в области от 1-го грудного до 4-го поясничного сегментов. Парасимпатические нервы выходят из среднего и продолговатого отделов головного мозга и из крестцовой части спинного мозга.

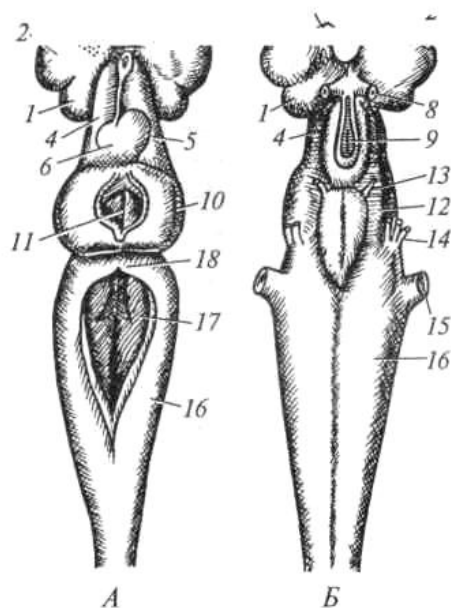
Вегетативная нервная система играет ведущую роль в поддержании постоянства внутренней среды организма и осуществляет регуляцию приспособительных реакций при охлаждении, интенсивной мышечной работе, при эмоциональном напряжении, при кровопотере и других неблагоприятных факторах. Она регулирует деятельность органов кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения, размножения. Симпатические и парасимпатические центры находятся под контролем гипоталамической области промежуточного мозга и коры больших полушарий.

На большинство органов симпатическая и парасимпатическая системы, будучи антагонистами, оказывают противоположное воздействие. Как правило, симпатическая система осуществляет активизирующее действие. Она обеспечивает мобилизацию, подготовку органа к усиленной деятельности. Парасимпатическая система способствует расслабляющему или спокойному состоянию. При эмоциональных проявлениях под влиянием вегетативной нервной системы усиливается выделение в кровеносную систему гормонов желез внутренней секреции: надпочечников, гипофиза, щитовидной железы.

Строение головного мозга в различных классах позвоночных животных.

У круглоротых головной мозг имеет четыре типичных для позвоночных отдела: передний, промежуточный, средний и продолговатый мозг (рис. 3). Мозжечок не оформлен. Размеры мозга относительно малы. Все отделы расположены в одной плоскости, т.е. не образуют типичных для более высокоорганизованных позвоночных изгибов. Крыша мозга целиком эпителиальная. Нервные клетки есть в выстилке мозговых желудочков. От головного мозга отходят 10 пар головных нервов. Спинномозговые нервы отходят двумя корешками: дорсальным и вентральным, которые у круглоротых в отличие от других позвоночных не соединяются и не образуют общих смешанных нервов.

У хрящевых рыб головной мозг заметно увеличен. Нервная ткань в полушариях переднего мозга присутствует в его толще, обонятельных долях и в крыше. Хорошо развит средний мозг, мозжечок увеличен. 10 пар черепномозговых нервов имеют типичные места отхождения и сферу иннервации. Размеры головного мозга у костных рыб в сравнении с хрящевыми уменьшены.



**Рис. 3. Головной мозг
миноги (А – сверху;
Б – снизу):**

- 1 – полушария переднего мозга;
2 – обонятельные доли; 3 – обонятельный нерв; 4 – промежуточный мозг; 5 и 6 – правый и левый габенулярные ганглии; 7 – теменной орган, прикрывающий эпифиз; 8 – зрительный нерв; 9 – мозговая воронка; 10 – зрительные доли; 11 – отверстие в крыше среднего мозга; 12 – дно среднего мозга; 13 – глазодвигательный нерв; 14 – тройничный нерв; 15 – слуховой нерв; 16 – продолговатый мозг; 17 – ромбоидальная ямка; 18 – зачаточный мозжечок.

Передний мозг представляет собой непарный пузырь и несет выступающие вперед стебельчатые обонятельные доли. Крыша переднего мозга эпителиальная. Отделы мозга лежат в одной плоскости (рис. 4).

Головной мозг амфибий характеризуется рядом прогрессивных черт: увеличиваются его относительные общие размеры, особенно заметные у бесхвостых. У амфибий произошло полное разделение полушарий переднего мозга и замечено формирование архипаллиума (рис. 5).

Средний мозг у бесхвостых достигает значительных размеров, разделен сверху на две половины, и его внутренняя полость дает у лягушек два боковых выступа. У пресмыкающихся передний мозг покрывает уже промежуточный и простирается до среднего мозга. Его полушария обладают довольно большими боковыми желудочками с хорошо развитыми основными узлами и соединены между собой лишь узкой комиссурой (*commissura anterior*), расположенной впереди третьего желудочка, хорошо развит архипаллиум. От крышки третьего желудочка отходит вверх и наперед длинный эпифиз, который у ящериц через теменное отверстие (*foramen parietale*) выходит из череп-

ной полости и оканчивается в коже головы, прикрытый нередко особыми прозрачными чешуйками (теменной орган). Этот орган, вероятно, представляет из себя рудимент особого, непарного, теменного глаза, существовавшего у древнейших позвоночных, но сохранившегося в узнаваемой (и даже, может быть, функционирующей) форме лишь у немногих ящериц, тогда как у остальных позвоночных следы его существуют в различных степенях атрофии. У некоторых ящериц (*Anguis*) не один теменной глаз, а 2–3, сидящие на общем стебельке. Средний мозг продольной бороздкой разделен на два полушария. Мозжечок у змей и ящериц, как у амфибий, лежит в виде узкой верти-

кальной пластинки над передним краем ромбоидальной ямки; у черепах и крокодилов он гораздо шире, и особенно у крокодилов его средняя часть отличается величиною и выпуклостью.

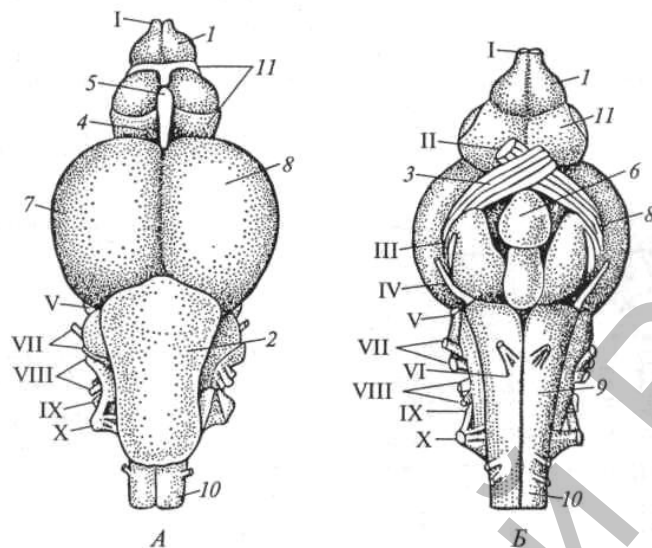


Рис. 4. Головной мозг рыбы (форели) (А – сверху; Б – снизу):

1 – обонятельная луковица; 2 – мозжечок; 3 – перекрест зрительных нервов; 4 – промежуточный мозг; 5 – эпифиз; 6 – гипофиз; 7 – зрительные доли среднего мозга; 8 – средний мозг; 9 – продолговатый мозг; 10 – спинной мозг; 11 – передний мозг; I – X – головные нервы.

Мозжечок очень слабо развит и располагается в виде узкой поперечной пластинки над ромбоидальной ямкой.

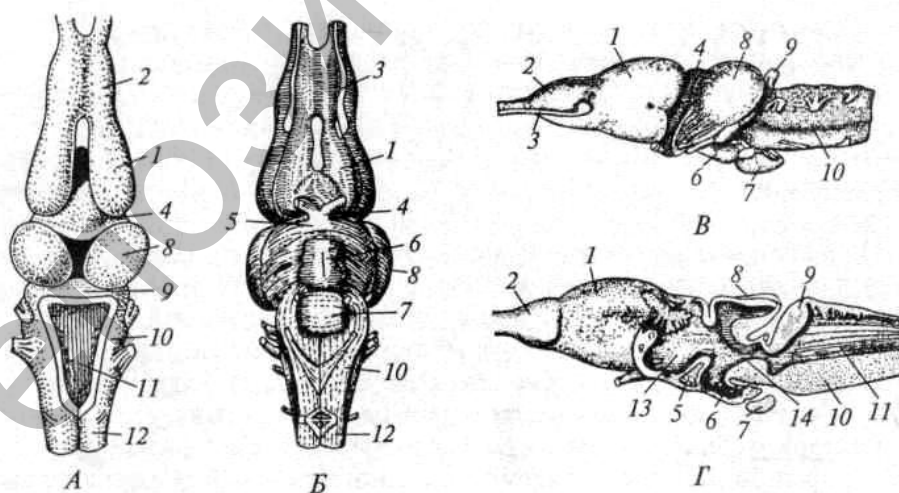


Рис. 5. Головной мозг лягушки (А – сверху; Б – снизу; В – сбоку; Г – продольный разрез):

1 – полушария переднего мозга; 2 – обонятельная доля; 3 – обонятельный нерв; 4 – промежуточный мозг; 5 – зрительная хиазма; 6 – воронка; 7 – гипофиз; 8 – средний мозг; 9 – мозжечок; 10 – продолговатый мозг; 11 – четвертый желудочек; 12 – спинной мозг; 13 – третий желудочек; 14 – силвиев водопровод.

В общем контуре мозга заметен изгиб, в результате промежуточный отдел оказывается прикрытым большими полушариями (рис. 6). Мозг птиц по сравнению с рептилиями заметно возрастает в размерах. В наибольшей степени это выражено у летающих птиц. Увеличение полушарий переднего мозга обусловлено сильным развитием в нем базальных ядер. Наиболее крупные ядра локализованы в теменной области. Развитие форм коры у птиц соответствует таковому у рептилий. Очень резко выражены мозговые изгибы.

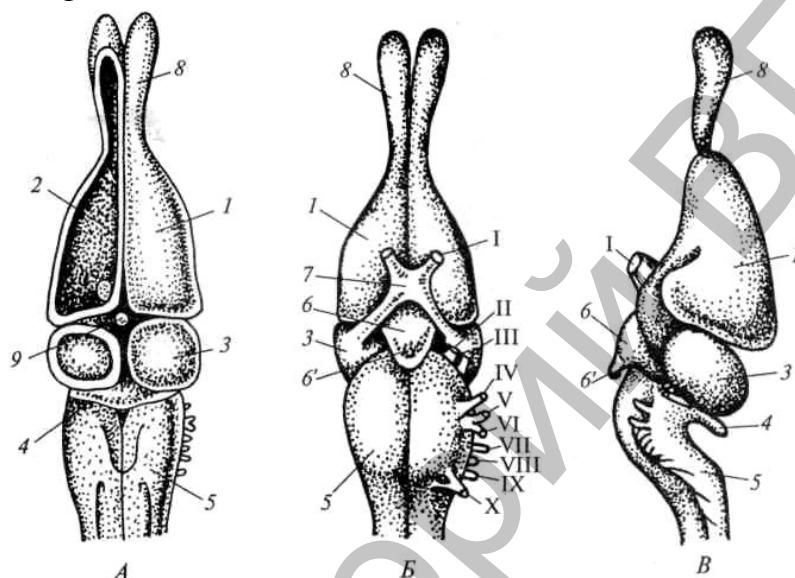


Рис. 6. Головной мозг ящерицы (А – сверху; Б – снизу; В – сбоку):

1 – передний мозг; 2 – полосатое тело; 3 – средний мозг; 4 – мозжечок; 5 – продолговатый мозг; 6 – воронка; 6' – гипофиз; 7 – хиазма; 8 – обонятельная доля; 9 – эпифиз; I–X – черепные нервы.

Мозжечок заметно увеличен, состоит из большей средней части и двух маленьких боковых придатков. Его поверхность имеет сложное строение и смята в складки (рис. 7). Средняя часть мозжечка поперечными бороздками разделяется на многочисленные листочки. Птицы разных видов обнаруживают разную способность к рассудочной деятельности, которая осуществляется при участии упомянутых выше базальных ганглиев. Низкий уровень рассудочной деятельности проявляют голуби, куры. Самые высокие показатели ее отмечены у врановых птиц. Обнаружено при этом, что они отличаются и строением нейронов, и длиной их отростков.

У млекопитающих преобладающего развития достигают большой мозг и мозжечок (рис. 8). Передний мозг характеризуется развитием вторичного мозгового свода – новой коры – неопаллиума. В новой коре нейроны организованы в проекционные и ассоциативные поля. Они, с одной стороны, анализируют различную сенсорную информацию, а с другой – осуществляют сложный интегрированный ответ на комплекс внешних и внутренних воздействий.

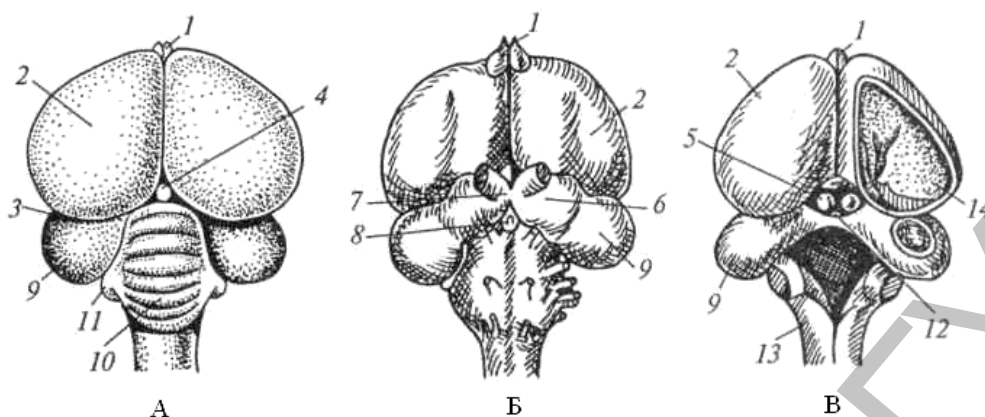


Рис. 7. Головной мозг птицы (А – сверху; Б – снизу;

В – со вскрытыми желудочками и удаленным мозжечком):

1 – обонятельные доли переднего мозга; 2 – большие полушария головного мозга; 3 – промежуточный мозг; 4 – надмозговая железа эпифиз; 5 – зрительные бугры промежуточного мозга; 6 – зрительные тракты; 7 – хиазма; 8 – воронка с гипофизом; 9 – зрительные доли среднего мозга; 10 – мозжечок; 11 – боковые выступы мозжечка; 12 – зрительная комиссура; 13 – продолговатый мозг; 14 – полосатые тела.

В новой коре расположены центры, связанные с высшей нервной деятельностью. В пределах класса млекопитающих поверхность неопаллиума прогрессивно возрастает. У низших млекопитающих (однопроходных, сумчатых, насекомоядных, неполнозубых, грызунов и рукокрылых) полушария большого мозга еще не закрывают сверху среднего мозга (четырехолмий); у хищных и копытных они тянутся назад до мозжечка; у обезьян и человека большая часть последнего покрыта полушариями большого мозга. Поверхность мозговых полушарий у утконоса, у многих сумчатых и неполнозубых такая же гладкая, как у других позвоночных. У остальных млекопитающих на поверхности полушарий появляются извилины и борозды, назначение которых – увеличение поверхности больших полушарий и составляющего ее ганглиозного коркового слоя; относительное развитие ее находится в связи с размерами животного (значительное число извилин у китообразных, копытных и слонов) и с развитием интеллектуальных способностей. В промежуточном мозге усилена функциональная дифференцировка его отделов, наиболее выраженная в области гипоталамуса.

В среднем мозге формируется четверохолмие. Мозжечок млекопитающих состоит из среднего отдела, червячка, нередко загнутого вбок, и из боковых лопастей. Поверхность мозжечка представляет поперечные складки, расположенные отдельными группами, образующими многочисленные маленькие лопасти. Подобно полушариям большого мозга, мозжечок состоит из центрального белого вещества и серой коры; на продольном вертикальном разрезе мозжечка белое ве-

щество представляет древовидно разветвленную фигуру (древо жизни, arbor vitae). От головного мозга отходят 12 пар черепномозговых нервов.

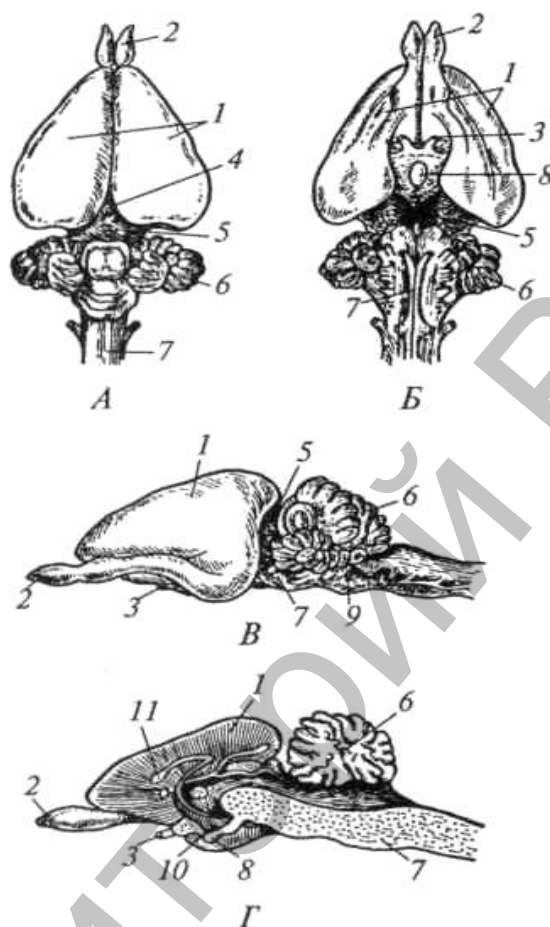


Рис. 8. Мозг кролика (А – сверху; Б – снизу; В – сбоку; Г – продольный разрез):

1 – большие полушария; 2 – обонятельные доли; 3 – зрительный нерв; 4 – эпифиз; 5 – средний мозг; 6 – мозжечок; 7 – продолговатый мозг; 8 – гипофиз; 9 – варолиев мост; 10 – мозговая воронка; 11 – мозолистое тело.

Контрольные вопросы

1. Онтогенез центральной нервной системы (ЦНС).
2. Общее строение головного мозга. Стволовая часть головного мозга. Мозжечок. Средний мозг. Промежуточный мозг.
3. Спинной мозг. Спинномозговые нервы. Проводящие пути спинного мозга.
4. Онтогенез периферической нервной системы. Головные нервы.
5. Вегетативная, или автономная, нервная система.
6. Строение головного мозга в различных классах позвоночных животных.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

К чувствующей системе принадлежат органы обоняния, зрения, слуха и равновесия, вкуса, осязания, восприятия движения воды (органы боковой линии первично водных позвоночных). Через органы чувств животные получают информацию о состоянии и объектах окружающей их среды: они оценивают свойства среды, используют поступающую информацию при поисках пищи, в половых контактах, при обнаружении и избегании врагов.

Рецепторы органов чувств распознают механические воздействия, химические раздражители, а также тепловую, световую и электромагнитную энергию.

Орган обоняния развивается как утолщение эктодермы, которое затем погружается в кожу, образуя обонятельный мешок, открывающийся наружу отверстием – ноздрей. Эпителий обонятельного мешка состоит из опорных и удлинённых чувствующих клеток (рис. 1). В передней стенке переднего мозга навстречу утолщениям эктодермы развиваются парные выпячивания – *обонятельные доли*, изнутри в них проникают полости боковых желудочков. Форма обонятельных долей изменчива у разных видов животных: «сидячие» на мозге, вытянутые в длину, «сидящие» на стебельках и т.д. Параллельно с обонятельными долями мозга формируется скелет обонятельных капсул, которые в дальнейшем входят в состав мозгового черепа.

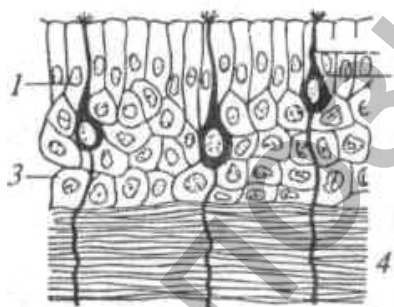


Рис. 1. Поверхность обонятельного эпителия:

1 – опорная клетка; 2 – обонятельная клетка; 3 – слизистая оболочка; 4 – нервное волокно.

Органы обоняния иннервируются I парой черепномозговых нервов. Особенность обонятельного нерва состоит в том, что он складывается из центральных отростков первичночувствующих клеток обонятельного эпителия. Войдя в обонятельные доли переднего мозга, эти отростки вступают в связь с дендритами других нервных клеток. Так идет передача ольфакторной (обонятельной) информации: сама обонятельная клетка является и рецептором, и проводником нервного возбуждения.

У круглоротых парные вначале обонятельные мешки срастаются в один мешок, открывающийся наружу одной ноздрей. У остальных позвоночных органы

обоняния парные.

У рыб каждая ноздря разделяется кожистой перемычкой на два отверстия – через одно вода поступает в обонятельный мешок, а через

второе выводится наружу (рис. 2).

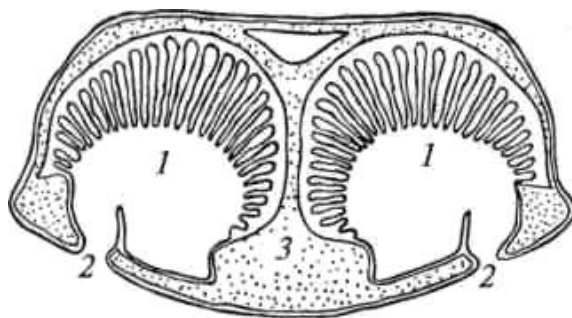


Рис. 2. Поперечный разрез через обонятельную область головы акулы:

1 – обонятельный мешок; 2 – ноздря; 3 – носовая перегородка.

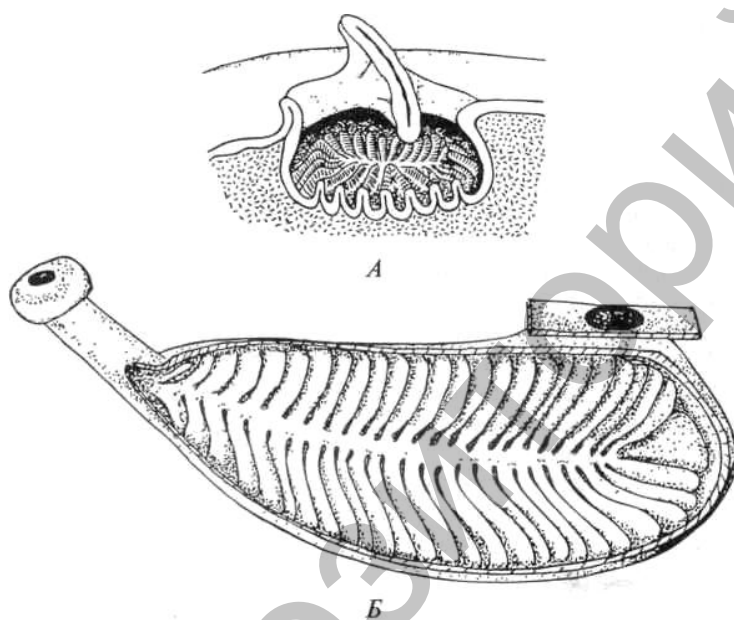


Рис. 3. Носовые полости костистых рыб
(А – гольян; Б – угорь).

Образование складок на стенках обонятельного мешка увеличивает поверхность чувствующего эпителия (рис. 3). У двоякодышащих и кистеперых рыб полость обонятельного мешка через ноздрю открывается наружу, а через внутреннюю ноздрю, или хоану, сообщается с ротовой полостью.

Переход к воздушному дыханию и выход на сушу сопровождался превращени-

ем обонятельного тракта в дыхательно-обонятельный. В связи с этим уже у амфибий обонятельный мешок начинает подразделяться на дыхательный (выстлан простым эпителием) и обонятельный, или ольфакторный (выстлан чувствующим эпителием) отделы. У амфибий также впервые намечается обособление от обонятельной капсулы специализированного участка обонятельного эпителия – *якобсонова органа*. У хвостатых этот орган выражен нечетко, у прочих же амфибий он организован в слепой мешок, открывающийся в основную носовую полость. Якобсонов орган информирует о запахе пищи, находящейся во рту, и иннервируется самостоятельной ветвью обонятельного нерва.

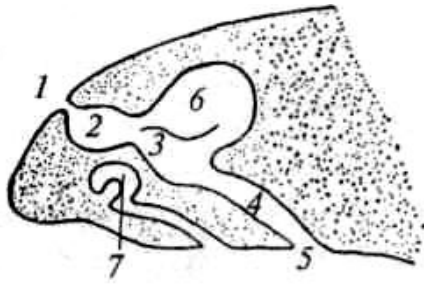


Рис. 4. Дифференцировка обонятельного мешка у ящерицы:

- 1 – наружная ноздря; 2 – преддверье; 3 – респираторный отдел; 4 – носоглоточный канал; 5 – хоана (внутренняя ноздря); 6 – обонятельный отдел; 7 – яacobсонов орган.

Химическая информация улавливается кончиком раздвоенного языка и переносится в слизь чувствующего эпителия этого органа. В отличие от обонятельной полости яacobсонов орган постоянно заполнен жидкостью, которая периодически выбрасывается и обновляется.

У птиц отверстия ноздрей расположены обычно у основания клюва, иногда прикрыты роговой складкой.

У киви они находятся на кончике клюва. Внутри носовых ходов есть три носовых раковины, выстланные небольшими участками обонятельного эпителия (рис. 5). Яacobсонов орган у них отсутствует. Чувствительность обонятельной рецепции у птиц в сравнении с рептилиями понижена. Тем не менее недавними исследованиями показано, что обоняние участвует у них в формировании разных форм поведения: поиске пищи, известной территории (хоминг).

Особенно сложное строение обонятельного отдела у млекопитающих, у которых развиваются ажурные переплетения решетчатой кости, образующей костные обонятельные раковины с очень большой общей поверхностью, выстланной обонятельным эпителием (рис. 5). Большинство млекопитающих имеют яacobсонов орган.

Еще отчетливее дифференцировка у настоящих наземных позвоночных. У рептилий происходит дальнейшая дифференцировка сквозных ноздрей на преддверие, средний и задний отделы (рис. 4). Верхняя область носовой камеры имеет несколько выростов – раковин, выстланных обонятельным эпителием. У крокодилов и некоторых черепахах носовая камера вместе с носоглоточным ходом отделены от рта вторичным костным небом.

Яacobсонов орган хорошо развит у ящериц и змей; он парный и отделен от сквозных ноздрей.

Химическая информация улав-

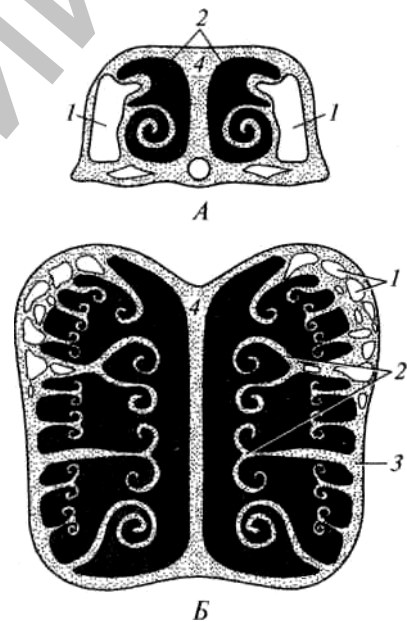


Рис. 5. Поперечный разрез через орган обоняния птицы (А) и млекопитающего (Б):

- 1 – воздушные полости; 2, 3 – обонятельные раковины; 4 – носовая перегородка.

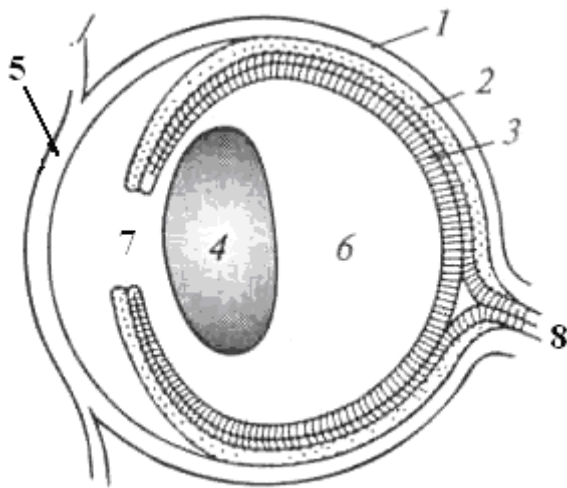


Рис. 6. Схематический разрез глаза, иллюстрирующий расположение формирующих его слоев в эмбриогенезе:

- 1 – склера; 2 – сосудистая оболочка;
- 3 – сетчатка (2 слоя); 4 – хрусталик;
- 5 – роговица; 6 – стекловидное тело;
- 7 – радужина; 8 – зрительный нерв.

следует темная пигментная оболочка. На границе между склерой и роговицей края сосудистой и пигментной оболочек образуют кольцевую складку – радужину (рис. 6), ограничивающую отверстие – зрачок, который может расширяться и сужаться, благодаря присутствию в радужине радиальных и кольцевых мышечных волокон. Насыщение радужины пигментами обеспечивает различную окраску глаза.

Позади радужины образуется кольцевой валик – ресничное тело, представляющее скопление мышечных волокон, прикрепляющихся к оболочке хрусталика. Ресничное тело участвует в аккомодации глаза, изменяя форму хрусталика и, у части наземных позвоночных, перемещая его по отношению к сетчатке.

За зрачком лежит шаровидное (у рыб) или сплюснутое в двояковогнутую линзу прозрачное тело – хрусталик. Внутренний слой стенки глаза – сетчатка – тесно прилегает к пигментной оболочке. Она сложно устроена и состоит из светочувствительных (рецепторных), нервных и опорных клеток. К пигментному слою примыкает слой фоторецепторов, наружные членики которых имеют вид палочек или колбочек и содержат светочувствительный пигмент. Палочки и колбочки функционально различны. Палочки – рецепторы, реагирующие на слабое освещение, они передают изображение в черно-белых тонах. Палочки преобладают в сетчатке у ночных наземных животных, у акул и глубоководных костных рыб. Колбочки чувствительны к ин-

Органы зрения позвоночных животных представлены парными глазами более или менее шаровидной формы, лежащими в орбитах. Слой плотной соединительной ткани или хряща образует наружную оболочку глаза – склеру. На передней поверхности глаза (перед зрачком) склера переходит в тонкую прозрачную роговицу, покрытую прозрачным эпителием. Форма роговицы изменчива: у рыб она плоская, у наземных и вторично-водных сферически выпуклая. Вместе с хрусталиком роговица участвует в преломлении потока света, поступающего в глаз. Изнутри к склере прилегает сосудистая оболочка, обильно снабженная кровеносными сосудами. За ней

тенсивному освещению, они хорошо передают тонкие детали изображения и обеспечивают цветное зрение. Колбочковое, цветное, зрение имеют костные рыбы, птицы и дневные пресмыкающиеся. Значительной части млекопитающих, ведущих сумеречный, ночной или подземно-роющий образ жизни, цветное зрение не свойственно. Известно, что цветным зрением среди млекопитающих обладают приматы.

В месте выхода зрительного нерва светочувствительный слой сетчатки редуцируется, и этот участок называют «слепым» пятном. В центре сетчатки обычно располагается область повышенной оптической чувствительности – желтое пятно; в его центре часто имеется углубление – ямка, где плотность фоторецепторов и нервных клеток увеличена. Внутренняя полость глазного бокала (яблока) заполнена стекловидным телом. Внутри стекловидного тела у рептилий и птиц есть структура, обильно пронизанная кровеносными сосудами – сосковый конус, или гребешок. Он улучшает обеспечение глаза питательными веществами и кислородом и (предположительно) участвует в обеспечении остроты зрения (у птиц). Движение глаза в орбите обеспечивается сокращением четырех прямых и двух косых мышц глаза, прикрепляющихся к стенкам глазницы и склере. Для получения четкого изображения имеет механизм «наведения» глаза на резкость – *аккомодация*.

Механизмы аккомодации в глазах позвоночных довольно разнообразны. В этом принимают участие мезодермальные мышцы ресничного тела и эктодермальные мышцы радужки. У круглоротых, хрящевых и костных рыб, у личинок амфибий аккомодация достигается перемещением хрусталика внутри глазного яблока. У рептилий, птиц и млекопитающих приспособление к четкому видению происходит за счет перемещения и изменения формы хрусталика. При рассмотрении удаленных предметов хрусталик уплощается, при ближнем зрении он округляется. Это осуществляется мышцей ресничного тела. Замечено, что спокойное состояние хрусталика у разных позвоночных может решить различные задачи: в одних случаях проблему близкого зрения, в других – дальнего.

К глазу позвоночного примыкают вспомогательные структуры: веки, мышцы, слезные железы и пр.

У большинства рыб веки практически отсутствуют. В отдельных случаях около глаз слегка разрастаются складки кожи, у некоторых акул могут быть верхнее и даже нижнее веки. У наземных позвоночных глаза всегда прикрыты веками. Они защищают роговицу от попадания соринки, пыли и от иссушения. У амфибий, рептилий и птиц сильнее развито нижнее веко, у млекопитающих и крокодилов – верхнее.

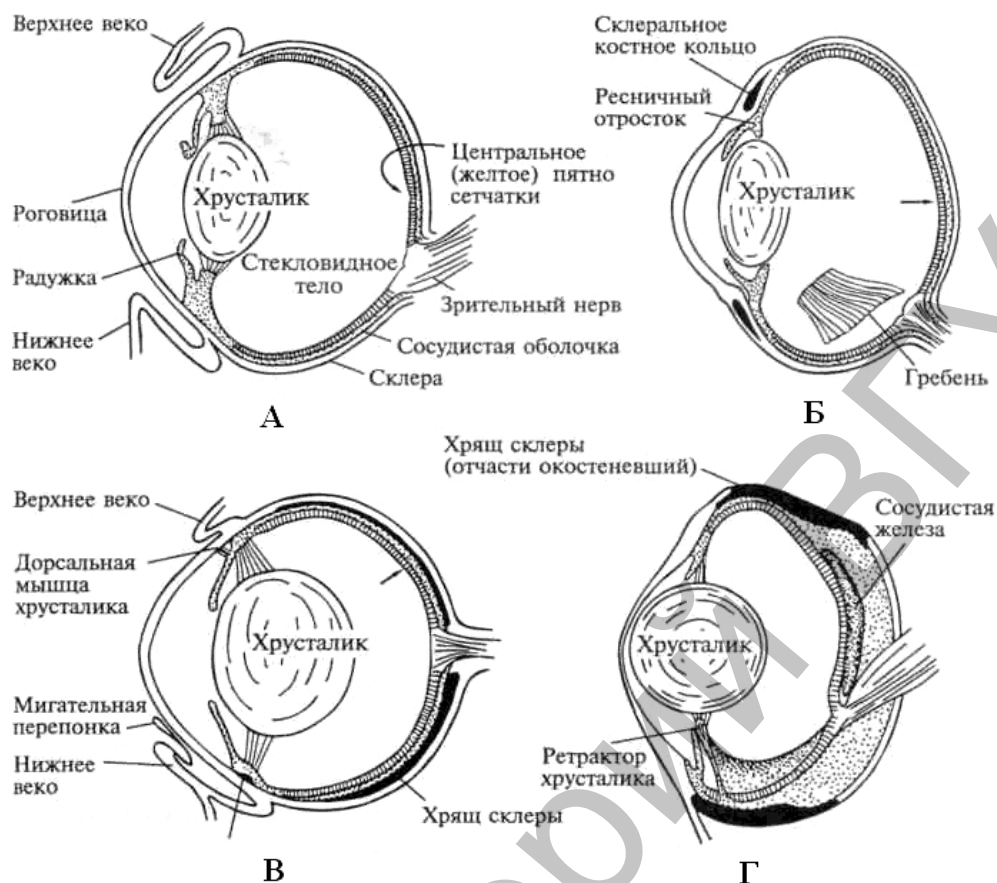


Рис. 7. Схематическое изображение вертикального разреза глаза у позвоночных разных классов:

А – лошадь; Б – голубь; В – лягушка; Г – лосось.

Под подвижными веками у амфибий, рептилий, птиц есть третье веко – мигательная перепонка, прикрывающая глаз спереди назад. У змей веки срастаются, они достаточно тонкие, отчего роговица оказывается прикрытой прозрачной кожей. При линьке кожный покров отделяется от поверхности глаз, что вызывает нарушение зрения. Считают, что после линьки зрение у змей становится особенно острым.

Схема строения глаза едина во всех классах позвоночных животных. Отличия сводятся к частным деталям строения (рис. 7). У круглоротых имеются добавочные светочувствительные органы: парietальный (теменной) и пинеальный (эпифиз). У части рыб, некоторых амфибий и пресмыкающихся имеется теменной орган, принимающий глазоподобное строение: утолщенная передняя стенка образует хрусталик, задняя стенка пигментирована и содержит светочувствительные клетки, палочковидные окончания которых (в отличие от настоящего глаза) направлены к внутренней полости теменного органа; под светочувствительными клетками в слое нервных волокон лежат ганглиозные клетки, отростки которых образуют нерв, идущий в крышу промежуточного мозга.

Органы слуха анатомически связаны с органами равновесия. У позвоночных животных они всегда парные. У круглоротых и рыб орган слуха образован капсулами внутреннего уха, закладывающимися по бокам головы зародыша в виде парных утолщений эктодермы. Каждая из них превращается сначала в ямку, а затем в пузырек, сообщающийся с поверхностью каналом, и позднее отшнуровывающийся от эктодермы. Слуховой пузырек перехватом разделяется на два отдела: из верхнего формируется овальный мешочек и соединенные с ним три полукружных канала (у круглоротых – два) – орган равновесия (вестибулярный аппарат); нижний отдел превращается в круглый мешочек, от которого отходит полый выступ – лагена, у высших позвоночных, образующих спирально завитой канал (улитку) – орган слуха (рис. 8). Эпителий, выстилающий перепончатый лабиринт, на некоторых участках круглого и овального мешочка и в полукружных каналах имеет чувствующие клетки, снабженные упругими волосками. Внутренняя полость перепончатого лабиринта заполнена эндолимфой, в которой взвешены мелкие кристаллики извести отолиты. Всякое изменение положения головы вызывает перемещение эндолимфы и отолитов, раздражающих при этом чувствующие клетки. Перепончатый лабиринт, таким образом, функционирует как орган равновесия. Звуковые волны, вызывающие колебания эндолимфы и находящихся в ней включений, также вызывают раздражение чувствующих клеток.

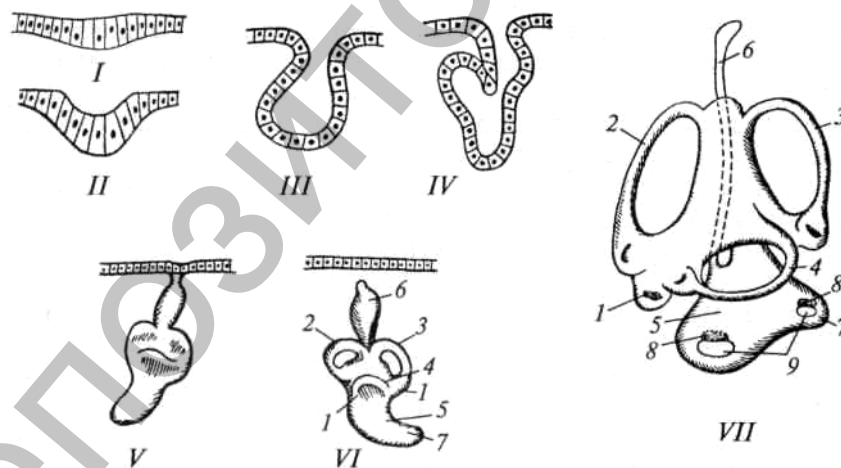


Рис. 8. Последовательные стадии (I–VII) развития внутреннего уха позвоночных животных:

1 – овальный мешочек; 2–4 – полукружные каналы; 5 – круглый мешочек; 6 – эндолимфатический канал; 7 – полый выступ круглого мешочка – лагена; 8 – слуховые чувствительные поля; 9 – отолиты.

У рыб специализированного слухового рецептора во внутреннем ухе нет. У рыб, земноводных и пресмыкающихся отсутствует и звукоорганизующая система – внешнее ухо. Звук они воспринимают всей поверхностью тела. Органами, воспринимающими колебания среды, у рыб

и личинок земноводных следует считать внутреннее ухо, боковую линию и клетки кожного анализатора. Слуховую функцию во внутреннем ухе выполняют отдельные волосковые клетки круглого мешочка и лагены – это рецептор давления. Они улавливают звуки, отдаленные на большие расстояния. Орган боковой линии – рецептор смещения – улавливает звуки вблизи их источника. Интенсивные звуки может воспринимать кожный анализатор. Обнаружено, что хрящевые рыбы воспринимают поверхностью тела звуковые колебания низких частот.

У костных рыб в восприятии звуков участвуют система полостей в черепе и плавательный пузырь. Например, у сельдеобразных звуковые колебания с поверхности тела передает трубчатый отросток плавательного пузыря, соприкасающийся с перепончатым лабиринтом. У карпообразных механизм иной: плавательный пузырь связан у них с перепончатым лабиринтом системой косточек – производных отростков передних позвонков (веберов аппарат). Полагают, что они действуют подобно слуховым косточкам млекопитающих.

У амфибий рецепторный аппарат внутреннего уха приобретает новообразования – сосочки. На границе между овальным и круглым мешочками располагается амфибиальный сосочек. Это оригинальная черта амфибий, несвойственная прочим наземным позвоночным. При его участии воспринимаются звуки в довольно узком диапазоне: 200–940 Гц. Полагают, что амфибиальный сосочек участвует у них и в системе водного восприятия звуков. Другой сосочек, базилярный, располагается в круглом мешочке вблизи лагены. Он воспринимает звуки в диапазоне 3–4 Гц – 1 кГц. Передача звуков на рецепторный аппарат внутреннего уха осуществляется у амфибий двумя путями: водным (через лимфатические мешки, венозную систему и эндолимфу внутреннего уха) и воздушным (через среднее ухо).

Внутреннее ухо рептилий по организации близко к амфибиям, за исключением отсутствующего амфибиального сосочка. В круглом мешочке замечен вырост, получивший название – кохлеарный канал (или улитка). В нем концентрируются волосковые клетки базилярного сосочка и лагены.

Во внутреннем ухе птиц, как и у рептилий, рецепторным органом является базилярный сосочек. Он располагается в выросте круглого мешочка – улитке, имеющей вид слабо изогнутой трубки (0,5 оборота). На ее дистальном конце расположена лагена. Волосковые клетки у птиц многообразны по форме. Они представлены тремя модификациями (высокие, низкие, скошенные) и отличаются строением, типографией и иннервацией. В улитке увеличены размеры овального и круглого окон.

Во внутреннем ухе млекопитающих улитка спирально закручена в 1–5 оборотов и полностью изолирована от вестибулярного аппарата.

У однопроходных она имеет 0,5 оборота и напоминает улитку у птиц. Оригинальной чертой млекопитающих считают постоянное число рецепторных клеток и одинаковый характер их размещения, независимо от специализации животного.

У наземных позвоночных образуется также среднее ухо, снабженное барабанной перепонкой и слуховыми косточками. В этот орган преобразуются: IV жаберная щель – брызгальце и участок IV висцеральной дуги – подвесок (гиомандибуляре). Снаружи полость среднего уха ограничена тонкой мембраной – барабанной перепонкой. Она образована листком соединительной ткани и прикрыта с поверхности кожей (у амфибий, многих ящериц). Через широкое отверстие или через канал (евстахиева труба) эта полость соединяется с глоткой. Гиомандибуляре теряет роль подвеска челюстей и превращается в столбчатую косточку – стремечко (*stapes*, или *columella*). Расширенный в виде подошвы конец стремечка упирается в овальное окно слуховой капсулы и передает колебания барабанной перепонки на систему: перилимфатический проток – базилярная мембрана – лагена. Таким путем звук из воздушной среды передается на жидкость внутреннего уха. У млекопитающих в среднем ухе формируется три слуховые косточки – молоточек, наковальня и стремечко, гомологи соответственно квадратной, сочленовной костей и подвеска. Считается, что система косточек эффективнее предохраняет внутреннее ухо от нагрузок при быстрых изменениях интенсивности звуков. Нарушения в системе косточек не ведут к полной потере слуха. В этом случае звуковые колебания к внутреннему уху поступают через прилежащие кости черепа.

У видов, обладающих эхолокацией и воспринимающих ультразвуки (землеройки, летучие мыши, некоторые грызуны, зубатые киты), между молоточком и наковальней появляется дополнительный рычаг, а молоточек жестко присоединяется к барабанной перепонке. Это повышает жесткость системы и улучшает восприятие и проведение специфических сигналов.

У гаттерий и змей среднее ухо полностью редуцировано. Исчезновение его, как правило, связано с ползающим и роющим образом жизни.

У рептилий, птиц и млекопитающих формируется наружное ухо. У многих рептилий оно представлено наружным слуховым проходом. Он защищает барабанную перепонку, в нем поддерживаются постоянная температура и давление. Развитость этого канала меняется у рептилий в широких пределах. Наиболее хорошо наружный слуховой проход оформлен у крокодилов и некоторых гекконов. Кольцевые мышцы позволяют сужать и перекрывать наружное отверстие. Слуховой проход хорошо обозначен у ящериц, укрывающихся в тесных убежищах, под камнями, в узких щелях – сцинки, золотистая мабуя,

полосатый гологлаз. У ящериц, пользующихся просторными убежищами среди крупных камней, в трещинах скал, между корнями деревьев, слуховой проход или слегка обозначен, или неразвит вовсе (агамы, скальные ящерицы). У змей он отсутствует.

Наружное ухо оформлено у птиц в короткий и сложный по рельефу наружный слуховой проход с расположенными у входа кожными складками, валиками и ушными птерлиями. Выделяют несколько морфофункциональных типов наружного уха: 1) рупорный (совы, луны, козодои), обладающий высокой акустической чувствительностью к пространственному анализу звуков низкой интенсивности; 2) рефракторный (воробьиные птицы), имеющий широкий диапазон акустических возможностей; 3) водозащитный, сформировавшийся у плавающих птиц в связи с необходимостью защищать барабанную перепонку от воды; у этих птиц (*Gaviformes*, *Podicipediiiformes*, *Alciformes*) нет кожных складок, наружное отверстие уменьшено и прикрыто перьями; 4) универсальный тип, характерный для *Columbiformes*, *Galliformes*, *Gruiformes*, – полагают, что слабое развитие звукового общения не требует у этих птиц чуткого специализированного слуха, отверстие мало, кожные складки отсутствуют, валики выражены плохо.

Наружное ухо у наземных млекопитающих включает слуховой проход и ушную раковину, форма и подвижность которой сильно варьируют. Животное «настораживает» уши благодаря мускулатуре, обслуживающей ушные раковины. Наружное ухо – орган многофункциональный: с его помощью животное улавливает звуки, осуществляет терморегуляцию, демонстрирует эмоциональное состояние. У полуводных (например, ластоногих) ушные раковины укорачиваются, а специальные кожные выросты при нахождении зверя под водой закрывают ушной проход. У настоящих тюленей раковина редуцируется, а слуховой проход имеет коленообразный изгиб. У дельфинов ушная раковина редуцирована, а слуховой проход замкнут и заполнен воздухом, однако это не мешает им хорошо слышать.

Все эти преобразования обеспечивают возможность слуха в воздушной среде, отличающейся более слабой звукопроводимостью. У первичноводных позвоночных имеются специальные сейсмочувствительные кожные органы боковой линии. Они служат преимущественно для восприятия слабых колебаний и токов воды. У круглоротых и живущих в воде амфибий эти органы представляют собой лежащие на поверхности или в мелких ямках утолщения эктодермы, в которых среди опорных клеток лежат грушевидные чувствующие клетки: их выдающиеся над поверхностью части снабжены щетинками, а основания оплетены концевыми окончаниями боковой ветви блуждающего нерва (рис. 9, В). Эти органы располагаются в 1–3 продольных ряда на боковой поверхности тела и в несколько рядов, иногда в виде

сложной сети на голове.

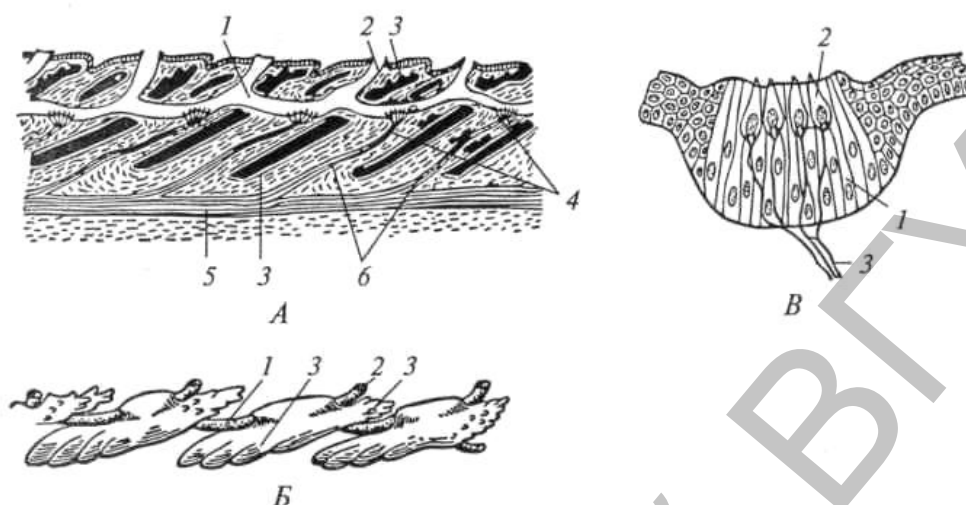


Рис. 9. Схема органа боковой линии костистой рыбы (А, Б) и амфибии (В):

А, Б: 1 – канал; 2 – наружные отверстия канала; 3 – чешуя; 4 – рецепторы боковой линии; 5 – боковая ветвь блуждающего нерва; 6 – ответвление нерва, идущее к органу боковой линии. В: 1 – опорные клетки; 2 – чувствующие клетки; 3 – нерв.

У рыб в толще кожи образуются каналы, открывающиеся наружу специальными отверстиями; у костистых рыб эти отверстия пронизывают чешуи и покровные кости (рис. 9). У рыб встречаются и отдельные органы боковой линии, лежащие на поверхности кожи. У наземных позвоночных органы боковой линии исчезают.

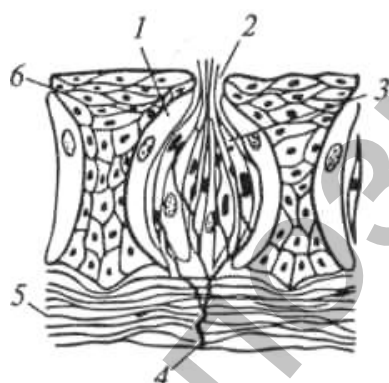


Рис. 10. Вкусовая почка ротовой полости

млекопитающего:

1 – опорная клетка;
2 – вкусовая пора;
3 – рецепторная клетка;
4 – вкусовое нервное волокно; 5 – соединительная ткань; 6 – многослойный эпителий.

Органами вкуса у позвоночных служат вкусовые почки, представляющие скопление чувствующих и опорных клеток. Основания чувствующих клеток оплетаются концевыми окончаниями нервов (лицевого, а у млекопитающих еще и языкоглоточного) (рис. 10). Вкусовые почки у рыб есть в пищеводе, глотке и ротовой полости, а также на губах, усиках, иногда на плавниках и других участках тела, у остальных позвоночных они сосредоточены в ротовой области, преимущественно на языке и иногда в начальной части глотки.

Позвоночные различают четыре основных вкусовых качества: горькое, соленое, кислое, сладкое. Рецепция вкуса происходит

путем распознавания молекул и ионов в жидкой среде: кислот – как кислое, хлоридов – как соленое, ощущение горького вызывается алкалоидами, ощущение сладкого – сахарами и спиртами.

Органы осязания. Восприятие тактильных, химических, электрических (электромагнитных), температурных и других раздражений обеспечивается наличием свободных окончаний чувствующих нервов по всей поверхности кожи.

Механическая чувствительность. В плавниках хрящевых рыб осязательные тельца реагируют на синусоидальное механическое раздражение. У бесхвостых амфибий органы осязания разбросаны по всему телу. У чешуйчатых рептилий осязательные тельца располагаются на заднем крае каждой чешуйки и прикрыты тонким слоем эпидермиса. Кожные рецепторы змей воспринимают вибрацию субстрата. У птиц осязательная чувствительность обеспечивается восковицей, поверхностью языка, а также участками кожи, расположенными в основании перьевого покрова. Осязательную функцию несут и нитевидные перья, сигнализируя о нарушениях перьевого покрова.

У млекопитающих осязательные тельца обнаружены на участках кожи, лишенных волос, и во влагиалищах разных типов волос. Кожа сигнализирует о боли, прикосновении, тепле, холоде. Разные *тактильные рецепторы* отличаются у зверей тонкостью и скоростью адаптации. В подушечках лап кошки обнаружено три типа механорецепторов. Наиболее совершенную осязательную систему представляют *вибриссы*. Их волосяные сумки иннервируются ветвями тройничного нерва и снабжены поперечно-полосатой мускулатурой. Чаще они расположены на голове в виде усов и бровей. Вибриссы значительно расширяют возможности животного в восприятии окружающей среды. Они реагируют не только на прикосновения, но и на колебание воздуха. У норников вибриссы разбросаны по всему телу.

Тактильные рецепторы, кроме кожи, присутствуют у позвоночных в скелетных мышцах (рецепторы мышечного веретена и сухожилия создают «мышечное чувство»). Они передают в центральную нервную систему сигналы о степени сокращения или растяжения мышц, информируют о положении частей тела в пространстве. Механическая рецепция есть на языке, в кишечнике, в кровеносных сосудах и других органах.

Другие виды кожной чувствительности. Наряду с тактильными рецепторами в коже позвоночных находятся терморецепторы. Считают, что у акул и скатов эту функцию выполняют лежащие на поверхности головы ампулы Лоренцини.

У ямкоголовых змей, охотящихся на теплокровных животных, на

переднем конце головы есть углубления – лицевые ямки (рис. 11). Наружная камера каждой ямки имеет на дне пленку с подстилающей воздушной подушкой (внутренней камерой).

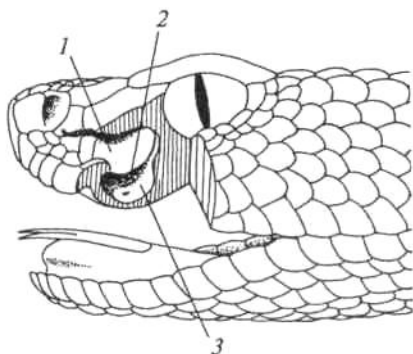


Рис. 11. Термолокатор на голове гремучей змеи:

- 1 – наружная камера;
- 2 – перепонка;
- 3 – внутренняя камера.

лены свободными (голыми) нервными окончаниями, некоторые из них инкапсулированы. Тепло и холод воспринимаются в коже разными рецепторами. Замечено, что холодовые рецепторы лежат ближе к поверхности кожи и более многочисленны.

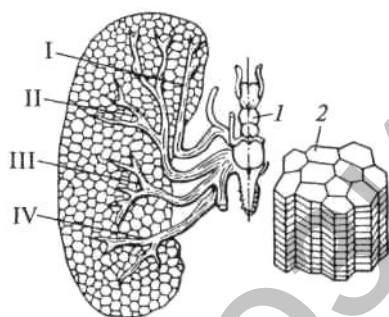


Рис. 12. Схема строения электрического органа ската:

- I–IV – электрические нервы;
- 1 – электрические доли головного мозга;
- 2 – электрические столбики, сложенные пластинами (электроплаками).

ются или поперечно-полосатые мышцы, или нервномышечные комплексы (рис. 12).

В результате образуются многочисленные пластины – электроплаксы, между которыми возникают разности потенциалов: скат генерирует напряжение до 200 В, электрический угорь – свыше 500 В.

Эти органы воспринимают инфракрасные излучения теплокровных животных с длиной волны 0,5–2 мкм. Полагают, что лицевые ямки чувствительны к легкому повышению температуры. Чувствительность их достигает в темноте до 0,001°C. У удавов эти органы располагаются в верхней части головы. Иннервируются лицевые ямки ветвями тройничного нерва.

Терморепрепторы в коже млекопитающих в большинстве случаев представ-

Наконец, среди органов чувств есть органы специфической рецепции, в том числе генерирующие и воспринимающие электрический ток (электрорецепция), воспринимающие магнитное поле Земли. У относительно небольшого числа морских и пресноводных рыб, таких, как скаты рода *Torpedo*, южно-американский электрический угорь, африканский электрический сом, пресноводные тропические рыбы рода *Gymnotus*, развиваются специальные органы, способные генерировать электрический ток. Электрические органы участвуют в обездвиживании добычи, защите от врагов. Считается, что у них в электрические органы преобразу-

Магнитная рецепция – малоизученная область. Участок черепа с магнитными свойствами обнаружен у обыкновенного дельфина. У птиц областью, воспринимающей магнитное поле Земли, считают эпифиз промежуточного мозга. Птицы используют этот механизм при навигации.

Контрольные вопросы

1. *Общая классификация органов чувств.*
2. *Орган обоняния. Разнообразие строения у разных классов. Механизмы омывания и вентиляции. Преобразования при становлении тетрапод.*
3. *Развитие внутреннего уха. Строение перепончатого лабиринта.*
4. *Среднее и наружное ухо наземных позвоночных.*
5. *Глаз. Эмбриогенез. Строение производных глазного бокала. Слои сетчатки. Оптические компоненты глаза. Механизмы аккомодации. Глазоподобные образования эпиталамуса.*
6. *Боковая линия.*
7. *Органы осязания. Различные виды кожной чувствительности.*

ЛИТЕРАТУРА

1. Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных животных: в 2 т. – М.: Мир, 1992.
2. Держинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. – М.: ЧеРо, 1998.
3. Константинов В.М., Шаталова С.П. Сравнительная анатомия позвоночных. – М.: Изд. «Академия», 2005.
3. Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии. – М.: Советская наука, 1947.
4. Наумов Н.П., Карташев Н.Н. Зоология позвоночных: в 2 т. – М.: Высшая школа, 1979.

Репозиторий ВГУ