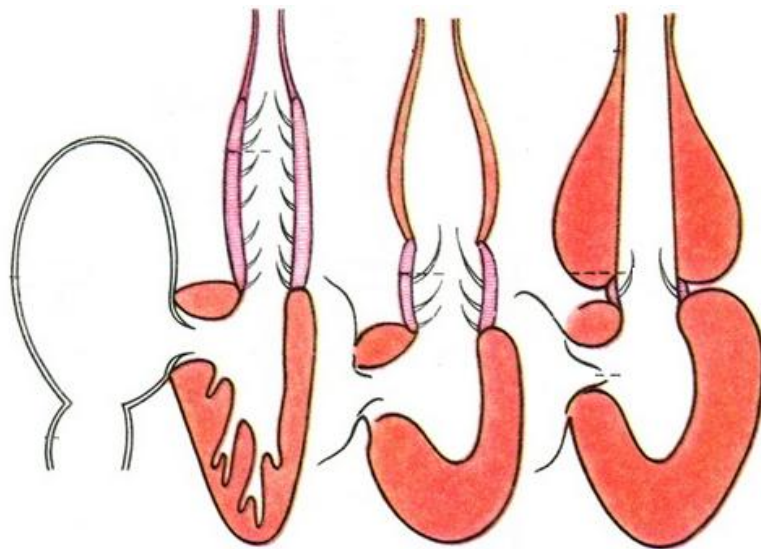


Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Нижегородская государственная медицинская академия
Министерства здравоохранения
Российской Федерации»

Калашников И.Н., Щербатюк Т.Г.

ФИЛОГЕНЕЗ СИСТЕМ ОРГАНОВ ХОРДОВЫХ ЖИВОТНЫХ

Учебное пособие



Нижний Новгород
2017

Авторы:

Калашников И.Н. – кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры биологии Нижегородской государственной медицинской академии;

Щербатюк Т.Г. – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биологии Нижегородской государственной медицинской академии.

Рецензенты:

- 1) Веселов А.П. – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биохимии и физиологии Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, Национального исследовательского университета.
- 2) Старцева Н.А. – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и зоологии Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, Национального исследовательского университета.

Учебное пособие охватывает информацию о филогенезе всех систем органов хордовых животных, а именно кожных покровов, скелета, пищеварительной, дыхательной, кровеносной, выделительной и нервной.

Учебное пособие по филогенезу систем органов хордовых животных может быть использовано студентами биологических факультетов университетов. Данное пособие подготовлено в соответствии с федеральным государственным образовательным стандартом высшего образования и предназначено для обучающихся по основным профессиональным образовательным программам высшего образования – программам специалитета "Лечебное дело, "Педиатрия", Медико-профилактическое дело", "Стоматология".

Содержание

Введение.....	6
1. Краткая характеристика и систематика хордовых.....	7
2. КОЖНЫЕ ПОКРОВЫ.....	9
2.1 Кожные покровы ланцетника.....	9
2.2 Кожные покровы миноги.....	10
2.3 Кожные покровы рыб.....	10
2.4 Кожные покровы амфибий.....	12
2.5 Кожные покровы рептилий.....	13
2.6 Кожные покровы птиц.....	14
2.7 Кожные покровы млекопитающих.....	15
2.8 Основные направления эволюции кожных покровов хордовых животных.....	18
2.9 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития кожных покровов у человека.....	18
3. СКЕЛЕТ.....	20
3.1 Скелет ланцетника.....	20
3.2 Скелет миноги.....	21
3.3 Скелет рыб.....	21
3.3.1 Скелет хрящевых рыб.....	22
3.3.2 Скелет костных рыб.....	26
3.4 Скелет амфибий.....	31
3.5 Скелет рептилий.....	36
3.6 Скелет птиц.....	41
3.7 Скелет млекопитающих.....	45
3.8 Основные направления эволюции черепа и скелета конечностей хордовых животных.....	51
3.9 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития скелета у человека.....	51
4. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА.....	55
4.1 Пищеварительная система ланцетника.....	55
4.2 Пищеварительная система миноги.....	55

4.3 Пищеварительная система рыб.....	56
4.4 Пищеварительная система амфибий.....	58
4.5 Пищеварительная система рептилий.....	60
4.6 Пищеварительная система птиц.....	61
4.7 Пищеварительная система млекопитающих.....	63
4.8 Основные направления эволюции пищеварительной системы хордовых животных.....	65
4.9 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития пищеварительной системы у человека.....	66
5. ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА.....	68
5.1 Дыхательная система ланцетника.....	68
5.2 Дыхательная система миноги.....	69
5.3 Дыхательная система рыб.....	70
5.4 Дыхательная система амфибий.....	72
5.5 Дыхательная система рептилий.....	73
5.6 Дыхательная система птиц.....	74
5.7 Дыхательная система млекопитающих.....	76
5.8 Основные направления эволюции жаберного и лёгочного дыхания хордовых животных.....	77
5.9 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития дыхательной системы у человека.....	78
6. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА.....	79
6.1 Кровеносная система ланцетника.....	79
6.2 Кровеносная система миноги.....	80
6.3 Кровеносная система рыб.....	82
6.4 Кровеносная система амфибий.....	84
6.5 Кровеносная система рептилий.....	86
6.6 Кровеносная система птиц.....	89
6.7 Кровеносная система млекопитающих.....	91
6.8 Эволюция артериальных дуг позвоночных животных.....	93
6.9 Основные направления эволюции кровеносной системы хордовых животных.....	95

6.10 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития кровеносной системы у человека.....	95
7. ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА.....	97
7.1 Строение нефрона.....	98
7.2 Эмбриональные поколения почек.....	99
7.3 Выделительная система ланцетника.....	102
7.4 Выделительная система миноги.....	103
7.5 Выделительная система рыб.....	103
7.6 Выделительная система амфибий.....	104
7.7 Выделительная система рептилий.....	105
7.8 Выделительная система птиц.....	105
7.9 Выделительная система млекопитающих.....	106
7.10 Взаимосвязь выделительной и половой систем.....	106
7.11 Основные направления эволюции выделительной системы хордовых животных.....	108
7.12 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития выделительной и половой систем у человека.....	109
8. НЕРВНАЯ СИСТЕМА.....	110
8.1 Нервная система ланцетника.....	112
8.2 Нервная система миноги.....	112
8.3 Нервная система рыб.....	114
8.4 Нервная система амфибий.....	115
8.5 Нервная система рептилий.....	116
8.6 Нервная система птиц.....	118
8.7 Нервная система млекопитающих.....	119
8.8 Основные направления эволюции нервной системы хордовых животных.....	122
8.9 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития нервной системы у человека.....	122
Контрольные вопросы.....	125
Тестовые задания	127
Рекомендуемая литература.....	130

ВВЕДЕНИЕ

Исследование преобразований сходных органов у различных животных составляет предмет сравнительной анатомии. Путём синтеза сравнительная анатомия создаёт ряды форм, позволяющие проследить шаг за шагом постепенные изменения строения органов.

Главный метод сравнительной анатомии – метод сравнения, позволяет установить большее или меньшее сходство между органами различных животных и даёт возможность проследить постепенные их преобразования. В настоящее время сравнительная анатомия не довольствуется изучением одних взрослых организмов, но проводит детальное сравнение на всех стадиях их индивидуального развития. Таким образом, сравнительная анатомия сливается со сравнительной эмбриологией в единую науку.

Установление гомологии органов и изучение их преобразований в ряду животных, т.е. построение сравнительно-анатомических рядов форм, не является конечной целью, а оказывается лишь средством для выяснения родственных отношений, и таким образом, средством для изучения истории организмов, т.е. их **филогенеза**.

1. Краткая характеристика и систематика хордовых

Существование типа Chordata было обосновано известным русским зоологом А.О. Ковалевским, который изучая онтогенез оболочников и бесчерепных, установил принципиальное сходство их организации с позвоночными животными. Название типа хордовые предложено Бэллом в 1878 г. Сейчас тип хордовые принимают в следующем объёме (за исключением вымерших групп).

Тип Chordata

- Подтип 1. Бесчерепные – Acrania
 - Класс Головохордовые – Cephalochordata
- Подтип 2. Оболочники (личинокхордовые) – Tunicata seu Urochordata
 - Класс Асцидии – Ascidae
 - Класс Сальпы – Salpae
 - Класс Аппендикулярии – Appendiculariae
- Подтип 3. Позвоночные, или черепные – Vertebrata seu Craniota
- Раздел Бесчелюстные – Agnatha
 - Класс Круглоротые – Cyclostomata
- Раздел Челюстноротые – Gnathostomata
 - Первичноводные – Anamnia
 - Надкласс Рыбы – Pisces
 - Класс Хрящевые рыбы – Chondrichthyes
 - Класс Костные рыбы – Osteichthyes
 - Надкласс Четвероногие – Tetrapoda
 - Класс Земноводные, или амфибии – Amphibia
 - Первичноземные – Amniota
 - Класс Пресмыкающиеся, или рептилии – Reptilia
 - Класс Птицы – Aves
 - Класс Млекопитающие – Mammalia

К типу хордовые относятся около 43 тыс. современных видов, распространённых по всему земному шару. Внешний облик хордовых очень разнообразен. Различны и размеры: от аппендикулярий длиной в несколько миллиметров до китов, достигающих 30 м длины и массы 150 т.

Несмотря на огромное разнообразие для всех представителей типа хордовые характерны общие черты организации, не встречающиеся у представителей других типов:

- 1) Наличие в течение всей жизни или на одной из фаз развития спинной струны – хорды, играющей роль внутреннего осевого скелета.

- 2) Центральная нервная система имеет форму трубки, внутренняя полость которой называется невроцелем.
- 3) Передний отдел пищеварительной трубки – глотка – пронизан открывающимися наружу жаберными отверстиями и выполняет две функции: участка пищеварительного тракта и органа дыхания. У водных позвоночных развиваются специализированные органы дыхания – жабры, а у наземных специфические органы воздушного дыхания – лёгкие.
- 4) Пульсирующий отдел кровеносной системы – сердце – расположен на брюшной стороне тела, под хордой и пищеварительной трубкой.

Помимо этих типичных признаков хордовым животным свойственны и некоторые другие особенности, встречающиеся и у других типов.

2. КОЖНЫЕ ПОКРОВЫ

Кожа у хордовых развивается из трех эмбриональных источников. Из эктодермы формируется эпидермис, дающий также твердые роговые образования кожи и кожные железы. Мезодермальный компонент – дерматом сомита – формирует кориум и его твердые образования. Наконец, присущий позвоночным (но не оболочникам и бесчерепным) нервный гребень (ганглионарная пластинка) образует пигментные клетки и одонтобласты.

У позвоночных животных всегда ясно различимы оба слоя кожи:

- 1) верхний, эктодермальный – эпидермис;
- 2) нижний, мезодермальный – кориум.

Эпидермис позвоночных всегда имеет вид многослойного эпителия, нижний слой которого состоит из цилиндрических клеток, сохраняющих до известной степени эмбриональный характер. У наземных позвоночных эпидермис дифференцируется на два слоя:

- 1) нижний, содержащий неизменные клетки – мальпигиев слой;
- 2) верхний – роговой слой.

2.1 Кожные покровы ланцетника

Бесчерепные обладают однослойным эпидермисом с редкими одноклеточными железами, кориум у них студенистый, бедный клетками.



Рис.1. Внешнее строение и покровы ланцетника

Кожа ланцетника образована однослойным эпителием (эпидермисом) и подстилающим его тонким слоем студенистой соединительной ткани – кориумом. Выделения эпидермальных желёз образуют тонкую

поверхностную плёнку (кутикулу из мукополисахаридов), предохраняющую нежную кожу от повреждений частицами грунта.

2.2 Кожные покровы миноги

У круглоротых, как и у всех остальных позвоночных, имеется многослойный эпидермис, в котором разбросаны одноклеточные железы нескольких категорий.

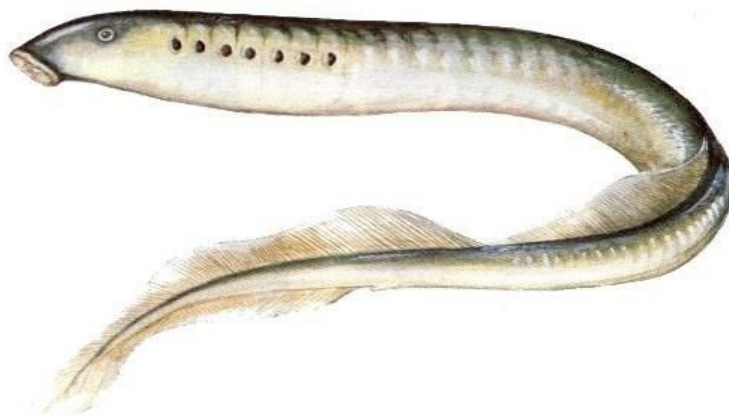


Рис.2. Внешний вид миноги

У миноги их настолько много, что эпидермис превращен в сплошной слизистый слой. Кориум содержит слои коллагеновых волокон. У вымерших щитковых были развиты твердые образования кориума. Также у миноги пигментные клетки не проникают внутрь кожи, а образуют сплошной слой, подстилающий ее изнутри.

2.3 Кожные покровы рыб

У рыб клетки эпидермиса еще более разнообразны. Они постепенно изменяются, перемещаясь от самого глубокого росткового слоя к поверхности; здесь многие из них некоторое время остаются живыми в роли уплощенных кроющих клеток, а затем гибнут и опадают. Часть клеток преобразуется в одноклеточные железы – слизистые и серозные (белковые), в том числе, ядовитые. Встречаются скопления одноклеточных желез, напоминающие сложные железы тетрапод (ядовитые железы, светящиеся органы). Известны случаи ороговения эпидермиса (например, у илистого

прыгуна). В кориуме четко выражены слои коллагеновых волокон, имеются пигментные клетки и твердые образования – чешуи, которые у представителей относительно примитивных групп формируются при участии эпидермиса.

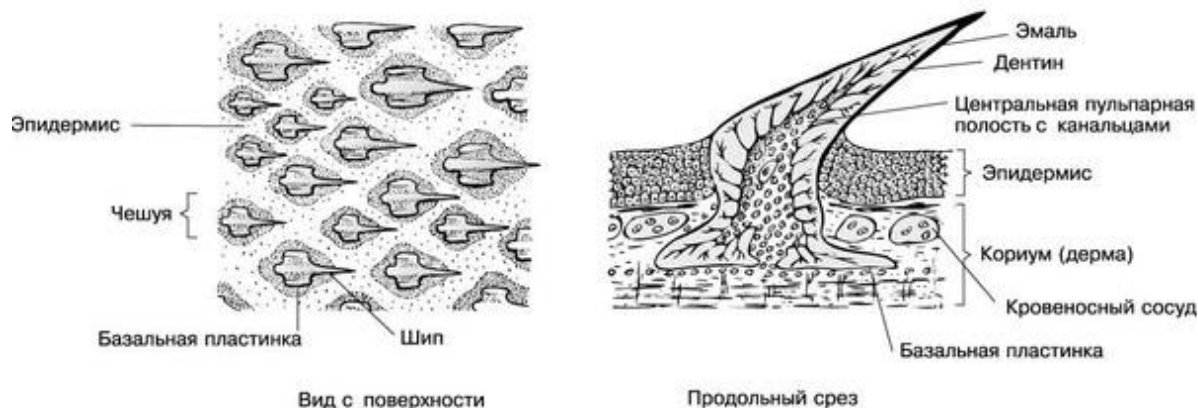


Рис.3. Плакоидная чешуя акулы

У хрящевых рыб (т.е. акул и скатов) чешуя *плакоидная*, каждая чешуйка представляет собой округлую пластинку остеодентина, на которой возвышается зубец, направленный назад (рис.3). Зубец снаружи покрыт тонким слоем эмали, который выделяет не кориум, а эпидермис. Плакоидная чешуя гомологична зубам всех позвоночных; заходя в рот, плакоидные чешуи превращаются в зубы у акул и скатов.

У всех современных костистых рыб имеются *костные чешуи*. Они состоят из простой, обычно круглой и тонкой пластины костного вещества, лежащей в кориуме. Обычно такие чешуи помещаются в кожных складках и черепицеобразно налегают друг на друга, так что снаружи виден только задний край каждой чешуи (рис.4).

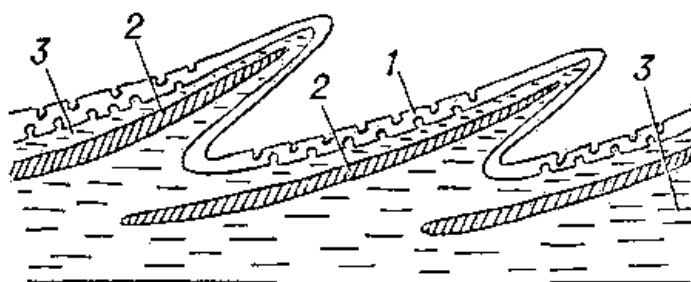


Рис.4. Строение костной чешуи рыб. 1 – богатый железистыми клетками эпидермис; 2 – костная чешуя; 3 – соединительнотканый слой.

2.4 Кожные покровы амфибий

У земноводных эпидермис после метаморфоза ороговевает, но, как правило, имеет лишь один слой ороговевших клеток (за исключением мозолей и колпачков на концах пальцев) (рис.5). Одноклеточные железы (так называемые лейдиговы) встречаются только у личинок, поскольку позже слой ороговевших клеток препятствует их секреции.

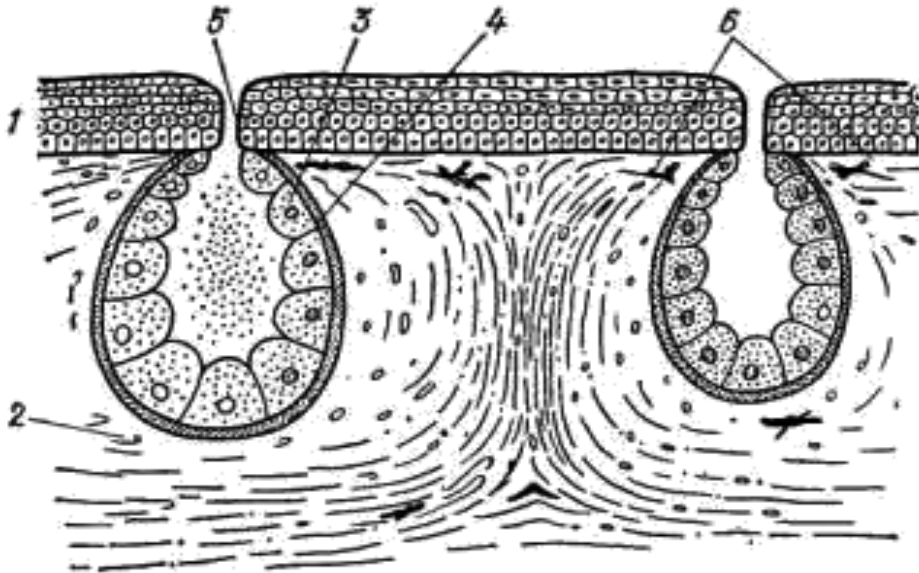


Рис.5. Схема строения кожи лягушки (разрез). 1 – эпидермис; 2 – кориум; 3 – железистые клетки кожной железы; 4 – мускульный покров железы; 5 – выводной проток кожной железы; 6 – пигментные клетки

Взрослым присущи в изобилии многоклеточные, сложные железы в виде ампул с двухслойными стенками; внутренний слой секреторный, внешний – мышечный. Кориум большинства современных амфибий свободен от твердых образований. Возможно, кожные чешуи утрачены из-за необходимости кожного дыхания; оно компенсирует недостаточную эффективность легочного дыхания, обусловленную отсутствием грудной клетки. Остатки чешуй известны у безногих амфибий – червяг. Здесь они представлены специфическими мелкими пластинками в кольцевых складках кожи. Некоторые из древних примитивных амфибий, стегоцефалов, обладали так называемыми брюшными ребрами – вытянутыми покровными окостенениями на вентральной стороне туловища, возникшими в результате

слияния чешуй рыбообразных предков. Коллагеновые волокна расположены в кориуме современных амфибий четкими слоями.

2.5 Кожные покровы рептилий

Кожные покровы рептилий значительно более толстые, чем у амфибий, и, в отличие от них, сухие (рис.6).

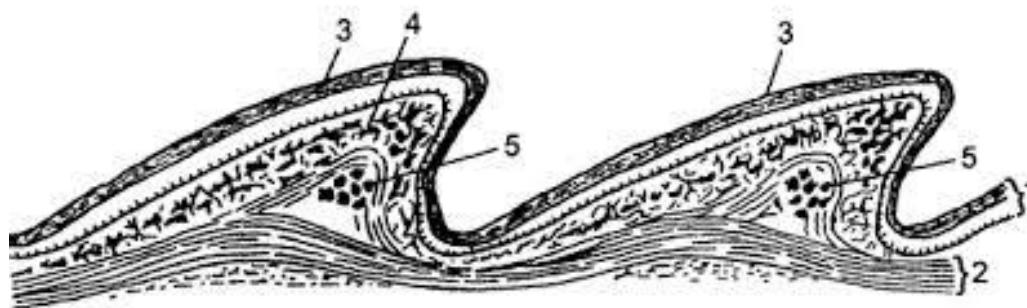


Рис.6. Продольный разрез через кожу ящерицы. 1 – эпидермис; 2 – собственно кожа; 3 – роговой слой; 4 – пигментные клетки; 5 – кожные окостенения.

У рептилий под влиянием требований защиты и благодаря снятию необходимости кожного дыхания (в связи с установлением реберного дыхания) наступило мощное ороговение эпидермиса, который у многих видов формирует утолщения – чешуи. Слой линьки может отсутствовать, например, у черепах, и тогда ороговевшие клетки не сбрасываются периодически, а пожизненно накапливаются в виде толстого пласта. У обладателей слоя линьки последний не отщепляется от нижележащего, а разрушается, оставляя на его поверхности полуороговевшие внутриклеточные структуры. Кожные железы рептилий секретируют жирный или даже сухой (порошкообразный) материал; желез, выделяющих водные растворы, как у амфибий, у них нет. Кориум образован слоями коллагеновых волокон; нередко имеются остеодермы – вторичные кожные окостенения, более молодые, нежели рыбы кожные чешуи (у черепах, крокодилов, многих ящериц). Брюшные ребра гаттерии и крокодилов, как и у стегоцефалов, – производные чешуй рыбообразных предков. То же относится к брюшному щиту панциря черепах (пластрону).

2.6 Кожные покровы птиц

У птиц эпидермис в принципе близок по строению к таковому рептилий (роговые чешуи цевки и пальцев, рамфотека клюва, когти). Кожных желез мало (копчиковая, серные железы в слуховом проходе куриных), как и у рептилий, они не выделяют водных растворов. Кориум характерен хаотическим переплетением коллагеновых волокон.

У птиц тело покрыто роговыми образованиями сложного строения – перьями. Наиболее крупные и сложные контурные перья состоят из прочной оси, поддерживающей лёгкую пластинку сложного строения опахало. Основание оси образовано полым внутри цилиндром – очин, конец которого погружён в мешочек кожи (сумку). Остальная часть ствола представляет собой стержень, несущий по бокам по ряду тонких пластинчатых веточек – бородок, несущих в свою очередь на обращённых друг к другу сторонах веточки второго порядка, или бородочки; последние снабжены крючочками, посредством которых все бородочки прочно между собой сцеплены, образуя одну цельную пластинку (опахало) (рис.7).

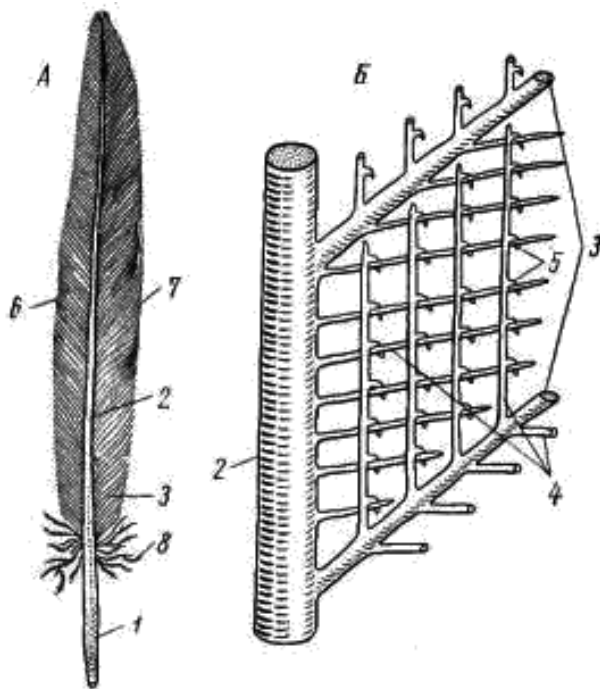


Рис.7. Строение махового пера птицы. А – общий вид, Б – схема строения опахала.
1 – очин, 2 – стержень, 3 – бородки, 4 – бородочки, 5 – крючочки, 6 – наружное опахало, 7 – внутреннее опахало, 8 – пуховая часть опахала.

Перо такого устройства оказывается воздухоупорным образованием, соединяющим в себе значительную прочность и упругость с необычайной лёгкостью – свойства, весьма важного для полёта.

2.7 Кожные покровы млекопитающих

Кожные покровы устроены сложно, что связано с их участием в терморегуляции. Ороговевший эпидермис состоит из нескольких слоёв, самый наружный – роговой, образованный мёртвыми клетками, заполненными кератогиалином, постепенно отпадает в виде чешуек или более крупных лоскутов. Восстановление клеточной популяции идёт за счёт самого глубокого мальпигиевого слоя, в котором находятся постоянно делящиеся стволовые клетки. Производными эпидермиса являются многие структуры: волосы, когти, ногти, копыта, рога (за исключением рогов оленей, которые имеют мезодермальное происхождение), иглы.

Если для рептилий характерен покров из роговых чешуй, для птиц – покров из перьев, то для млекопитающих не менее характерен волосяной покров, служащий, прежде всего, для защиты тела животного от потери тепла. Волосы – тоже роговые образования довольно сложного строения (рис.8).

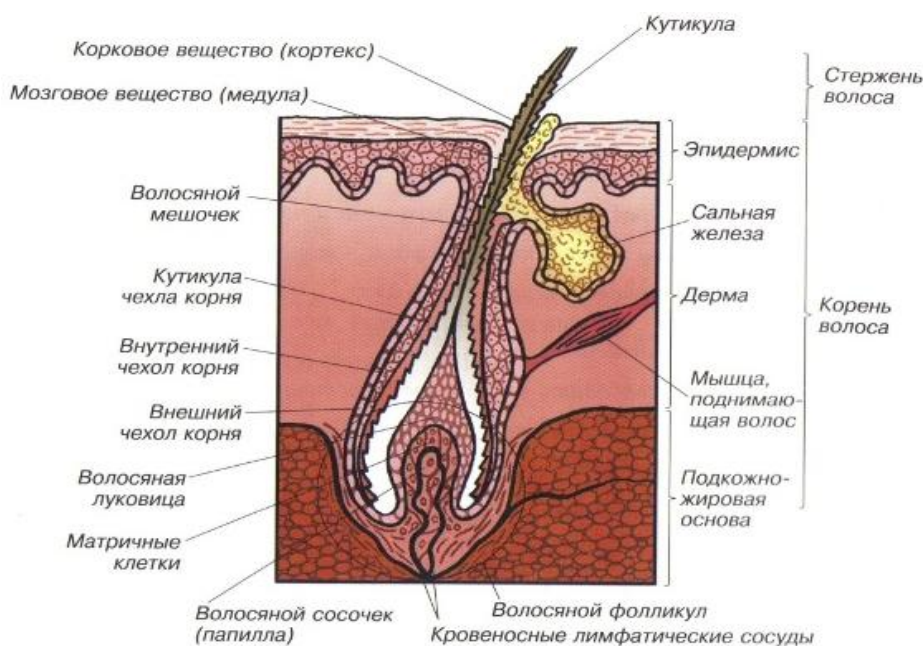


Рис.8. Строение волоса млекопитающих

В волосе различают нижнюю, сидящую глубоко в коже вздутую часть – луковицу и выступающий наружу длинный цилиндрический стержень. Нижняя часть волоса и луковица, образующие вместе «корень» волоса, сидят в «сумке», состоящей из наружной соединительнотканной части и внутреннего эпидермического влагалища. В промежуток между волосом и его влагалищем открываются протоки сальных желёз, служащих для смазывания поверхности волоса. Луковица волоса состоит из индифферентных клеток, путём размножения которых волос непрерывно растёт. В луковицу вдаётся богатый сосудами сосочек кориума, служащий для питания растущего волоса. Стержень волоса состоит из следующих частей:

- 1) наружной кожицы из плоских черепицеобразных налегающих друг на друга клеток;
- 2) коркового вещества, в котором клетки вытянуты вдоль оси волоса;
- 3) сердцевинного вещества, клетки которого вытянуты поперёк.

Для кожи млекопитающих характерно большое количество разнообразных желёз эктодермального происхождения. Основными являются потовые и сальные.

Потовые железы млекопитающих подразделяются на две категории. Особенно интересны *А-железы (апокриновые)*. Эти трубчатые железы открываются в волосяные сумки, реагируют на адреналин. Секреторные клетки далеко вдаются в просвет трубки, при секреции отшнуровывают капельки протоплазмы, в этом состоит специфика апокриновой секреции. Поэтому секрет А-желез богат по составу, может содержать даже жироподобные вещества. Примеры: красноватый пот бегемота, жиропот овец (с ланолином), "мыло" лошадей (оно содержит белки, поэтому его использование для терморегуляции расточительно). Белки апокринового пота, разлагаясь бактериями-симбионтами в волосяных сумках, дают пахучие вещества. Неповторимый набор белков и специфичная микрофлора обеспечивают строго индивидуальный запах. У человека эти железы

деградировали. Среди оставшихся есть специализированные: железы Молля на веках, серные железы в наружном слуховом проходе.

Млечные железы представляют собой специализированные производные потовых желёз. Никаких предшественников этих желёз у представителей предыдущих классов позвоночных не имеется. У однопроходных млечные железы связаны с волосами на млечных полях (сосков нет). У сумчатых волосы закладываются, затем исчезают, у плацентарных – даже не закладываются. Первоначальный зачаток соска в процессе развития выглядит как утолщение эктодермы, внедряющееся в глубину кориума и окруженное кожным валиком – так называемый сосковый карман. Различают два типа сосков – эверсионный (вывернутый), или истинный, возникающий из ткани кармана, и пролиферационный, или ложный, который формируется за счет размножения клеток валика. У человека, многих грызунов и хищных сосок развивается лишь из центральной части соскового кармана, а его периферия превращается в окружающее сосок красное пятно. У сумчатых сосков 4 ряда, до 25 штук (*Monodelphys*), у коалы – всего один. Известна лактация у самцов. Максимальное число сосков среди плацентарных, где они расположены в 2 ряда, – у тенреков – до 11 пар. Потовые *E-железы (экринные)* открываются в коже независимо от волос, реагируют на ацетилхолин. Их секреторные клетки не вдаются в просвет железы, эккриновая секреция осуществляется за счет фильтрации через мембраны. Эти железы распространены более узко, чем *A-железы*, на безволосых частях (например, на подошвах у кошек и собак). У человека доминируют по всему телу, используются для терморегуляции, поскольку выделяют "дешевый" пот – без белков (он содержит электролиты и мочевины). У млекопитающих также известны переходы между ороговением и секрецией. Например, сухой секрет выделяет препуциальная железа у ласки.

Сальные железы млекопитающих, как правило, открываются в волосяные сумки глубже апокриновых потовых желез. Они дают вещество

для смазки кожи и волос, поддерживающее эластичность кератина (пластификатор), а также фиксатор для пахучих меток, замедляющий испарение их летучих компонентов (возникающих при разложении апокринового пота). Примерами скопления таких желез могут служить характерная для многих жвачных предглазничная железа или "фиалковая" железа лисицы, расположенная над основанием хвоста.

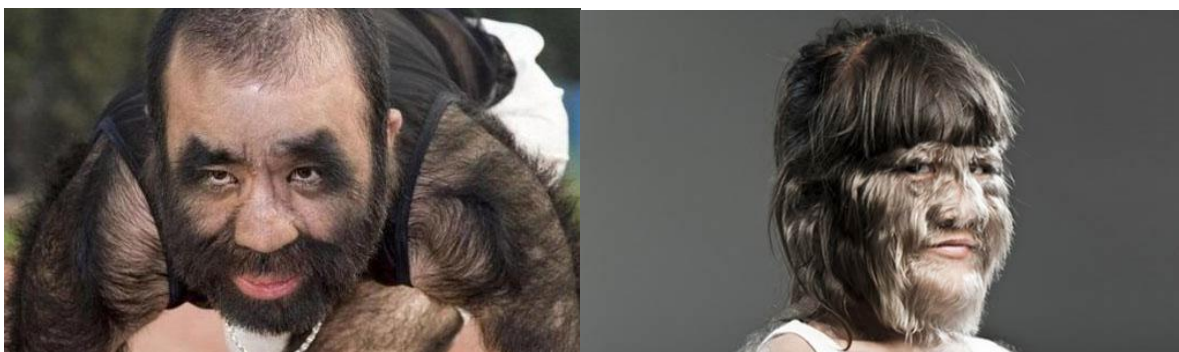
В кориуме млекопитающих коллагеновые волокна хаотически переплетены.

2.8 Основные направления эволюции кожных покровов хордовых животных

1. разделение покрова на эпидермис (наружный) и дерму (внутренний);
2. переход от однослойного эпидермиса к многослойному;
3. усложнение структуры дермы (появление кожных желез, которые являются производными эпидермиса);
4. возникновение подкожно-жировой клетчатки;
5. усложнение строения желез, появление потовых, млечных, сальных желез и других производных кожи.

2.9 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития кожных покровов у человека

1. гипертрихоз (избыточный рост волос на теле);



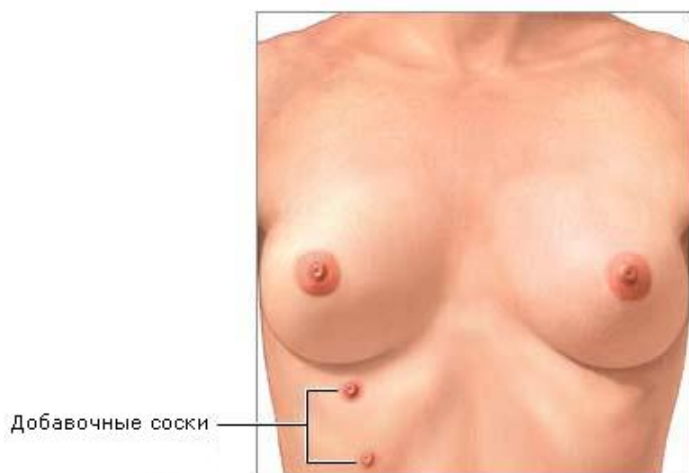
2. ихтиоз – чрезмерное развитие рогового слоя (в основе лежат мутации либо нарушения экспрессии генов, кодирующих различные формы кератина);



3. ангидрозная дисплазия (отсутствие потовых желёз);



4. полимастия (увеличение количества молочных желёз) и полителия (увеличение количества сосков)



Один из самых известных признаков недоношенности новорожденных – повышенное оволосение кожи. Вскоре после рождения избыточные волосы выпадают, а их фолликулы редуцируются.

Перечисленные отклонения в развитии кожных покровов человека отражают эволюционную связь человека с наиболее близкими предковыми формами – млекопитающими.

3. СКЕЛЕТ

Скелет позвоночных выполняет в жизни животных двойную функцию. С одной стороны он защищает животное и его органы от различных механических воздействий, с другой – служит опорной частью двигательной системы организма.

Скелет позвоночных животных состоит из трёх отделов:

1) *осевого скелета туловища*, представленного хордой и позвоночником;

2) скелета головы – *череп*, состоящего из осевого отдела – *нейрокраниума* (мозговой череп) и висцерального – *спланхокраниума* (челюстной и жаберный аппарат);

3) *скелет органов движения* – у рыб плавников, у наземных позвоночных скелета передних и задних конечностей и их поясов.

3.1 Скелет ланцетника

У бесчерепных скелет представлен лишь хордой, окружённой бесклеточной, студенистой тканью, и плотными волокнистыми тяжами, поддерживающими плавники и жаберные щели.

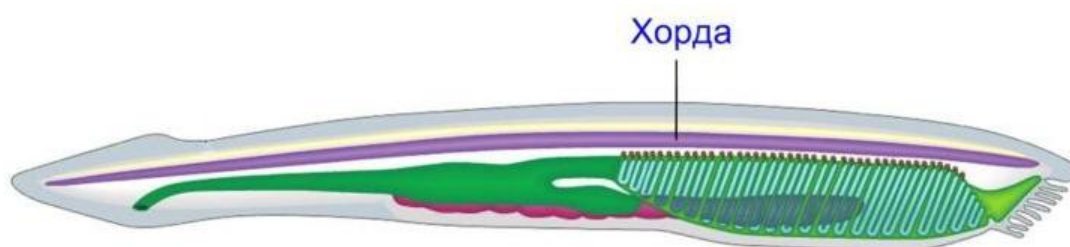


Рис.9. Расположение хорды у ланцетника

Хорда представляет собой веретеновидную тонкостенную трубку, наполненную полужидким содержимым. Стенки трубки – оболочки хорды – образованы преимущественно кольцевыми волокнами, что даёт ей легко изгибаться.

3.2 Скелет миноги

У круглоротых скелет сохраняет наиболее примитивное состояние. Скелет туловища, так же как и у ланцетника, представлен хордой, одетой плотным соединительнотканым футляром с зачаточными хрящевыми верхними дужками. Лишь слабо намечается разделение осевого скелета на туловищный и хвостовой отделы. Парных плавников нет, а непарные плавники поддерживаются нерасчленёнными хрящевыми нитями. В голове осевой череп и висцеральный скелет ещё не составляют единого черепа. Наравне с примитивными чертами череп усложнён приспособлением к паразитическому питанию (губные хрящи).

3.3 Скелет рыб

У всех рыб, независимо от структуры ткани скелета (хрящ или кость), имеется ряд общих черт строения, отражающих их первично водный образ жизни. Скелет туловища представлен хорошо расчленённым у большинства рыб хрящевым или костным позвоночником. Имеется ясное деление позвоночника на два отдела: туловищный с рёбрами, охватывающими полость тела с её органами, и хвостовой отдел – локомоторный с гемальным каналом позади полости тела. В плавниках появляется самостоятельная система скелетных лучей двойного происхождения. Основание плавников поддерживается хрящевыми или костными лучами, принадлежащими к внутреннему скелету. Кнаружи от них развиваются скелетные лучи кожного происхождения (эластиновые или костные). Парные плавники имеют пояса

конечностей, связывающие правый и левый плавники в единую скелетную систему.

Череп рыб неподвижно соединён с позвоночником. У большинства рыб висцеральный скелет подвижно соединяется с мозговым черепом при помощи подвеска. Однако оба отдела черепа уже составляют единое целое. Передние висцеральные дуги (челюстная и подъязычная) преобразованы в челюстной аппарат для активного захватывания пищи. Остальные висцеральные дуги выполняют дыхательную функцию. У всех костных рыб в связи с дыхательной функцией висцерального скелета, развивается жаберная крышка.

Рассмотрим более подробно особенности скелета хрящевых и костных рыб, так как он сильно различается у данных классов.

3.3.1 Скелет хрящевые рыб

Скелет хрящевых рыб, как это следует из названия, хрящевой, он не окостеневает в течение всей жизни рыбы.

Осевой скелет. Позвоночный столб, образованный соединёнными между собой позвонками, в эмбриональном периоде заменяет хорду (она во взрослом состоянии сохраняется в виде незначительных остатков между телами позвонков, а также в самих телах). Каждый позвонок состоит из тела и двух пар дуг. Тело позвонка имеет в центре отверстие, через которое проходит хорда – её остатки сохраняются в течение всей жизни. Позвонки рыб, в том числе и хрящевых, являются *амфицельными*, т.е. имеют двояковогнутые тела. В позвоночном столбе выделяют два отдела: туловищный и хвостовой. В туловищном отделе к нижним дугам, образующим короткие боковые отростки, прикрепляются рёбра, которые не доходят до нижней части тела. В позвонках хвостового отдела нижние дуги срастаются между собой и образуют гемальный канал, в котором проходят крупные кровеносные сосуды.

Череп подразделяется на мозговой и висцеральный. Оба отдела имеют различное происхождение и объединяются лишь в ходе эмбрионального развития.

Мозговой череп включает в себя мозговую коробку, капсулы органов чувств и скелет рострума (рыла). Мозговая коробка образуется как продолжение позвоночного столба из двух хрящевых зачатков в соединительнотканной оболочке переднего отдела хорды.

В мозговом черепе выделяют несколько отделов: затылочный, слуховой, обонятельный глазницы, дно и крышу (рис.10).

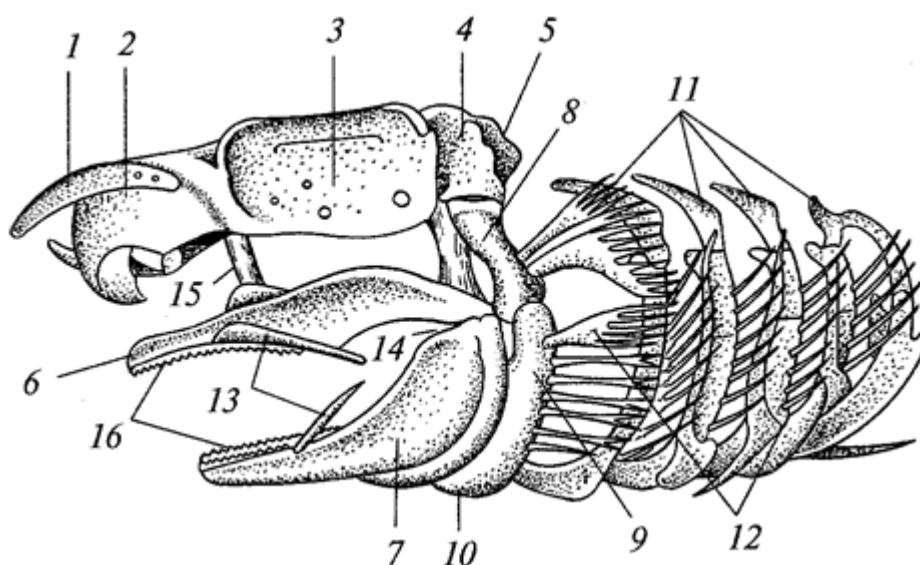


Рис.10. Череп акулы сбоку. Мозговой череп: 1 – рострум; 2 – обонятельная капсула; 3 – глазница; 4 – слуховой отдел; 5 – затылочный отдел; Висцеральный череп: 6 – нёбно-квадратный хрящ; 7 – меккелев хрящ; 8 – гиомандибуляре (подвесок); 9 – гиоид; 10 – копула подъязычной дуги; 11 – жаберные дуги; 12 – жаберные лучи; 13 – губные хрящи; 14 – челюстной сустав; 15 – связка; 16 – зубы.

Затылочный отдел образуется из вросшего в череп первого позвонка. Слуховой отдел расположен в боковых стенках черепа, его формируют слуховые капсулы, содержащие внутреннее ухо. Глазницы представляют собой углубления в боковых стенках черепа, служащие для размещения глазных яблок. Обонятельный отдел представлен парными обонятельными капсулами, которые входят в состав передней части черепа. Дно и крыша представляют собой, соответственно, нижнюю и верхнюю стенки черепа. Рострум представлен хрящом ложковидной формы.

Висцеральный череп состоит из челюстного аппарата, подъязычной дуги и жаберных дуг. Он образуется из висцеральных дуг в стенках передней части кишечника и образует опору для него и жаберного аппарата. Первые две пары висцеральных дуг редуцируются, они представлены у хрящевых рыб губными хрящами. Третья пара преобразуется в челюстную дугу, которая с каждой стороны формирует по две пары хрящей: верхний парный хрящ (нёбно-квадратный) выполняет функцию верхней челюсти, нижний, тоже парный (меккелев), является нижней челюстью.

Подъязычная дуга, образуемая из четвертой пары висцеральных дуг, состоит из двух парных хрящей – гиомандибуляре, или подвесок, и гиоида, а также одного непарного – копулы, которая соединяет левый и правый гиоиды. Подъязычная дуга подвижно соединяет висцеральный череп с мозговым. Для этого гиомандибуляре в своей нижней части образует сустав в месте соединения верхней и нижней челюстей, а верхней части образует сустав со слуховым отделом мозговой коробки. Такой тип сочленения мозгового и висцерального отделов называется *гиостилией*. У немногих видов примитивных акул дополнительно имеется сочленение передней части нёбно-квадратного хряща с дном мозгового черепа, это называется *амфистилия*. Наконец, у химер нёбно-квадратный хрящ полностью срастается с дном черепа – это *аутостилия*. Сзади подъязычной дуги находится остаток жаберной щели – брызгальце.

Позади подъязычной дуги расположены жаберные дуги, которых у большинства хрящевых рыб насчитывается пять пар, что соответствует числу жаберных щелей (у некоторых акул их может быть больше: 6-7). Каждая дуга образована четырьмя парными подвижно соединёнными хрящами и непарной копулой, которая их внизу объединяет. Копулы большинства акул сливаются в единую пластинку. На каждой жаберной дуге (за исключением последней) находятся жабры.

Скелет органов движения представлен у хрящевых рыб плавниками (парными и непарными).

Внутренней опорой для непарных плавников служит ряд палочковидных хрящей – радиалий, расположенный в мышцах тела. В тоще самого плавника находятся многочисленные эластиновые нити, которые имеют кожное происхождение.

Парные плавники имеют дополнительную опору в теле животного, которой становится пояса конечностей. В соответствии с названием парных плавников различают пояса передних и задних конечностей.

Пояс передних конечностей (грудной, или плечевой, пояс) у хрящевых рыб образован цельным дугообразным хрящом, охватывающим тело снизу и с боков (рис.11).

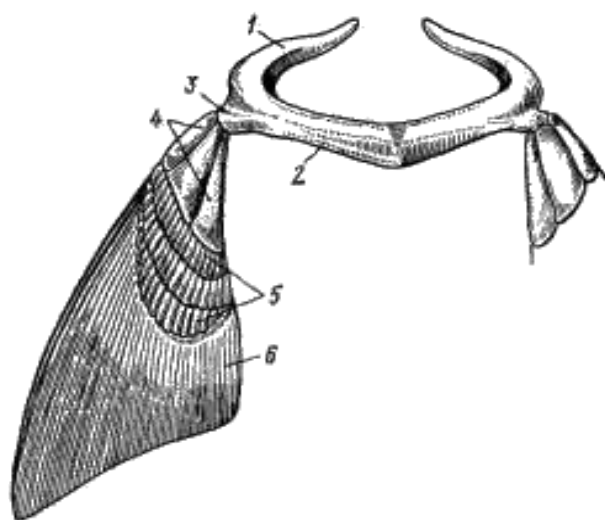


Рис.11. Плечевой пояс и скелет грудного плавника акулы. 1 – лопаточный отдел плечевого пояса; 2 – коракоидный отдел плечевого пояса; 3 – сочленовный вырост; 4 – базальные хрящи скелета грудного плавника; 5 – ряды радиальных хрящей; 6 – эластотрихни.

Этот хрящ не соединяется с осевым скелетом и свободно лежит в мышцах тела. На правой и левой сторонах имеется по выступу, к которому прикрепляются хрящи свободной конечности. Часть хряща, расположенная выше этого выступа называется лопаточным отделом, а нижележащая часть – коракоидным. Хрящи передней конечности образуют три отдела. Непосредственно к поясу прикрепляются три базальных хряща, или базалии, к которым, в свою очередь, прикрепляются радиалии, образующие несколько последовательных рядов. Наконец к дистальному отделу радиалий прикрепляются тонкие и длинные эластиновые нити, составляющие

непосредственную опору для парных грудных плавников – свободных передних конечностей.

Пояс задних конечностей (брюшной, или тазовый, пояс) является опорой свободных задних конечностей, которыми являются парные брюшные плавники. Этот пояс устроен проще, чем пояс передних конечностей, и представляет собой палочковидный хрящ, лежащий поперёк тела перед клоакой (рис.12).

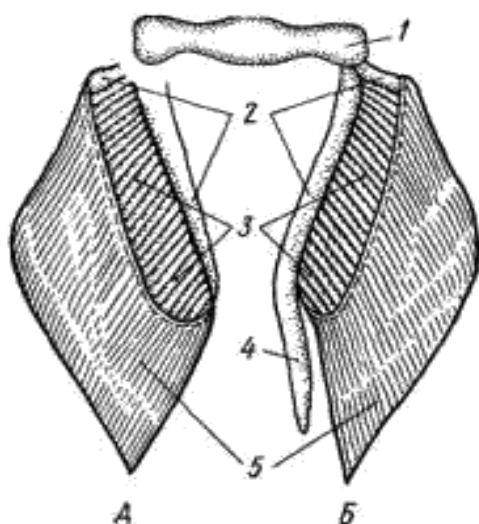


Рис.12. Тазовый пояс и скелет брюшных плавников акулы. А – плавник самки; Б – плавник самца; 1 – тазовая пластинка; 2 – базальный хрящ брюшного плавника; 3 – радиальные хрящи; 4 – копулятивный вырост базального хряща брюшного плавника самца; 5 – эластиновые нити.

С каждой стороны (справа и слева) к хрящу прикрепляется по одной базалии, к наружному краю которой крепятся радиалии свободной задней конечности (брюшного плавника). Внутренней опорой самого плавника также являются эластиновые нити. У самцов акул удлинённые базалии брюшных плавников образуют копулятивный орган.

3.3.2 Скелет костных рыб

Скелет костных рыб образован костями, лишь у осетровых в течение жизни сохраняется значительное количество хрящевых элементов. Костный скелет эффективнее выполняет свои функции, поскольку он значительно прочнее и менее массивен. У рыб костные элементы могут возникать двумя

способами. Во-первых, кость развивается из хряща (первичные кости), во-вторых, из очагов окостенения в дерме кожи (вторичные, или покровные кости). В любом случае кости имеют мезодермальное происхождение.

Позвоночник образован костными позвонками, которые как и у хрящевых рыб являются амфицельными. От тела позвонка вверх отходят верхние дуги, которые, срастаясь между собой ограничивают позвоночное отверстие. Отверстия все позвонков образуют позвоночный канал, через который проходит спинной мозг. Верхние дуги продолжают в непарный верхний остистый отросток. Снизу отходят нижние дуги, но лишь у хвостовых позвонков они смыкаются, образуя гемальный канал, где проходят хвостовая артерия и вена. Внизу нижние дуги заканчиваются нижним остистым отростком (рис.13).

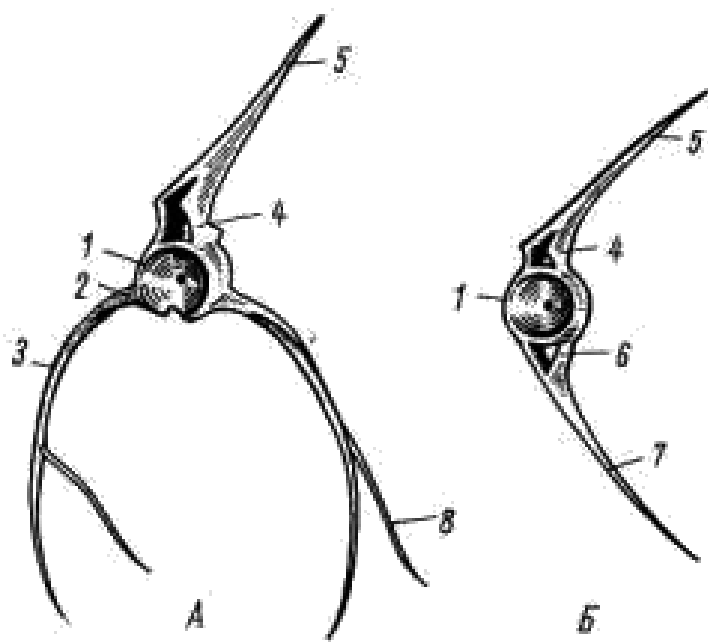


Рис.13. Позвонки судака. А – туловищный позвонок; Б – хвостовой позвонок; 1 – тело позвонка; 2 – поперечный отросток; 3 – ребро; 4 – верхняя дуга; 5 – верхний остистый отросток; 6 – нижняя дуга; 7 – нижний остистый отросток; 8 – мышечная косточка.

В отличие от хрящевых рыб, рёбра которых ограничивают полость тела лишь сверху, у костных рёбра длинные и ограничивают полость тела ещё и с боков. Последний хвостовой позвонок имеет поверхность для прикрепления опорных структур хвостового плавника, поэтому он часто уплощён, однако

нередко это хвостовой позвонок удлинится, загибается вверх, образуя уростиль.

Череп состоит из мозгового и висцерального отделов (рис.14).

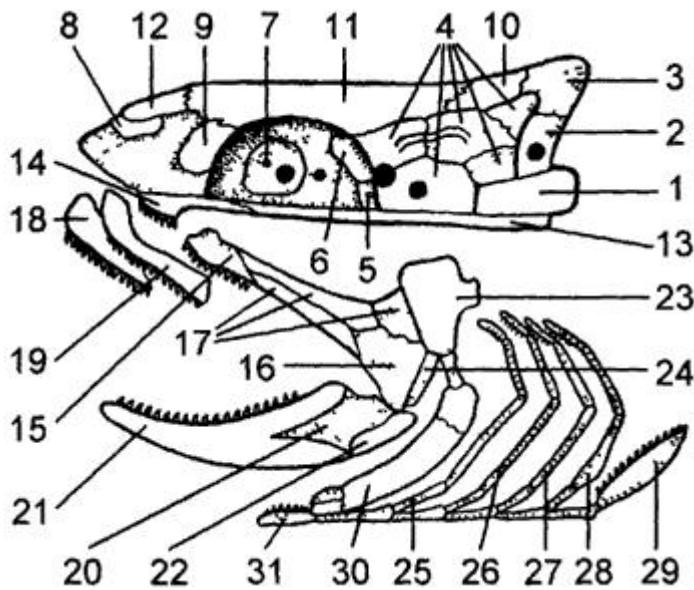


Рис.14. Схема черепа костистой рыбы, жаберная крышка и окологлазничное кольцо удалены. 1 - нижнезатылочная кость; 2 - боковая затылочная, 3 - верхнезатылочная; 4 - ушные; 5 - основная клиновидная; 6 – крылоклиновидная; 7 – глаза - клиновидная; 8 - межобонятельная; 9 - боковая обонятельная; 10 - теменная; 11 - лобная; 12 - носовая; 13 - парасфеноид; 14 - сошник; 15 - нёбная; 16-квадратная; 17 - крыловидные, 18 - межчелюстная; 19 - верхнечелюстная; 20 - сочленовная; 21 - зубная, 22 - угловая, 23 - гиомандибуляре; 24 - симплектикум; 25-29 жаберные дуги; 30 - гиоид; 31 – копула.

У костных он гораздо более совершенен, чем у хрящевых рыб, и устроен значительно сложнее. В процессе онтогенеза вначале образуется первичный череп из хрящевых зачатков, которые затем окостеневают. Одновременно с этим в кориуме формируются накладные кости. Области окостенений первичного черепа соответствуют отделам мозгового черепа.

В затылочном отделе образуются четыре затылочные кости (основная, две боковые и верхняя), ограничивающие затылочное отверстие. Ушные кости формируются в области слуховой капсулы, которая расположена впереди затылочного отдела, обычно с каждой стороны имеется по пять таких костей. Стенки глазниц образуют непарная основная клиновидная кость, парные крылоклиновидные и глазоклиновидные кости (эту группу костей также называют сфеноидами). Самую переднюю часть мозгового черепа – обонятельный отдел – составляют непарная срединная обонятельная

кость и парная боковая обонятельная кость. Эти кости сообща называют обонятельными, или этмоидами.

Для более полной защиты головного мозга и органов чувств дополнительно к первичным костям образуются вторичные (накладные) кости, которые составляют основу крыши и входят в состав боковых стенок и дна. В задней части находятся парные теменные кости, впереди от них – парные лобные кости, а перед ними также парные носовые кости. Боковые отделы черепа включают в себя цепочку небольших глазных косточек, в совокупности образующих окологлазное кольцо. Дно мозгового черепа сформировано, главным образом, непарным парасфеноидом и сошником. Кости мозгового черепа соединяются между собой неподвижно, повышая тем самым прочность конструкции.

Висцеральный череп составляет челюстная, подъязычная и жаберная дуги, а также кости жаберной крышки.

Челюстная дуга включает в себя большое количество хондральных и накладных костей. Верхнечелюстной отдел в переднем отделе образован парными нёбными костями, в среднем – тремя крыловидными, в заднем – парными квадратными костями. Все они являются производными нёбно-квадратного хряща, описанного ранее у хрящевых рыб. Однако эти первичные кости в большей степени выполняют функцию дна черепа, а непосредственно верхнюю челюсть образуют накладные парные кости: верхнечелюстные и предчелюстные.

Из меккелева хряща, который у хрящевых рыб служит нижней челюстью, образуется первичная сочленовная кость, однако у костных рыб она образует лишь челюстной сустав с квадратной костью верхней челюсти. Основную же часть нижней челюсти составляют парные вторичные кости: крупная зубная кость, и мелкая угловая кость. Таким образом, первичные челюсти костных рыб образуют челюстной сустав, тогда как непосредственно челюсти образованы вторичными костями. Наличие

вторичных костей позволяет значительно разнообразить способы захвата и удержания пищи.

Подъязычная и жаберные дуги образованы теми же элементами, что и у хрящевых рыб, однако все они костные. Жаберных дуг также пять, но последняя из них подвергается сильной редукции и развита заметно хуже остальных. Подвижное сочленение мозгового и висцерального отделов черепа у костных рыб осуществляется при помощи подъязычной дуги, при этом гиомандибуляре образует сустав со слуховым отделом мозгового черепа, т.е. присутствует гиостилия. Жаберная крышка прикрепляется к гиомандибуляре.

Пояс передних конечностей грудных плавников – образован небольшими лопаткой и коракоидом, которые являются первичными костями, и цепочкой вторичных костей, самая крупная из которых – клейтрум, имеющая серповидную форму, которая соединяется с задним отделом мозгового черепа (рис.15).

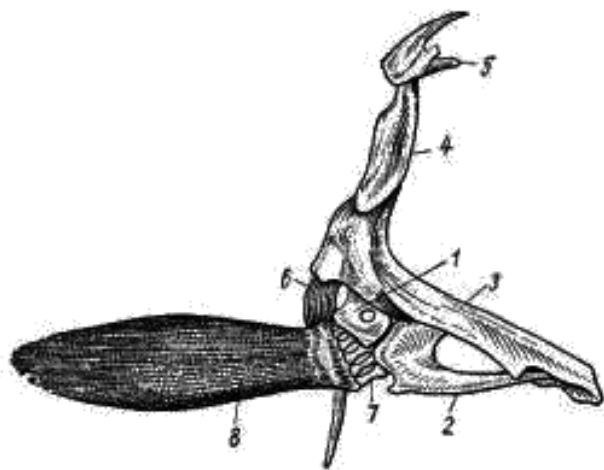


Рис.15. Плечевой пояс и грудной плавник судака. 1 – лопатка; 2 – коракоид; 3 – клейтрум; 4 – надклеитрум; 5 – заднелопаточная кость; 6 – заднелопаточная кость; 7 – радиалии; 8 – костные кожные лучи.

У грудных плавников отсутствуют базалии, поэтому костные радиалии прикрепляются непосредственно к костям пояса. Скелет самих плавников образован костными лучами кожного происхождения, которые прикрепляются к радиалиям.

Пояс задних конечностей состоит из двух сросшихся костей, свободно лежащих в толще мышц, к которым прикрепляются костные лучи брюшных плавников (рис.16).

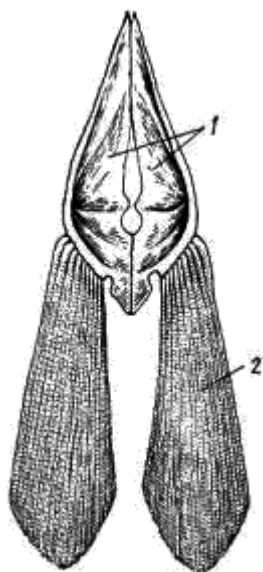


Рис.16. Тазовый пояс и брюшной плавник судака. 1 – тазовые кости; 2- кожные костные лучи.

Следовательно, у брюшных плавников отсутствуют не только базалии, но и радиалии.

3.4 Скелет амфибий

Позвоночный столб значительно более широко дифференцирован на отделы, чем у рыб. В нём выделяют следующие отделы: шейный (один позвонок), туловищный (от 7 у бесхвостых до 100 и более у безногих), крестцовый (один позвонок) и хвостовой (у хвостатых многочисленны, а у бесхвостых они срастаются в единую кость – уростиль).

У амфибий имеется только один шейный позвонок и его наличие весьма важно, поскольку он делает голову подвижной. К туловищным позвонкам прикрепляются рёбра, которые у амфибий короткие и не формируют грудной клетки. Единственный крестцовый позвонок служит местом прикрепления подвздошных костей таза.

Позвонки у разных амфибий могут различаться по своему типу. В частности, у безногих и низших хвостатых позвонки амфицельные с сохранившейся хордой, как у рыб. У высших хвостатых позвонки

опистоцельные, т.е. тела спереди выгнуты, а сзади вогнуты. У бесхвостых, наоборот, передняя поверхность тел вогнута, а задняя выгнута, такие позвонки называют *процельными*.

Череп амфибий характеризуется большим количеством хрящевых элементов, которые не окостеневают в течение всей жизни (рис.17).

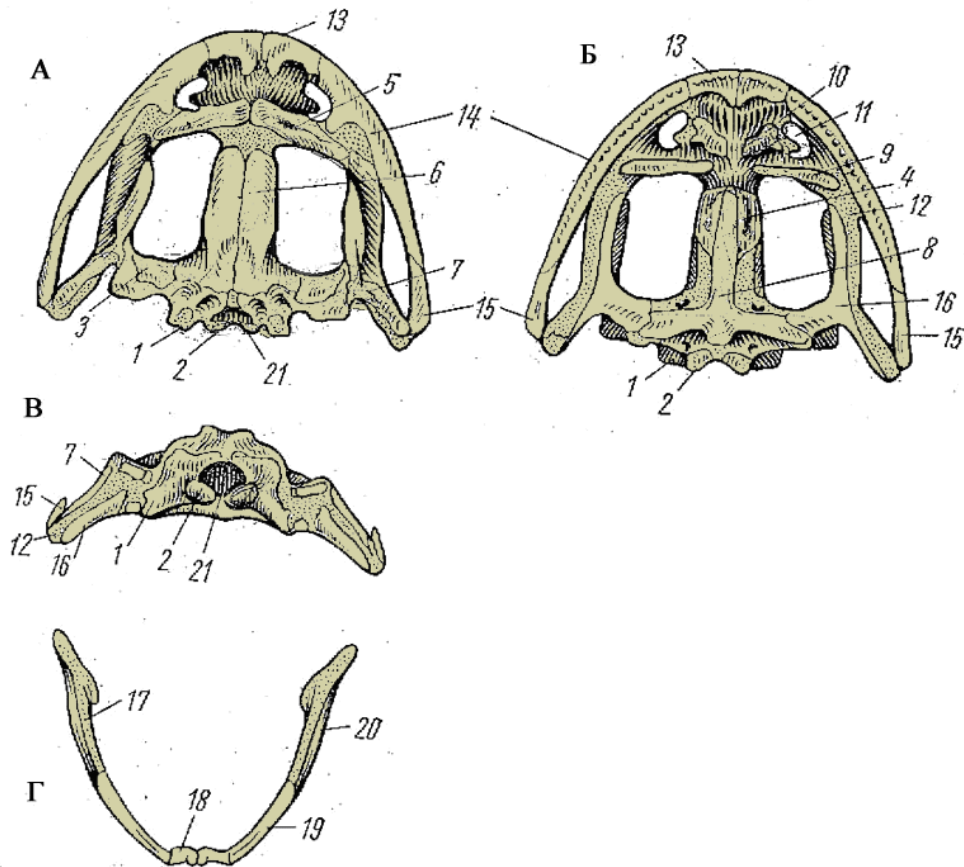


Рис.17. Череп лягушки. А - сверху; Б - снизу; В - сзади; Г - нижняя челюсть сверху, пунктиром показаны хрящевые участки черепа: 1 - боковая затылочная кость; 2 - затылочный мыщелок; 3 - переднеушная кость; 4 - клиновидно-обонятельная кость; 5 - носовая кость; 6 - лобно-теменная кость; 7 - чешуйчатая кость; 8 - парасфеноид; 9 - нёбная кость; 10 - сошник; 11 - хоана; 12 - нёбно-квадратный хрящ; 13 - межчелюстная кость; 14 - верхнечелюстная кость; 15 - квадратно-скуловая кость; 16 - крыловидная кость; 17 - меккелев хрящ; 18 - подбородочно-челюстная кость; 19 - зубная кость; 20 - угловая кость; 21 - большое затылочное отверстие

Покровных (накладных) костей немного. Затылочный отдел у всех земноводных образован двумя боковыми затылочными костями, каждая из которых несёт по одному бугорку – мыщелку. С помощью мыщелков череп сочленяется с шейным позвонком

Большая часть слуховой капсулы остаётся хрящевой, в ней образуется только одна парная переднеушная кость. При окостеневании хряща передней части черепа образуется клиновидно-обонятельная кость, которая кольцом охватывает переднюю часть глазничной области. Обонятельная капсула первичного черепа остаётся полностью хрящевой.

Покровные кости образуют дно, крышу и боковые стенки мозгового черепа. При этом крышу составляют лобные и теменные кости. По бокам задней части черепа находятся чешуйчатые кости, которые наиболее выражены у безногих. Дно мозгового черепа формирует крупная кость – парасфеноид, впереди него располагается парный сошник (у рыб эта кость непарная). В образовании дна мозгового черепа также участвуют кости висцерального черепа: нёбные и крыловидные, образующиеся на нижней поверхности нёбно-квадратного хряща.

Висцеральный череп также в основном хрящевой. В частности, пожизненно сохраняется меккелев хрящ, который вместе с прикрывающими его зубной и угловой костями составляет нижнюю челюсть. Нёбно-квадратный хрящ также не окостеневает. Функционирующими являются вторичные челюсти, образованные межчелюстными и верхнечелюстными костями, которые расположены в виде костной дуги кнаружи от нёбно-квадратного хряща. Кзади от верхнечелюстной кости находится квадратно-скуловая кость, образующая по краю рта нижнюю височную дугу. Меккелев хрящ подвижно сочленяется с задней частью нёбно-квадратного хряща посредством суставного отростка

Редукция жаберного дыхания привела к радикальному преобразованию подъязычной дуги, при этом её нижний элемент – гиоид – совместно с жаберными дугами видоизменяется в подъязычный аппарат (рис.18), к которому прикрепляются мышцы дна ротовой полости. Верхний элемент подъязычной дуги – гиомандибуляре (подвесок) – перемещается в полость среднего уха, которая гомологична брызгальцу – жаберной щели между челюстной и подъязычной дугами. В среднем ухе подвесок одним концом

упирается в центральную часть барабанной перепонки, а другим – в мембрану овального окна внутреннего уха.

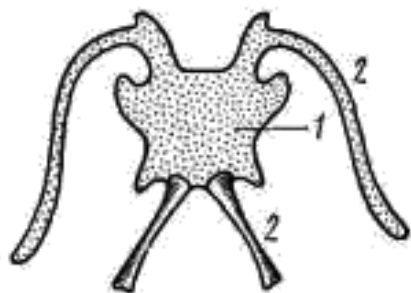


Рис.18. Подъязычный аппарат лягушки. 1 – тело; 2 – рожки.

Подвесок воспринимает колебания барабанной перепонки и передаёт их на мембрану овального окна, т.е. становится слуховой косточкой – стремечком.

Изменение подъязычной дуги делает невозможным гиостилическое соединение мозгового и висцерального черепа. В отличие от рыб, висцеральный череп амфибий непосредственно прирастает нёбно-квадратным хрящом ко дну мозгового черепа. Такой тип прямого соединения компонентов черепа без участия элементов подъязычной дуги называется *аутостилией*.

Пояс передних конечностей представляет собой дугу, состоящую из трёх ветвей (рис.19) и обращённую своей вершиной к брюшной стороне. Спинная часть образована лопаткой, брюшная часть – коракоидом (его ещё называют вороньей костью), впереди от него лежит предкоракоидальный хрящ, на который налегает тонкая ключица. Соединяясь между собой, все эти кости образуют суставную впадину для головки плечевой кости. Концы коракоидов и прокоракоидов обеих сторон соединяются по средней линии. Впереди от этого соединения располагается предгрудина, а сзади – грудина, обе они заканчиваются хрящами. Сам пояс непосредственно не связан с осевым скелетом.

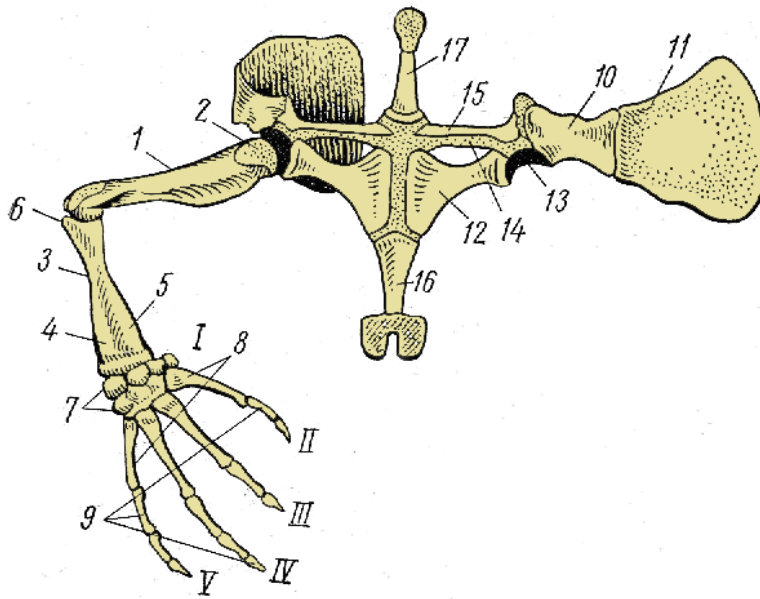


Рис.19. Передняя конечность и плечевой пояс лягушки. 1 - плечевая кость; 2 - головка плеча; 3 - предплечье; 4 - локтевая кость; 5 - лучевая кость; 6 - локтевой отросток; 7 - запястье; 8 - пясть; 9 - фаланги пальцев; 10 - лопатка; 11 - надлопаточный хрящ; 12 - коракоид; 13 - суставная впадина для головки плеча; 14 - прокоракоидный хрящ; 15 - ключица; 16 - грудина; 17 - предгрудинник; I - редуцированный первый палец; II - V - хорошо развитые пальцы.

У всех амфибий проксимальный отдел свободной передней конечности представлен плечевой костью, промежуточный – локтевой и лучевой костями у хвостатых и единой костью предплечья (она образуется в результате сращения локтевой и лучевой костей) у бесхвостых. Самый сложный отдел свободной передней конечности – дистальный, образованный запястьем, пястью и фалангами пальцев. Запястье формируют два ряда мелких костей, часть из них срастается между собой. К дистальному ряду костей запястья примыкают пять костей пясти, дистальные концы которых сочленяются с фалангами пальцев.

Пояс задних конечностей (тазовый пояс), в отличие от плечевого пояса, сочленяется непосредственно с осевым скелетом (рис.20), а именно – с его крестцовым отделом. У земноводных лобковый хрящ не окостеневает и составляет нижнюю часть тазового пояса, заднюю часть образуют седалищные кости, а переднюю – подвздошные кости.

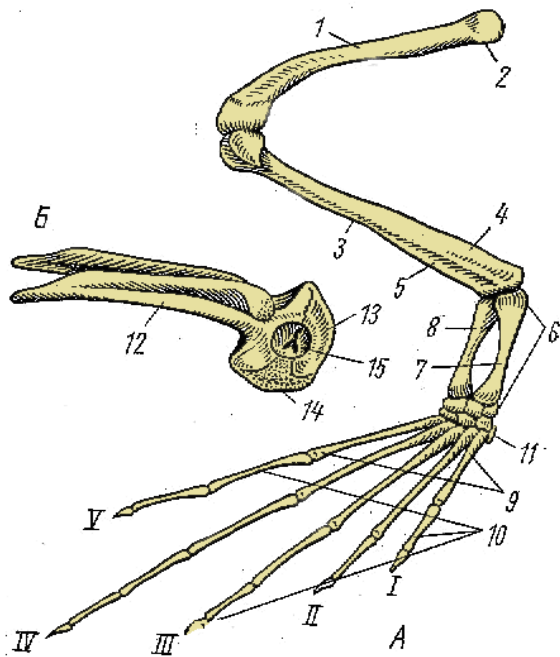


Рис.20. Задняя конечность (А) в тазовый пояс (Б) лягушки сбоку. 1 - бедренная кость; 2 - головка бедра; 3 - голень; 4 - большая берцовая кость; 5 - малая берцовая кость; 6 - предплюсна; 7 - tibiale; 8 - fibulare; 9 - плюсна; 10 - фаланги пальцев; 11 - рудимент VI пальца; 12 - подвздошная кость; 13 - седалищная кость; 14 - лобковый хрящ; 15 - вертлужная впадина; I - V – пальцы.

Свободная задняя конечность имеет типичное строение и включает бедро, голень и стопу. Стопа, в свою очередь, подразделяется на предплюсну, плюсну и фаланги пальцев. У хвостатых амфибий голень состоит из большой и малой берцовых костей, тогда как у бесхвостых эти кости срастаются в одну кость голени. У бесхвостых проксимальный ряд предплюсны образован двумя удлинёнными костями, у хвостатых все кости предплюсны относительно мелкие. У лягушек сбоку от I (внутреннего) пальца находится рудиментарный VI, или «предпервый», палец, который имеет вторичное происхождение и, по мнению специалистов, представляет собой частную адаптацию к перемещению по субстрату с помощью прыжков.

3.5 Скелет рептилий

Позвоночный столб состоит из процельных позвонков у высших форм (чешуйчатых) или амфицельных у низших (гаттерия). Более сложная

композиция позвонков у черепах: передние опистоцельные, средние – амфицельные, а задние – процельные.

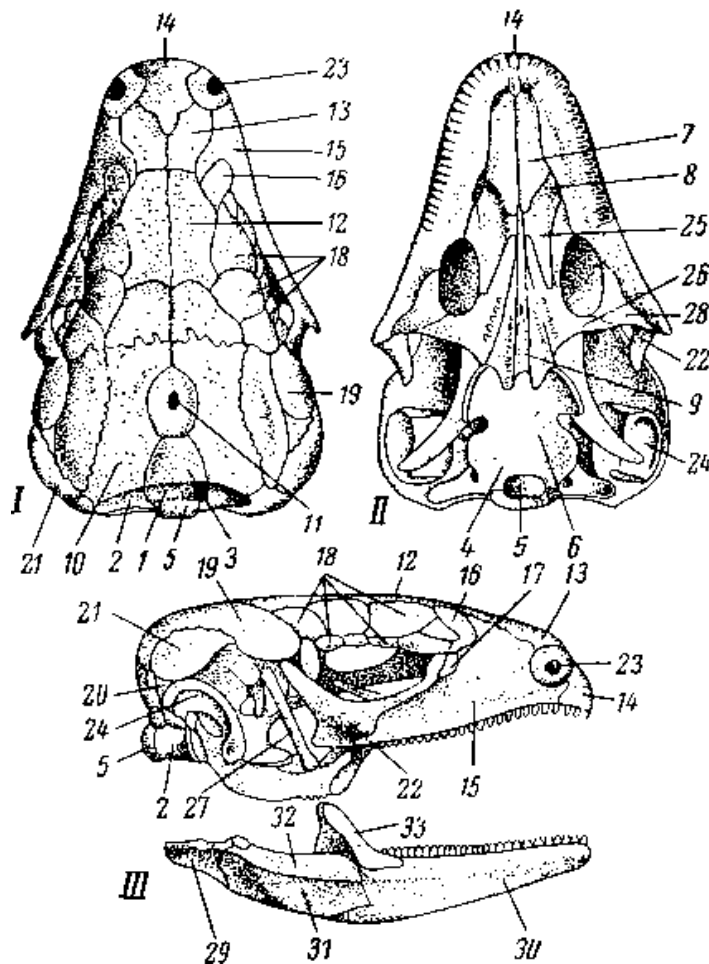
Дифференцировка на отделы становится более заметной, поскольку количество позвонков в каждом из них увеличивается. Позвоночный столб подразделяется на четыре отдела: шейный, пояснично-грудной, крестцовый и хвостовой. Шейный отдел всегда насчитывает более одного позвонка (например, у ящериц их восемь), что делает шею (и, соответственно, голову) значительно более подвижной по сравнению с амфибиями. Не меньшее функциональное значение имеет обособление первых двух шейных позвонков в атланта-осевой комплекс. Первый шейный позвонок – атлант – посредством верхних суставных поверхностей (у рептилий и птиц такая поверхность одна) подвижно сочленяется суставами с костными выпуклостями – мышцелками затылочной кости. Другой особенностью этого позвонка является то, что у него отсутствует тело, которое переместилось к нижележащему второму шейному позвонку – осевому (эпистрофей), образовав его зуб.

Грудные позвонки рептилий внешне не отличаются от поясничных, поэтому эти два отдела позвоночного столба объединяют в один – пояснично-грудной. Морфологически этот отдел отличается от других тем, что к каждому позвонку прикрепляется пара рёбер. У ящерицы насчитывается 22 пояснично-грудных позвонка, все они несут рёбра, но только первые пять пар снизу присоединяются к груди, образуя настоящую грудную клетку. Остальные рёбра не срастаются с грудиной и своими свободными концами заканчиваются в мышцах тела.

Крестцовый отдел у пресмыкающихся представлен двумя (а не одним, как у земноводных) позвонками, к их длинным поперечным отросткам присоединяются подвздошные кости тазового пояса.

Позвонки хвостового отдела не имеют подвижно сочленённых рёбер, постепенно их размеры уменьшаются по направлению к концу тела.

Череп характеризуется почти полным окостенением первичного (хрящевого) черепа, или хондрокраниума, и наличием кнаружи от него большого количества покровных костей, входящих в состав дна, крыши и боковых стенок (рис.21).



- I — сверху; II — снизу; III — сбоку:
 1-затылочное отверстие, 2-боковая затылочная кость,
 3-верхнезатылочная,
 4-нижнезатылочная, 5-затылочный мышцелок, 6-основная клиновидная кость, 7-сошник, 8-хоаны,
 9-парасфеноид, 10-теменная кость, 11-отверстие для теменного органа, 12-лобная кость, 13-носовая кость, 14-межчелюстная кость, 15-верхнечелюстная кость, 16-предлобная кость, 17-слезная кость, 18-надглазничная кость.
 19-заглазничные кости, 20-чешуйчатая кость, 21-надвисочные кости, 22-скуловая кость, 23-ноздра, 24 — квадратная кость, 25-небная кость, 26-крыловидная кость, 27-столбчатая кость, 28 — поперечная кость, 29 — сочленовная кость, 30 — зубная кость, 31 — угловая кость, 32 — надугловая кость, 33 — венечная кость

Рис.21. Череп ящерицы

Затылочную область мозгового черепа формируют четыре затылочные кости: две боковые, верхняя и основная. Единственный затылочный мышцелок образуют боковые и основная затылочные кости. Слуховая область состоит из трёх пар ушных костей, из которых верхние (верхнеушные) срастаются с верхней затылочной костью, а задние (заднеушные) — с боковыми затылочными, и только переднеушные кости остаются самостоятельными.

Большую часть основания черепа у рептилий образует покровная основная клиновидная кость, лежащая впереди основной затылочной кости. Кроме клиновидной, в образовании дна черепа участвуют парные кости: крыловидные, квадратные и нёбные. Крышу черепа образует ряд парных покровных костей: носовые, лобные и теменные.

У крокодилов и некоторых черепах *впервые в процессе эволюции* появляется вторичное костное нёбо, которое образуют нёбные отростки межчелюстных, верхнечелюстных, нёбных и крыловидных костей. Твёрдое нёбо разделяет носовую и ротовую полости.

Висцеральный череп характеризуется окостенением нёбно-квадратного хряща, который становится квадратной костью. Верхний конец этой кости подвижно сочленён с мозговым черепом, а нижний – с нижней челюстью. Впереди от квадратной кости располагаются покровные кости: крыловидная и впереди неё нёбная, которые соединяются с сошником и верхнечелюстными костями. От крыловидной кости вверх отходит парная верхнекрыловидная кость, соединяющая крыловидную кость с теменной, и поперечные кости, которые впереди соединяются с верхнечелюстными костями.

Функционирующая вторичная верхняя челюсть образована предчелюстными и верхнечелюстными костями. Нижняя челюсть образована сочленённой костью и рядом покровных костей: зубной, угловой, надугловой, венечной и некоторых других, в зависимости от вида. Все зубы имеют одинаковое строение, поэтому жевать рептилии не могут и вынуждены заглатывать пищу целиком.

Подъязычная дуга, как и у амфибий, преобразуется в подъязычный аппарат, а гиомандибуляре (подвесок) функционирует как слуховая косточка – стремечко.

В плечевом поясе имеются ключица (отсутствует у крокодилов) и надгрудинник, которые повышают прочность соединения правой и левой сторон плечевого пояса. Соединение рёбер с грудиной и формирование

грудной клетки обеспечивает непосредственное соединение плечевого пояса с осевым скелетом (рис.22).

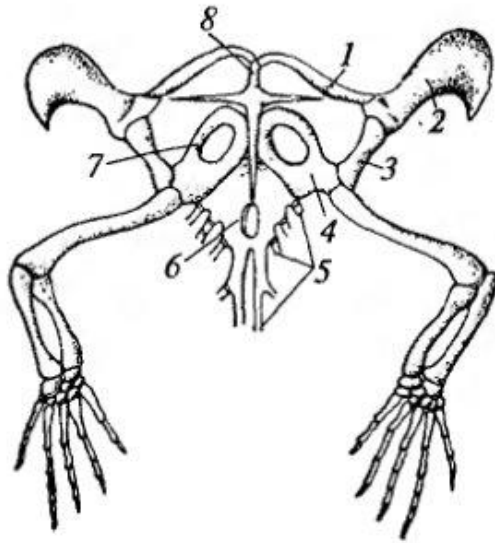


Рис.22. Плечевой пояс и передние конечности ящерицы. 1 - ключица, 2 - надлопаточный хрящ, 3 - лопатка, 4 - коракоид, 5 - ребра, 6 - грудина, 7 - прокоракоидный хрящ, 8 – надгрудник.

Тазовый пояс, образованный подвздошной, седалищной и лобковой костями, не имеет существенных особенностей (рис.23).

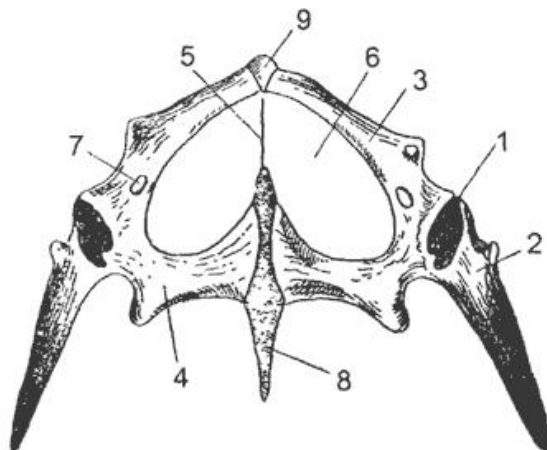


Рис.23. Тазовый пояс живородящей ящерицы снизу. 1 - суставная впадина для головки бедра; 2 - подвздошная кость; 3 - лобковая кость; 4 - седалищная кость; 5 - связка; 6 - "окно"; 7 - запирающее отверстие; 8 - задний хрящевой отросток; 9 - передний хрящевой отросток.

Свободная передняя и задняя конечности имеют типичное строение, в области коленного сустава расположена мелкая сесамовидная косточка – коленная чашечка.

3.6 Скелет птиц

Позвоночный столб состоит из *гетероцельных* позвонков, у которых торцевые поверхности тел имеют седловидные сочленовные поверхности, что обеспечивает высокоподвижное соединение свободных позвонков.

Шейный отдел позвоночника птиц развит лучше, чем у всех остальных позвоночных. Число позвонков широко варьирует у разных видов, так, например, у попугаев их только 11, тогда как у лебедей - 23-25. Это делает шею и голову очень подвижной. Как и у всех высших позвоночных, первые два шейных позвонка птиц отличаются от других, образуя атланта-осевой комплекс, благодаря которому голова может поворачиваться вокруг продольной оси тела.

Число грудных позвонков у разных видов варьирует от 3 до 10, у большинства птиц они срастаются между собой, образуя спинную кость. К каждому грудному позвонку присоединяется пара рёбер, которые у птиц состоят из двух частей – спинной и брюшной, подвижно между собой сочленённых. Снизу рёбра соединяются с грудиной. Такое строение грудной клетки даёт птицам очевидные преимущества, поскольку появляется возможность приближать или удалять грудину от позвоночного столба в процессе дыхания. У килевых птиц грудина несёт широкую костную пластину – киль, служащий местом прикрепления мощных грудных мышц, которые обеспечивают опускание крыла в полёте. У нелетающих птиц (кроме пингвинов) киль отсутствует.

Все поясничные (количество разное), крестцовые (их два) и часть ближайших хвостовых позвонков (три – восемь) сливаются между собой, образуя характерный для птиц *сложный крестец*, который неподвижно соединяется с последним грудным позвонком.

У разных видов птиц остаётся пять-девять свободных хвостовых позвонков, при этом последние из них сливаются, образуя вертикальную костную пластинку – *кончиковую кость*, или *пигостиль*, к которому по бокам прикрепляются рулевые перья хвоста.

Череп птиц отличается большим объёмом мозгового черепа, крупными глазницами. Образующие его кости очень тонкие, поэтому они не могут соединяться в виде швов, а просто срастаются между собой, из-за чего череп становится очень лёгким и прочным. Отсутствие зубов тоже уменьшает вес черепа.

Затылочный отдел черепной коробки, подобно черепу рептилий, состоит из четырёх костей (две боковые, основная и верхняя). В состав крыши входят парные теменные кости, лобные кости, кроме того, парные чешуйчатые кости участвуют в образовании крыши и боковых стенок черепа. Чешуйчатые кости прикрывают ушные кости из-за чего они не видны снаружи. Верхняя височная дуга у птиц не образуется.

Основание черепа птиц образуют несколько костей: основная клиновидная кость, которая прикрывается основной височной костью (производной парасфеноида), переднеклиновидная, нёбная и крыловидная кости. Спереди находится сошник, по его бокам располагаются внутренние отверстия ноздрей – хоаны.

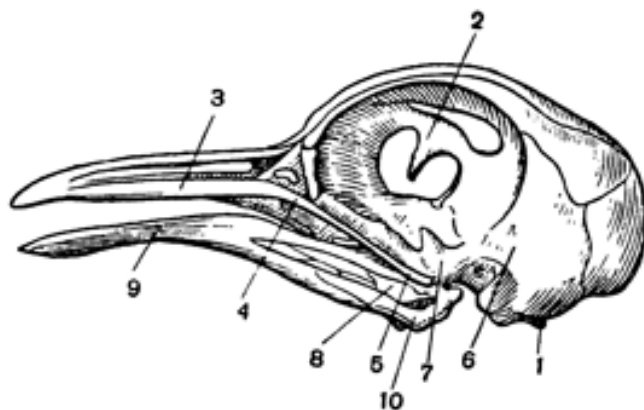


Рис.24. Череп молодого голубя. 1 – затылочный мыщелок; 2 – межглазничная перегородка; 3 – верхнечелюстная кость; 4 – скуловая кость; 5 – квадратноскуловая кость; 6 – чешуйчатая кость; 7 – квадратная кость; 8 – сочленовная кость; 9 – зубная кость; 10 – угловая кость.

Стенки глазниц образуют: лобные кости, боковые клиновидные кости, среднюю обонятельную кость и предлобные кости. У птиц, между глазницами мозг не находится, поэтому его относят к *тропибазальному типу*.

Верхнюю челюсть образуют, в основном, сросшиеся межчелюстные кости, верхний отросток которых срастается с носовыми костями, а боковые – с верхнечелюстными костями. Сзади от каждой верхнечелюстной кости отходит костная перекладина, которую образуют две сросшиеся кости: скуловая и квадратно-скуловая, последняя присоединяется к квадратной кости. Так образуется характерная для птиц скуловая дуга. Поэтому череп птиц диапсидного типа, но с редуцированной верхней дугой.

Нижнюю челюсть формируют хондральная сочленовная кость, производная меккелева хряща и накладные кости: зубная, пластинчатая, угловая и венечная. Челюстной сустав между квадратной и сочленовной костями соединяет верхнюю и нижнюю челюсти. Вторичное нёбо у большинства птиц отсутствует.

Подъязычный аппарат птиц развивается из остатков подъязычной и жаберных дуг, он состоит из длинной пластинки и пары длинных рожек, гомологичных первой паре жаберных дуг. Гиомандибуляре (подвесок), как и у ранее описанных тетрапод, функционирует в качестве слуховой косточки (стремечка) среднего уха.

Плечевой пояс образован парными костями: лопаткой, коракоидом и ключицей. Длинная, саблевидно изогнутая лопатка лежит поверх грудной клетки и способна подвижно перемещаться над рёбрами, не стесняя при этом движения крыла. Хорошо развитый мощный коракоид нижним концом опирается на грудину и образует с ней малоподвижный сустав, а верхним соединяется с лопаткой, формируя совместно глубокую впадину для плечевого сустава. Обе ключицы срастаются в непарную вилочку (дужку), концы которой соединяются с передними концами коракоидов, препятствуя тем самым их сближению и сглаживая толчки при взмахах крыльев в полёте.

Свободная передняя конечность птицы видоизменилась в крыло, поэтому её скелет очень своеобразен (рис. 25).

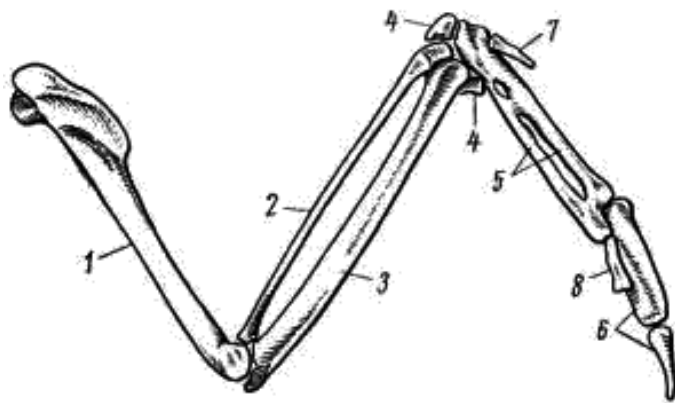


Рис.25. Скелет крыла вороны. 1 — плечевая кость, 2 — лучевая кость, 3 — локтевая кость, 4 — самостоятельные косточки запястья, 5 — пряжка (слившиеся косточки запястья и пясти), 6 — фаланги II пальца, 7 — единственная фаланга I пальца, 8 — единственная фаланга III пальца.

Плечо образовано длинной плечевой костью, предплечье – мощной локтевой и более тонкой лучевой. Кисть же сильно отличается от других наземных позвоночных. В проксимальном ряду сохраняются только две косточки, которые посредством связок малоподвижно соединяются с костями предплечья. Дистальный ряд запястья срастается с костями пясти, совместно образуя две удлинённые кости, которые срастаются обоими свободными концами, поэтому их называют пястно-запястной костью, или пряжкой. Между обоими рядами костей запястья образуется подвижный межзапястный (интеркарпальный) сустав.

Значительно редуцируются пальцы, из которых сохраняются только три: II, III, IV, при этом II палец имеет только одну проксимальную фалангу, III – две фаланги, IV – одну фалангу.

Тазовый пояс образован парными подвздошными, седалищными и лобковыми костями, которые с каждой стороны срастаются между собой, образуя тазовые кости. Все три кости образуют вертлужную впадину, с которой сочленяется головка бедренной кости.

Главная особенность тазового пояса птицы состоит в том, что лобковые кости обеих тазовых костей между собой не срастаются, оставляя впереди открытое пространство, что чрезвычайно важно для птиц, поскольку позволяет проходить крупным яйцам (например, у киви относительная масса

яйца может достигать 1/5 от общего веса птицы). Такой тип строения таза называется *открытым*.

Скелет свободной задней конечности состоит из бедра, голени и стопы (рис.26).

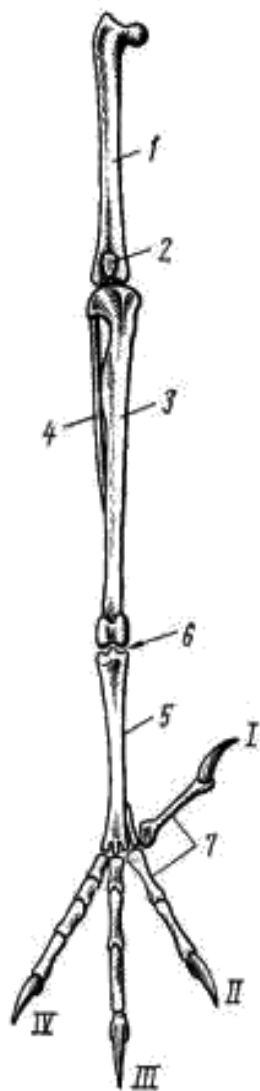


Рис.26. Скелет задней конечности вороны. 1 – бедренная кость; 2 – коленная чашечка; 3 – голено-предплюсна (тибио-тарсус); 4 – малая берцовая кость; 5 – цевка; 6 – интертарзальный сустав; 7 – фаланги пальцев.

Мощная трубчатая бедренная кость образует тазобедренный сустав с вертлужной впадиной тазовой кости. В коленном суставе имеется сесамовидная кость – надколенник, или коленная чашечка. Голень имеет сложное строение – она образована сросшимися большой и малой берцовыми костями, к которым прирастает дистальный ряд костей предплюсны, в результате образуется костный комплекс – голено-предплюсна (тибио-тарсус). Дистальный ряд костей предплюсны сливается с костями плюсны, образуя свойственную птицам длинную кость – *цевку*, или *плюсно-предплюсну*. С дистальным концом цевки сочленяются проксимальные фаланги пальцев, при этом количество пальцев у птиц варьирует.

3.7 Скелет млекопитающих

Позвоночный столб образован *платицельными* позвонками с плоскими сочленовными поверхностями (рис.27), между которыми располагаются межпозвоночные диски.

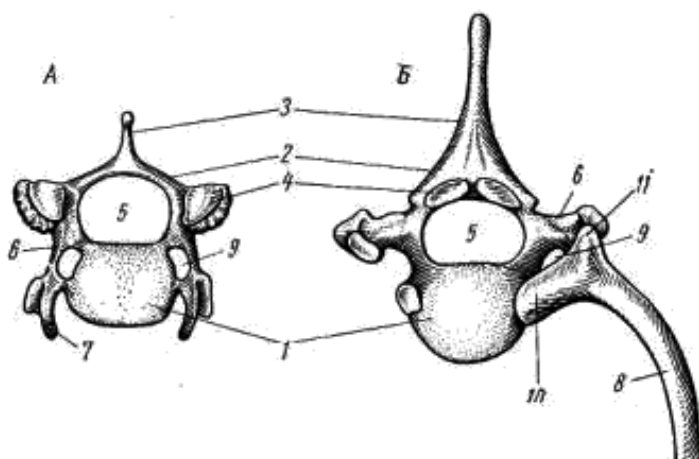


Рис.27. Позвонки лисицы. А – шейный позвонок; Б – грудной позвонок; 1 – тело позвонка; 2 – верхняя дуга; 3 – остистый отросток; 4 – сочленовные поверхности верхних дуг; 5 – канал для спинного мозга; 6 – поперечный отросток; 7 – рудимент шейного ребра; 8 – ребро; 9 – отверстие для кровеносных сосудов; 10 – головка ребра; 11 – бугорок ребра.

У млекопитающих чётко различаются пять отделов позвоночного столба: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Шейный отдел у подавляющего большинства видов состоит из семи позвонков, лишь ламантин (6) и различные ленивцы (6-10) являются исключениями. Первые два позвонка имеют особое значение, они образуют атлантно-осевой комплекс, который обеспечивает подвижность головы. Затылочная кость черепа сочленяется с атлантом посредством двух затылочных мыщелков (как и у земноводных, тогда как у рептилий и птиц – только один).

Грудной отдел состоит из большого числа позвонков – от 9 до 24 у разных видов. Грудные позвонки отличает более крупное тело, но главное – к каждому из них присоединяется по паре рёбер, состоящих из костного и хрящевого отделов. Каждое ребро своей костной головкой сочленяется с телом позвонка, а бугорком – с поперечным отростком. Костное тело ребра переходит в хрящевой отдел, который у передних рёбер (истинные рёбра) соединяется с грудиной, другие рёбра до грудины не доходят (ложные рёбра). Грудина представляет собой плоскую кость, состоящую из трёх отделов: рукоятки, тела и мечевидного отростка, который обычно остаётся хрящевым.

Грудные позвонки, рёбра и грудина в совокупности образуют грудную клетку, которая надёжно защищает органы дыхания, сердце, крупные кровеносные сосуды и обеспечивает рёберный тип дыхания.

Поясничные позвонки наиболее мощные, они несут рудиментарные рёбра, срастающиеся с поперечными отростками. Количество позвонков в этом отделе у разных видов варьирует от 2 до 9. Межпозвоночные диски здесь наиболее толстые, поэтому поясничный отдел у млекопитающих очень подвижен.

Крестцовые позвонки срастаются между собой, образуя единую кость – крестец, поэтому это отдел неподвижен. Количество позвонков в крестце обычно четыре. Численность хвостовых позвонков у разных млекопитающих широко варьирует.

Череп млекопитающих имеет ряд особенностей (рис.28). Прежде всего, он полностью окостеневает и у взрослых особей не содержит хрящевых элементов. Для млекопитающих также характерно срастание отдельных костей черепа в более крупные костные образования, а мозговой отдел срастается с висцеральным. В итоге череп млекопитающих, по существу, состоит из сплошного костного монолита, отдельные элементы которого соединены между собой только неподвижно. Исключением является лишь нижняя челюсть, которая подвижно соединяется с височной костью мозгового черепа посредством височно-нижнечелюстного сустава. Подъязычная кость вообще непосредственно не сочленена с черепом и связывается с ним посредством надподъязычных мышц.

Крышу черепа образуют парные лобные и теменные кости, которые являются накладными. Между затылочной и обеими теменными костями находится непарная межтеменная кость. Боковые стенки черепа формируются парными височными костями, которые возникли путём срастания чешуйчатой, каменистой и барабанной костей, превратившихся в её отделы.

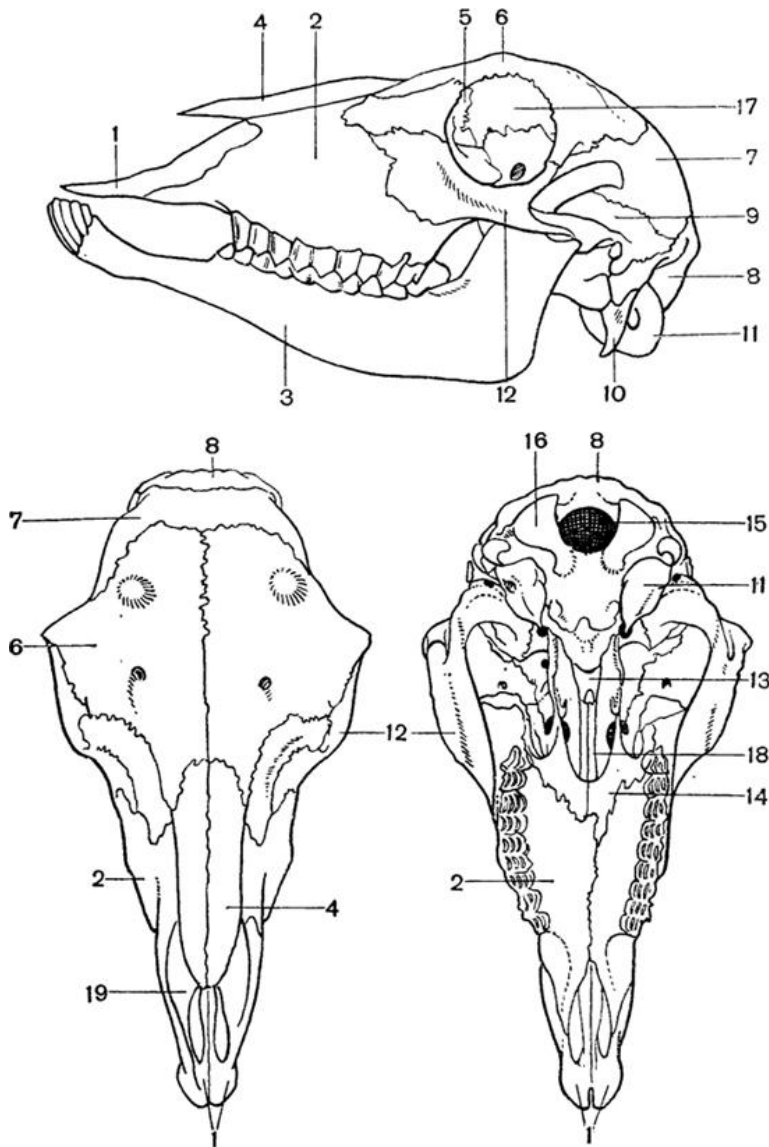


Рис.28. Череп млекопитающего. 1 - межчелюстные кости; 2 — верхнечелюстные кости; 3 — нижняя челюсть; 4 — носовые кости; 5 — слезные кости; 6 — лобные кости; 7 — теменные кости; 8 — затылочная кость; 9 - чешуйчатые кости; 10 - сосцевидные кости; 11 - барабанные кости; 12 - скуловые кости; 13 — основная клиновидная кость; 14 — небные кости; 15 — затылочное отверстие; 16 - затылочные мыщелки; 17 - глазницы; 18 - хоаны; 19 - носовое отверстие.

От чешуйчатого отдела вперёд и кнаружи отходит скуловой отросток, который впереди соединяется со скуловой костью, та, в свою очередь, впереди соединяется со скуловым отростком верхней челюсти. Таким образом, формируется характерная для млекопитающих скуловая дуга, которая является височной дугой смешанного типа, поэтому такой череп относится к *синапсидному* типу.

Основание черепа в задней части сформировано основной и боковыми частями затылочной кости, впереди от неё располагается основная клиновидная кость, а впереди неё – узкая переднеклиновидная кость. Основная клиновидная кость по бокам срастается с крылоклиновидными костями, а переднеклиновидная также по бокам срастается с парной крыловидной, или глазоклиновидной, костью. У человека все перечисленные кости (кроме затылочной) срастаются в единую и очень сложную клиновидную кость.

Висцеральный отдел черепа представлен верхней и нижней челюстями, а также подъязычным аппаратом. Верхние челюсти сформированы парными костями: межчелюстными и верхнечелюстными. Их нёбные отростки совместно с нёбными костями формируют твёрдое костное нёбо, которое разделяет носовую и ротовую полость млекопитающих. Нижняя челюсть устроена ещё проще – её образуют только парные зубные кости, которые спереди неподвижно срастаются друг с другом.

Характерные для нижней челюсти других позвоночных квадратная и сочленовная кости у млекопитающих находятся в полости среднего уха, где выполняют функции слуховых косточек – сочленовная кость видоизменилась в молоточек, а квадратная – в наковальню. Таким образом, в среднем ухе млекопитающих находится не одна слуховая косточка (стремечко), как у всех остальных четвероногих, а три (молоточек, наковальня и стремечко), подвижно сочленённые между собой суставами.

Подъязычный аппарат представлен подъязычной костью, состоящей из тела и двух пар рожек, из которых передняя пара гомологична нижней части подъязычной дуги, а задняя пара – первой жаберной дуге.

Пояс передних конечностей (плечевой пояс) образован лопаткой и ключицей. Самостоятельный коракоид имеется только у однопроходных (утконоса, ехидны), у всех остальных он срастается с лопаткой, образуя клювовидный отросток. Животные, у которых движения в плечевом суставе

осуществляются преимущественно вокруг одной оси, ключицы не имеют, например, у большинства хищных, хоботных, копытных, китообразных.

Свободная конечность имеет типичное строение пятипалой конечности: плечо образовано плечевой костью, предплечье – локтевой и лучевой, кисть состоит из запястья, пясти и фаланги пальцев.

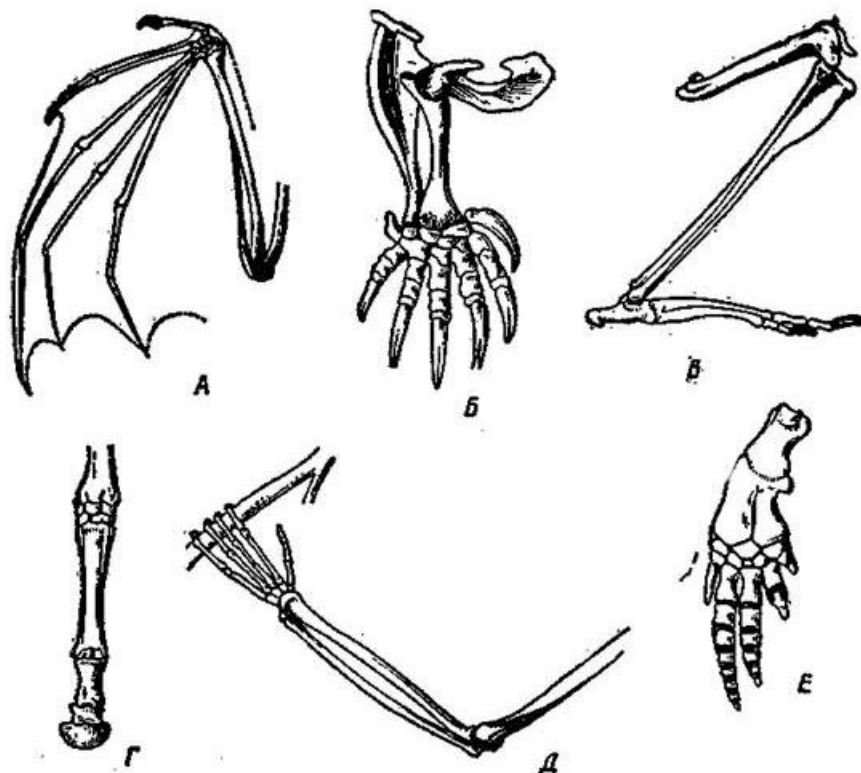


Рис.29. Разнообразие строения конечностей млекопитающих. А – летучая мышь; Б – крот; В – кенгуру; Г – лошадь; Д – орангутан; Е – дельфин.

Пояс нижних конечностей у большинства млекопитающих состоит из парных тазовых, соединённых на брюшной стороне тела посредством симфиза. Поскольку лобковые кости, соединяясь между собой, образуют симфиз, таз у млекопитающих относится к закрытому типу.

Скелет свободной задней конечности состоит из бедра (бедренная кость), голени (большая и малая берцовая) и стопы (кости предплюсны, плюсны и фаланг пальцев). У млекопитающих локтевой сустав направлен назад, а коленный сустав – вперёд.

Несмотря на сходную общую схему строения свободных конечностей, разные виды имеют немало особенностей (рис.29). Например, пальцы кисти летучей мыши сильно удлинены, что связано с полётом. У водных

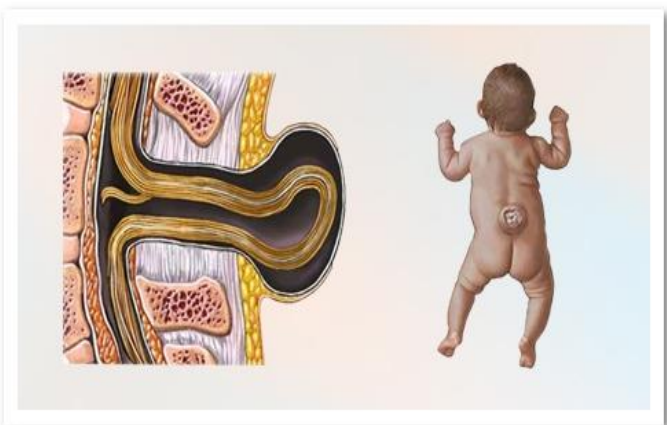
млекопитающих дистальные отделы конечностей также удлинены (кости пясти, плюсны и фаланги пальцев) при укороченных проксимальных отделах (плечо и предплечье, бедро, голень). Однако у наземных млекопитающих всё наоборот – проксимальные отделы длиннее. При этом строение конечности зависит от образа жизни, например, у роющих видов конечность становится мощной и короткой.

3.8 Основные направления эволюции черепа и скелета конечностей хордовых животных

1. Объединение лицевого отдела с мозговым
2. Замена хрящевого черепа костным
3. Подвижное соединение черепа с позвоночником
4. От метаплевральных складок ланцетника к парным плавникам
5. От многолучевого плавника к пятипалой конечности
6. Увеличение подвижности соединения конечностей с
7. Уменьшение числа и укрупнение костей в свободной конечности

3.9 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития скелета у человека

1. увеличение количества позвонков;
2. расщелина дуги позвонков и несрастание остистых отростков позвонков (спинномозговые грыжи);



3. нарушение гетеротопии пояса верхних конечностей (врожденное высокое стояние лопаток – болезнь Шпренгеля);



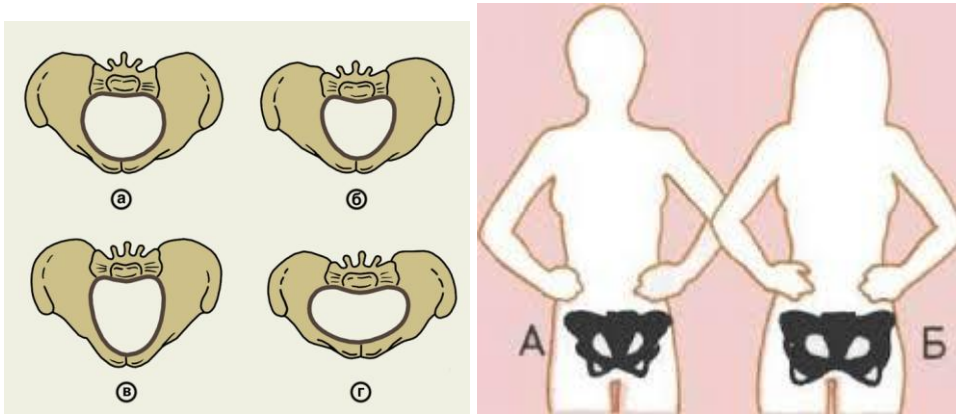
4. слияние шейных и верхнегрудных позвонков (укорочение шеи);



5. сужение грудной клетки;



6. узкий таз;



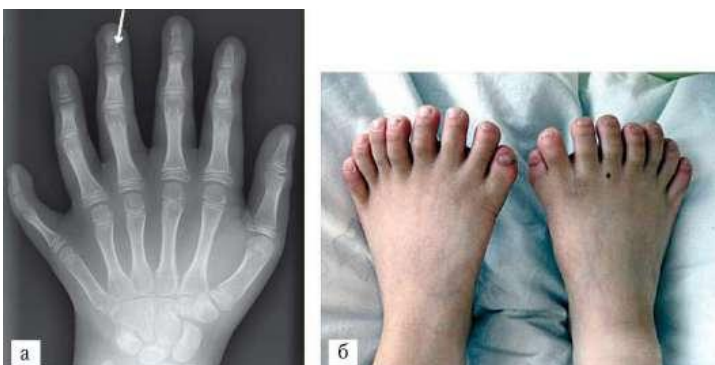
7. персистирование хвоста (хвостовой придаток);



8. сращение пальцев (синдактилия)



9. увеличение количества пальцев (полидактилия).



10. увеличение количества фаланг пальцев (полифалангия).



11. врожденное плоскостопие;



12. врожденная косолапость.



4. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

4.1 Пищеварительная система ланцетника

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, окружённым венчиком щупалец (рис.30).

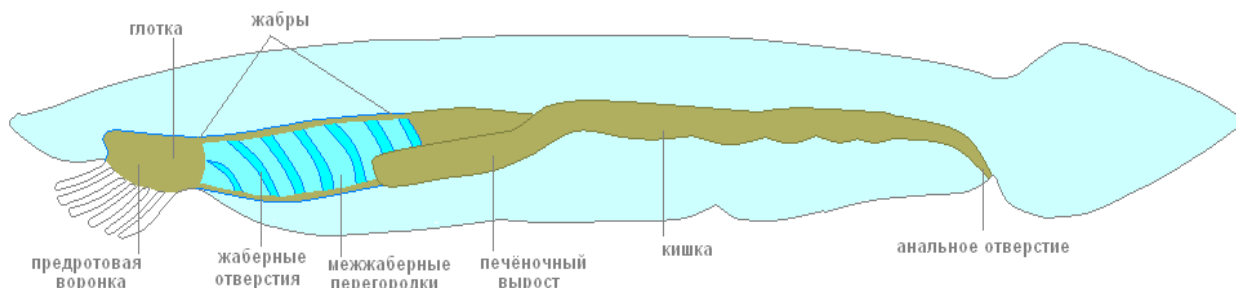


Рис.30. Пищеварительная система ланцетника.

Обширная глотка хорошо приспособлена для сбора планктонных организмов или пищевых частиц, поступающих с током воды. Через многочисленные жаберные щели вода выходит наружу, а пищевые частицы оттеживаются и с помощью глоточных ресничек поступают в кишечник.

4.2 Пищеварительная система миноги

В связи с паразитическим образом жизни у круглоротых челюсти отсутствуют (рис.31).



Рис.31. Присасывательная воронка миноги

Вместо ротовой полости имеется присасывательная воронка, на дне которой находится рот. Пищеварительная трубка не дифференцирована. Желудок отсутствует, глотка, пронизанная жаберными щелями, непосредственно переходит в кишечник, который не разделён на отделы и имеет незначительную длину. Кишечная трубка прямая не образует изгибов. Печень развивается как вырост начального отдела средней кишки и

сохраняет примитивное строение. Поджелудочная железа находится в зачаточном состоянии.

4.3 Пищеварительная система рыб

Пищеварительная система рыб состоит из пищеварительного тракта и пищеварительных желёз. Пищеварительный тракт подразделяется на ротовую полость, глотку, желудок, тонкую и толстую кишку (рис.32).

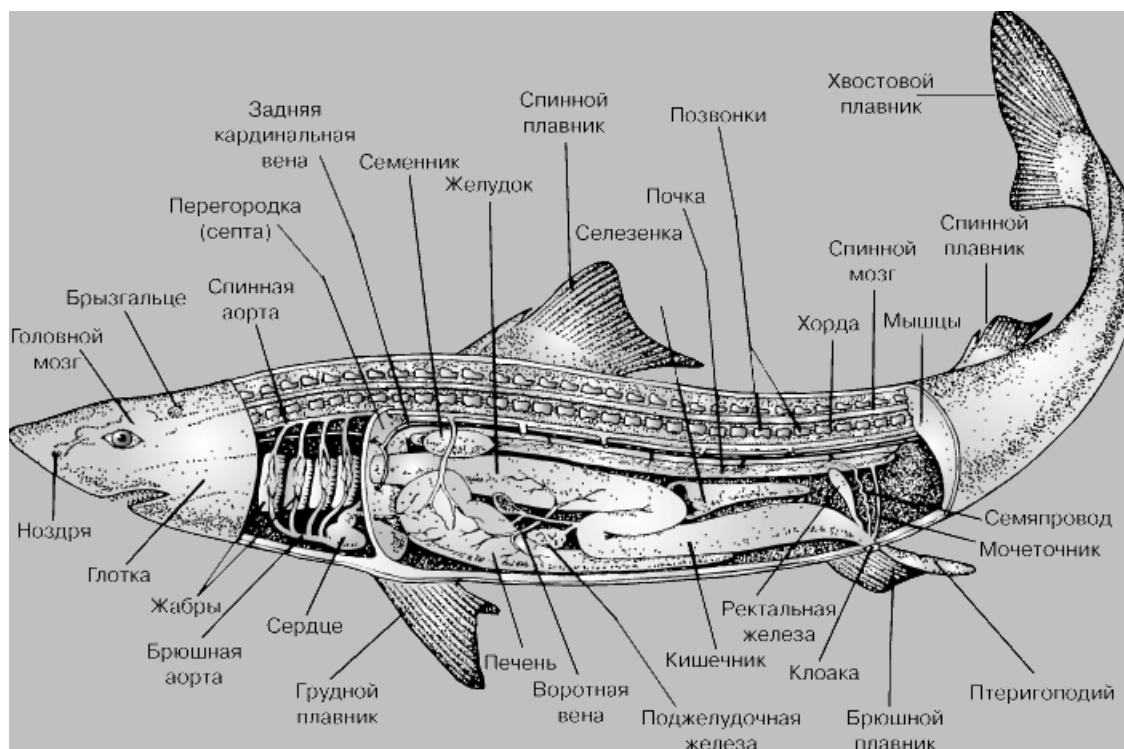


Рис.32. Пищеварительная система рыб

Положение ротового отверстия зависит от способа питания рыбы. У планктоноядных форм рот занимает верхнее положение, у хищников он конечный, а у бентосоядных – нижний. Ротовая полость снабжена многочисленными зубами. Все зубы однотипны (гомодонтная зубная система) и наклонены по направлению к глотке. У хрящевых, как и у костных рыб отсутствует настоящий язык, имеющаяся вместо него складка слизистой оболочки лишена собственных мышц и поэтому не способна выдвигаться.

Пронизанная жаберными щелями глотка активно участвует в процессах питания у мирных рыб (виды, питающиеся растительной пищей или планктоном). Поступление пищи в ротовую полость происходит за счёт

движения жаберных крышек, при этом вода вместе с пищей засасывается в ротовую полость, из неё проходит в глотку и выталкивается из неё через жаберные щели. При этом пища остаётся в глотке, поскольку её не пропускают жаберные тычинки, расположенные на жаберных дугах. У хищных рыб тычинки значительно короче или вообще не развиты, поскольку им нужно не отцеживать пищу, а удерживать её. С этой задачей вполне справляются сами жаберные дуги, не пропуская крупные куски в жаберные щели.

Короткий пищевод ведёт в желудок, который анатомически выражен не у всех видов, например, он отсутствует у карповых. Желудок переходит в тонкую кишку, в начальный отдел которой впадают протоки печени и поджелудочной железы. Именно в этом отделе кишечника расщепляется большая часть высокомолекулярных соединений пищевой кашицы, а также осуществляется всасывание. Тонкая кишка костных рыб значительно длиннее, чем у хрящевых, она образует петли (первая из них называется двенадцатиперстной кишкой), что увеличивает всасывательную поверхность. У многих видов на границе желудка и тонкой кишкой имеются пилорические придатки, в которых расщепляются белки и всасываются аминокислоты.

Печень крупная, обычно многолопастная, относительная масса печени костных рыб меньше, чем хрящевых. Имеется желчный пузырь. Анатомически оформленная поджелудочная железа отсутствует, её структуры диссоциированы в ткани печени.

Тонкая кишка переходит в толстую, которая внешне практически не отличима от тонкой. Спиральный клапан имеется только у низших форм, у высших костных рыб он отсутствует.

Клоака имеется только у двоякодышащих рыб, у всех остальных кишечник открывается наружу анальным отверстием.

У большинства костных рыб имеется плавательный пузырь, который эмбрионально развивается как вырост дорзальной стенки передней части пищеварительного тракта. Плавательный пузырь заполнен воздухом, что

существенно уменьшает удельный вес рыбы и позволяет ей зависать в воде. У хрящевых же рыб плавательный пузырь отсутствует и поэтому, прекращая движение, они начинают сразу же погружаться на глубину.

4.4 Пищеварительная система амфибий

Пищеварительная система начинается с обширной ротоглоточной полости, куда ведёт щелевидное ротовое отверстие (рис.33).

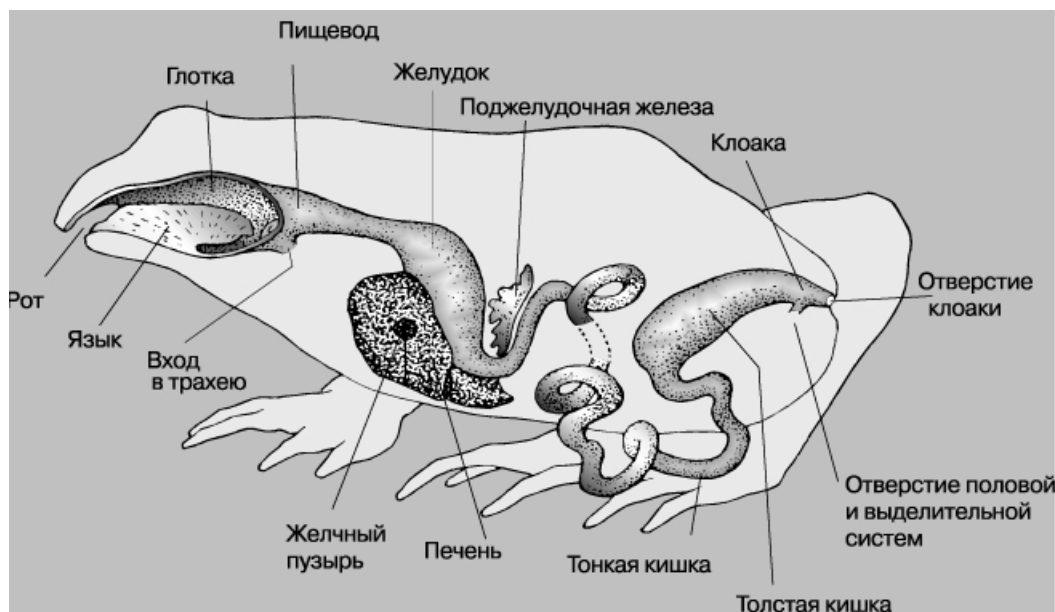


Рис.33. Пищеварительная система земноводных

В общую ротоглоточную полость также открываются отверстия внутренних ноздрей (хоан), слуховых (евстахиевых) труб, гортанная щель, а также протоки слюнных желёз, которые отсутствуют у рыб. Нужно отметить, что слюна земноводных не содержит пищеварительных ферментов, её задача состоит только в смачивании пищевого комка для облегчения его проглатывания.

На межчелюстных, верхнечелюстных костях, сошнике, а у некоторых ещё и на нижней челюсти располагаются простые конические зубы (гомодонтная зубная система), которые основанием прикрепляются к кости, а вершиной обращены назад. Все зубы одинаковы, поэтому земноводные не способны размельчать или пережёвывать пищу, их зубы только

способствуют удержанию добычи. Некоторые амфибии, например, жабы, вообще зубов не имеют.

Почти все амфибии имеют настоящий язык, который располагается на дне ротоглоточной полости. Только немного виды амфибий, постоянно обитающих в воде, лишены языка.

Проглатывание пищи сопровождается перемещением глазных яблок вниз, при этом они давят на пищевой комок и проталкивают его из ротоглоточной полости в короткий, растяжимый пищевод. По пищеводу пища попадает в желудок, который имеет большой объём и более толстые стенки. В желудке пища на некоторое время задерживается, при этом она размельчается благодаря сокращениям мускулатуры желудка, пропитывается желудочным соком и подвергается воздействию ферментов. Из желудка пищевая кашица поступает в кишку, которая подразделяется на тонкую и толстую.

В начальный отдел тонкой кишки – двенадцатиперстную кишку – поступают секреты крупных пищеварительных желёз – печени и поджелудочной железы. Поджелудочная железа располагается в брыжейке кишечника в виде рыхлого тяжа. Её выводные протоки впадают в желчный проток печени. Секрет поджелудочной железы содержит ферменты, которые расщепляют высокомолекулярные соединения химуса до мономеров.

Печень амфибий довольно крупная, имеет желчный пузырь, в котором желчь скапливается и хранится, если животное не питается.

Следующий за двенадцатиперстной кишкой отдел тонкой кишки имеет несколько меньший диаметр, образует несколько петель и переходит в толстую кишку, которая заканчивается прямой кишкой. В толстой кишке всасывается большая часть воды, содержащаяся в химусе, и происходит формирование каловых масс. Прямая кишка открывается в клоаку.

4.5 Пищеварительная система рептилий

Пищеварительная система пресмыкающихся более дифференцирована, чем у земноводных (рис.34). Ротовая полость чётко отделена от глотки, причём у крокодилов и черепах ротовая полость отделена от носовой посредством костного нёба. Железы ротовой полости развиты лучше, чем у амфибий. На дне ротовой полости имеется подвижный язык, снабжённый собственной мускулатурой, причём форма языка у разных форм неодинаковая.

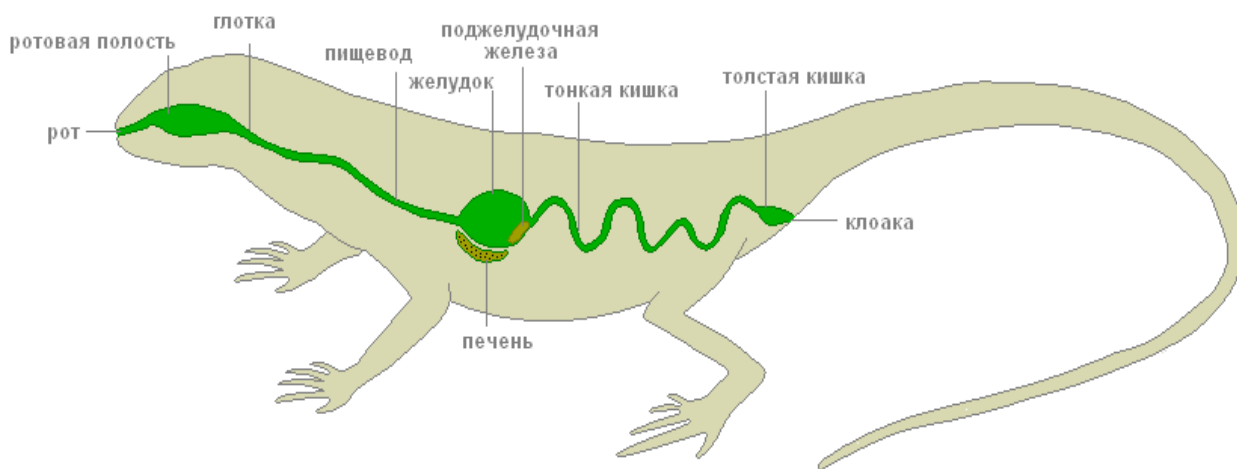


Рис.34. Пищеварительная система пресмыкающихся на примере ящерицы

У большинства рептилий имеются простые конические зубы (гомодонтная зубная система), с помощью которых животное удерживает пищу, однако жевать рептилии не могут, поэтому для того, чтобы оторвать кусок от крупной добычи, приходится, ухватившись за неё зубами, поворачиваться вокруг своей оси (так поступают, например, крокодилы). Зубы располагаются на межчелюстных, верхнечелюстных, нижнечелюстных и крыловидных костях, в отличие от амфибий, сошник не несёт зубов (за исключением гаттерии). Обычно зубы просто прирастают к кости, и только у крокодилов они находятся в альвеолах, что делает их более устойчивыми.

Пищевод более длинный, чем у земноводных, что объясняется значительно большей длиной шеи рептилий. Желудок лежит в передней части брюшной полости. Стенки желудка снабжены хорошо развитой мускулатурой, что обеспечивает его перистальтику. Из желудка химус

попадает в тонкую кишку, начинающуюся двенадцатиперстной кишкой, в которую впадают протоки печени и поджелудочной железы, расположенной в первой петле тонкой кишки.

Сделав несколько петель, тонкая кишка переходит в толстую, причём в области перехода у рептилий имеется небольшой вырост – зачаточная слепая кишка, которая у сухопутных растительноядных видов черепах довольно хорошо развита. Задний отдел толстой кишки образован прямой кишкой, которая открывается в клоаку.

4.6 Пищеварительная система птиц

Пищеварительной системе птиц присущи некоторые особенности, которые, в основном, связаны с приспособлением к полёту (рис.35).



Рис.35. Пищеварительная система птицы

У птиц отсутствуют зубы, что в значительной степени уменьшает массу тела. Однако у них имеется лёгкий и прочный *роговой клюв*, состоящий из верхней части – надклювья и нижней – подклювья. Клюв выполняет множество самых разнообразных функций; это и захват, удержание и измельчение пищи, также он используется в драках с сородичами, им приводят в порядок оперение и т.д.

Язык имеется у всех птиц, но его форма широко варьирует. Обычно язык у птиц очень подвижный. Слюнные железы у некоторых видов развиты хорошо, например у стрижей-салангов, которые строят свои гнёзда из затвердевшей слюны, однако нередко они частично редуцируются, а у козодоев редуцируются почти целиком.

Пищевод очень длинный, поскольку птицы отличаются длинной шеей, у многих птиц (голубей, попугаев) в нижней части пищевода имеется расширение – *зоб*, который не встречается у других позвоночных. В зобе пища временно накапливается и частично перерабатывается (за счёт ферментов, которые поступают из нижележащего железистого желудка). У некоторых видов (голубей, фламинго) в период выкармливания клетки слизистой оболочки зоба быстро делятся, слущиваются и образуют жирную массу (метафорично названную птичьим молоком – на самом деле молоко продуцируют только млекопитающие), которую птица скармливает птенцам.

Без резких границ пищевод переходит в желудок, который у птиц подразделяется на два отдела: переднего *железистого* и заднего – *мускульного*.

Железистый отдел имеет относительно тонкие стенки, в нём пища подвергается химическому воздействию желудочного сока, компоненты которого вырабатывают железы слизистой оболочки. Стенки мускульного желудка значительно более толстые, прежде всего за счёт мощной мускулатуры. Изнутри он выстлан плотной кутикулярной выстилкой, которую образует затвердевший секрет расположенных в нём желёз. Кроме того, в полости мускульного желудка находятся мелкие камешки, специально проглатываемые птицей. Здесь пища, пропитанная желудочным соком, проходит механическую обработку. Мощные сокращения мускулистых стенок перемешивают пищу, которая при этом перетирается жёсткими стенками и камешками, выполняющими функцию жерновов. Таким образом, птица эффективно компенсирует отсутствие зубов.

От мускульного желудка отходит двенадцатиперстная кишка, в петле которой располагается поджелудочная железа. У большинства птиц печень крупная и снабжена желчным пузырём, но у некоторых (голубь) его нет. Тонкая кишка птиц имеет значительную длину, она переходит в толстую кишку, причём на границе между ними у большинства видов имеется пара небольших слепых выростов, каждый из которых является слепой кишкой. У птиц прямой кишки нет, и толстая кишка непосредственно открывается в клоаку, на спинной стороне которой имеется слепой вырост – *фабрициева сумка*, являющаяся центральным органом иммунной системы. Отсутствие прямой кишки позволяет облегчить вес птицы, но при этом становится невозможным накапливать фекалии в кишечнике, поэтому птицы часто испражняются.

4.7 Пищеварительная система млекопитающих

Пищеварительная система млекопитающих отличается особой сложностью и многообразием частных особенностей, которым обладает тот или иной вид (рис.36).

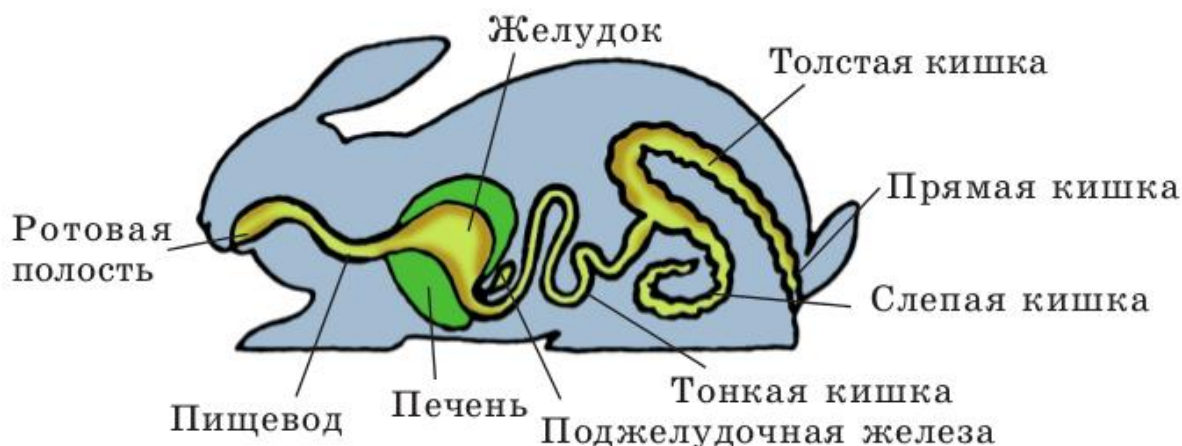


Рис.36. Пищеварительная система млекопитающих

Ротовая полость ограничена спереди подвижными губами, с боков – щеками, сверху – нёбом, снизу – диафрагмой рта, задняя стенка отсутствует и через отверстие зева ротовая полость сообщается с глоткой. Для млекопитающих характерно разделение ротовой полости на преддверие (пространство между губами и зубами) и собственно ротовую полость, в

которой находится язык. Однако не у всех млекопитающих губы располагаются впереди зубов, у некоторых видов (например, слепыша, слепушонка) всё обстоит как раз наоборот – губы находятся позади зубов и предохраняют ротовую полость от попадания в неё комьев земли, когда животное прогрызает зубами норы в плотной почве.

В альвеолах верхних и нижней челюсти располагаются зубы (*текодонтная* зубная система), причём для млекопитающих характерна *гетеродонтность*, т.е. имеет место морфологическое разделение зубов на функциональные группы. Различают резцы, имеющие долотообразный режущий верхний край коронки, клыки, с заострённой конической коронкой, предкоренные (малые коренные, ложные коренные), с жевательной поверхностью и бугорками на ней, коренные (моляры), у которых жевательная поверхность обширнее и больше бугорков. Дифференцированные зубы обеспечивают млекопитающим значительные преимущества перед другими классами позвоночных, поскольку позволяют им не только отрывать куски пищи, но и пережёвывать их до гомогенной массы, что в значительной степени облегчает пищеварение и ускоряет процесс усвоения питательных веществ.

У млекопитающих хорошо развит язык, посредством которого животные схватывают пищу, пьют, лакают, перемешивают пищевые массы в ротовой полости.

Слюнные железы у разных видов развиты неодинаково. Наиболее значительны они у жвачных (например, корова в течение суток выделяет до 56 л слюны), тогда как у китообразных совсем не развиты.

Глотка дифференцирована на три отдела: носоглотка (проводит только воздух), ротоглотка (проводит воздух и пищу) и гортаноглотка (проводит только пищу). Пищевод у млекопитающих хорошо развит, его длина соотносится с длиной шеи. Желудок всегда чётко дифференцирован от соседних отделов пищеварительного тракта. У большинства видов желудок делится на несколько отделов, что связано с характером питания.

Кишечник подразделяется на тонкую и толстую кишку, в тонкой кишке происходит расщепление полисахаридов (кроме целлюлозы), белков и жиров. В начальный отдел тонкой кишки – двенадцатиперстную кишку – открываются протоки печени и поджелудочной железы, которые обычно предварительно объединяются в общий проток.

В толстой кишке происходит всасывание воды из переработанного химуса, формирование каловых масс и их накопление. У млекопитающих хорошо выражена слепая кишка, имеющая особое значения для переработки целлюлозы.

Толстая кишка заканчивается прямой кишкой, которая у млекопитающих хорошо выражена, она открывается наружу анальным отверстием. У однопроходных кишечник открывается в клоаку. Общая длина кишечника у млекопитающих всегда больше длины тела (например, у хищника ласки в 2.5 раза, а у травоядной овцы в 29 раз).

4.8 Основные направления эволюции пищеварительной системы хордовых животных

1. Усиление главной функции:

- а) удлинение и дифференцировка кишечной трубки на отделы;
- б) развитие в переднем отделе органов захвата и механической обработки пищи: челюстей, зубов, языка;
- в) развитие пищеварительных желез;
- г) развитие структур, обеспечивающих наиболее интенсивное всасывание питательных веществ (продольные и поперечные складки, ворсинки, микроворсинки тонкого кишечника).

2. Разделение органов и функций — разделение ротовой полости на отделы: дыхательный и пищеварительный.

3. Расширение количества выполняемых функций (пищеварительной, защитной, гормональной, синтеза витаминов, терморегуляторной).

Появление и развитие зубочелюстного аппарата коррелировало с изменениями в висцеральном скелете и было связано с адаптациями к среде обитания и определенному виду питания:

- 1) произошли укорочение длины челюстей, уменьшение количества зубов и их смены в течение жизни до двух (дифидонтизм);
- 2) дифференцировка зубов на резцы, клыки и коренные;
- 3) изменялась форма жевательной поверхности коренных зубов и т.д.;
- 4) у человека, кроме того, в связи с изменением характера пищи и развитием речи зубная дуга приобрела параболическую форму, произошло смыкание зубов в единый ровный плотный ряд, уменьшилась длина клыков, исчезли диастемы, движение челюстей стало возможным в трех направлениях, лицевой угол приблизился к прямому, выдвинулся вперед подбородочный выступ.

Развитие слюнных желез позвоночных происходило от одноклеточных к многоклеточным; к их внеэпителиальной обособленности и расширению функций.

Рекапитуляция основных этапов филогенеза начального отдела пищеварительной системы наблюдается и в онтогенезе человека. Нарушение этого процесса приводит к развитию онтофилогенетически обусловленных пороков развития.

4.9 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития пищеварительной системы у человека

Из пороков развития, связанных с задержкой эмбриогенеза, известны гипоплазии всей пищеварительной системы, укорочение кишки и недоразвитие любых ее отделов, а также печени и поджелудочной железы. В зависимости от степени недоразвития тяжесть аномалии может быть как незначительной, так и несовместимой с жизнью.

Клинический интерес представляет *гетеротопия тканей поджелудочной железы* в стенке тонкого кишечника или желудка. Иногда

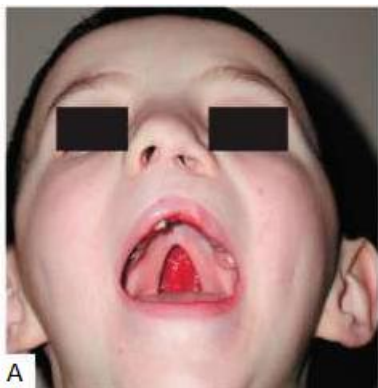
гетеротопированные фрагменты могут симулировать опухолевую трансформацию слизистой оболочки. По данным патологоанатомов, частота этой аномалии - от 0,6 до 5%. Механизм гетеротопии - нарушение клеточной миграции зачатков железы из стенки кишечной трубки.

Таков же механизм формирования другой редкой аномалии - *гетеротопии печеночной ткани* в стенку желудка или кишечника.

С недоразвитием и задержкой дифференцировки связана и такая аномалия, как *персистирование клоака*, при которой мочеполовые пути и прямая кишка объединены. При нормальном развитии после 8-й недели эмбриогенеза клоака должна полностью дифференцироваться на прямую кишку, мочевыделительные и половые протоки.

Также выделяют следующие пороки начальных отделов пищеварительной трубки:

1) односторонняя или двусторонняя расщелина верхней губы, верхней челюсти и не зарращение твердого неба.



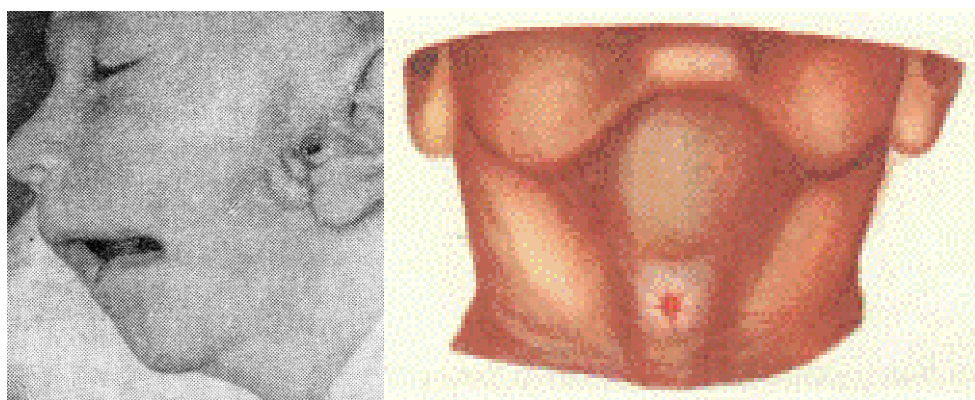
3) наличие дополнительных зубов, трем, диастем, конических зубов, сильно развитых клыков, нарушение прикуса;



4) отсутствие, недоразвитие барабанной полости, слуховых косточек, низкое расположение слуховых проходов;



б) эзофаготрахеальные свищи и латеральные кисты шеи.



5. ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

5.1 Дыхательная система ланцетника

У ланцетника ротовое отверстие ведёт в огромную глотку, стенки которой пронизаны – более сотни пар – жаберными щелями. Они отделены друг от друга тонкими межжаберными перегородками, покрытыми реснитчатым эпителием (рис.37).

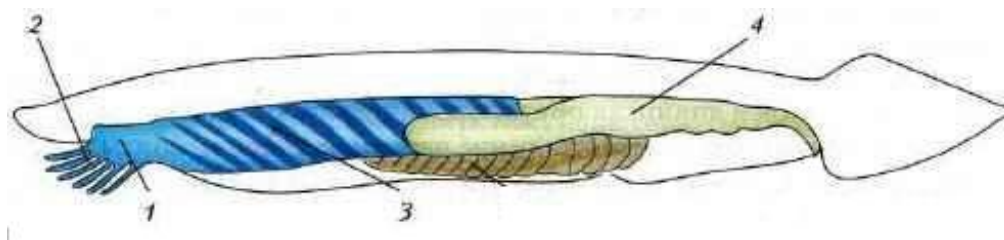


Рис.37. Схема дыхательной систем ланцетника: 1 — предротовая воронка; 2 — щупальца; 3 — жаберные отверстия; 4 — кишка.

Жаберные щели ведут в атриальную полость, открывающуюся наружу атриопором. Вода через рот поступает в глотку, проходит через жаберные щели в окружающую глотку атриальную полость и через атриопор выводится наружу. В межжаберных перегородках проходят жаберные артерии, через которые в кровь поступает кислород, а в воду выделяется углекислый газ. Газообмен происходит за счет разницы давлений газов, которые поступают в места с меньшим давлением.

5.2 Дыхательная система миноги

Дыхательная система у них представлена *внутренними жабрами*, которые представляют собой сферические мешочки (рис.38). Жаберный аппарат миноги открывается на поверхности тела 7 парами наружных жаберных отверстий, которые ведут в жаберные мешки. Жаберные мешки имеют форму двояковыпуклых линз и содержат многочисленные жаберные лепестки, которые располагаются по меридианам внутренних стенок мешков.

В жаберных мешках реализуется однонаправленное процеживание воды сквозь образованный лепестками фильтр, обеспечивающее интенсивное и однонаправленное омывание лепестков. Эта однонаправленность существенна, поскольку позволяет использовать противоточную систему газообмена между водой и кровью.



Рис.38. Жаберный аппарат миноги.

5.3 Дыхательная система рыб

У рыб имеются жабры, расположенные на межжаберных перегородках, которые отходят от жаберных дуг. По обеим сторонам межжаберной перегородки располагаются многочисленные выросты – жаберные лепестки (рис.39).

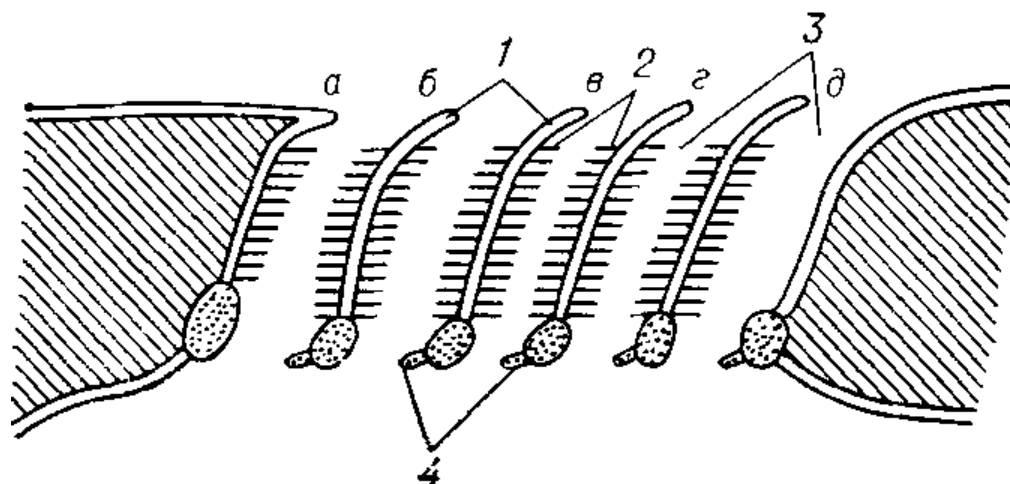


Рис.39. Схема жаберного аппарата акулы.

1-межжаберные перегородки; 2-жаберные лепестки; 3-жаберные щели; 4-жаберные тычинки; а-первая полужабра, б, в, г, д — целые жабры.

Все лепестки, которые находятся на одной стороне межжаберной перегородки, составляют полужабру. Соответственно, две полужабры, расположенные на одной жаберной дуге, образуют одну целую жабру. При этом все жаберные дуги, кроме пятой, несут по одной жабре, в дополнение к этому ещё одна полужабра располагается на подъязычной дуге.

Главный механизм омывания жабер у хрящевых рыб — прокачивание воды сквозь жаберные щели при помощи ротоглоточной полости, действующей в качестве нагнетательного насоса.

Омывание жабер с процеживанием воды сквозь систему лепестков второго порядка у акул близко к тому, что описано для миноги. Точно так же образованы краевые каналы между основаниями лепестков первого порядка, и вода из центральной части жаберного мешка попадает в них, проходя между лепестками второго порядка.

В отличие от хрящевых у костных рыб образуются подвижные костные жаберные крышки, полностью прикрывающие снаружи жабры и всю

глоточную область. Поэтому изменяется и строение жабр, расположенных только на I-IV окостеневших жаберных дугах (рис.40).

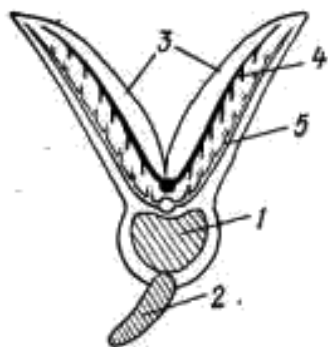


Рис.40. Схема поперечного разреза жаберной дуги костистой рыбы. 1 – жаберная дуга; 2 – жаберная тычинка; 3 – жаберные лепестки; 4 – приносящая жаберная артерия; 5 – выносящая жаберная артерия.

Кожистые межжаберные перегородки редуцируются и практически жаберные лепестки обеих полужабр прикрепляются непосредственно к жаберной дуге, сливаясь своими основаниями, а их свободные концы свисают в жаберную полость.

Важнейшую роль в омывании жабр играет жаберная крышка, под которой снаружи от них образована оперкулярная полость переменного объема. Кожистый край крышки и обширная жаберная перепонка играют роль клапана. Тем самым обеспечены условия, позволяющие оперкулярной полости играть роль всасывательного насоса: из ротоглоточной полости сквозь решетку жабр вода всасывается при отведении жаберной крышки, а при ее приведении — свободно выпускается наружу через клапан, отодвигаемый давлением воды.

К дыхательной системе резонно относить и плавательный пузырь. Действительно, первично он должен был выполнять роль органа воздушного дыхания, поскольку это возможно уже при самом зачаточном состоянии пузыря, чего нельзя сказать о гидростатической функции. Неслучайно у многих низших костных рыб (многопер, костные ганоиды, не говоря уже о двоякодышащих) пузырь по строению подобен легкому.

Для типичного плавательного пузыря характерна связь со спинной стенкой пищевода. У многопера и двоякодышащих рыб легкие, довольно

гладкостенные у первого и более сложнаячеистые у вторых, открываются протоком на брюшной стороне кишечной трубки.

5.4 Дыхательная система амфибий

Характерная особенность земноводных – множественность органов дыхания. В поглощении кислорода и выделении углекислоты участвуют лёгкие, кожа и слизистая оболочка ротоглоточной полости.

У амфибий легкие — обширные мешки (рис.41), подразделенные перегородками на относительно крупные ячейки; в максимальной степени эта ячеистость выражена у жаб. Поверхность легких невелика, например, у лягушки — около 2/3 поверхности кожи.

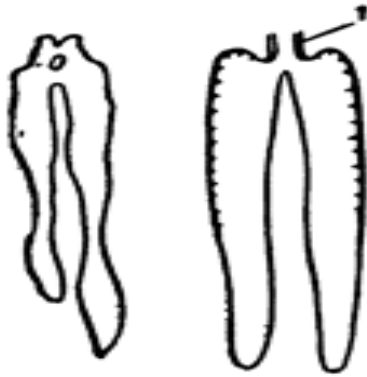


Рис.41. Строение лёгких земноводных. 1 – трахея.

Вентиляцию лёгких осуществляет за счёт движений дна ротоглоточной полости (рис.42).

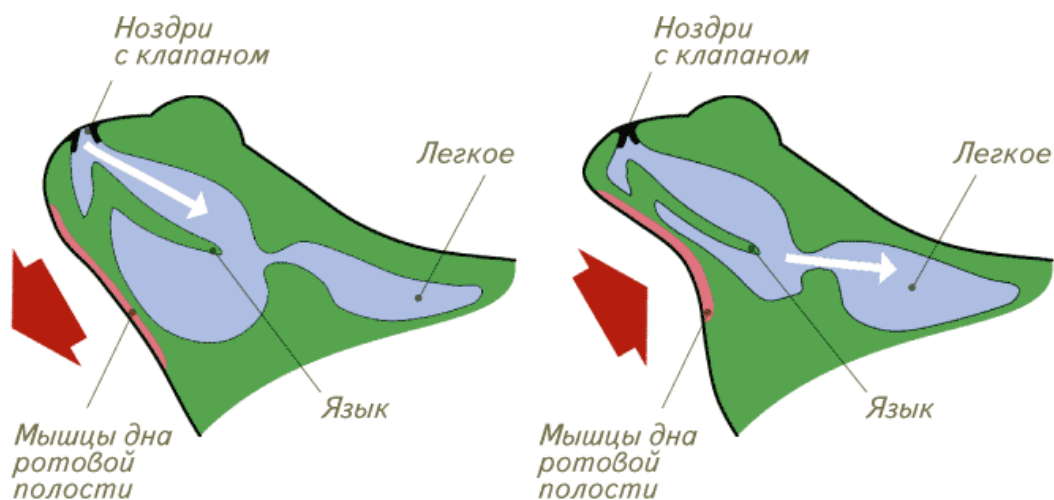


Рис.42. Механизм дыхательных движений земноводных.

У бесхвостых земноводных лёгкие открываются в гортанно-трахейную камеру, ограниченную гортанными хрящами и открывающуюся щелью в ротоглоточную полость. У хвостатых и безногих амфибий трахейно-гортанная камера удлинена и может рассматриваться как зачаток трахеи.

Увлажнение кожи секретом слизистых желёз повышает её проницаемость для газов. У видов влажных местообитаний в газообмене доминирует кожное дыхание, у обитателей сухих мест большая часть кислорода поступает через лёгкие, но кожа играет существенную роль в выделении углекислого газа. У разных видов земноводных через кожу поступает 15-55%, через лёгкие 35-75% и через слизистую ротоглоточной полости – 10-15% потребляемого кислорода.

5.5 Дыхательная система рептилий

Покрытая роговыми образованиями кожа рептилий в дыхании не участвует и основными органами дыхания пресмыкающихся после вылупления из яйца служат парные лёгкие (рис.43).

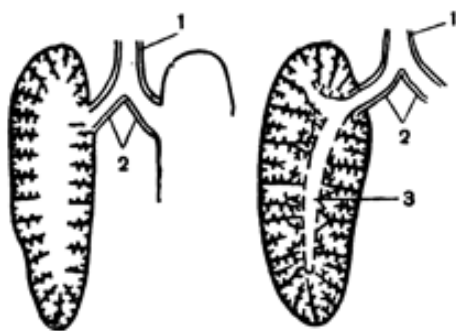


Рис.43. Строение лёгких рептилий. 1 – трахея; 2 – бронх; 3 – внутрилёгочный бронх.

У рептилий ячейки значительно мельче, образуется тонкая губка, но она не заполняет всего объема легких, так как это затруднило бы смену воздуха, вентиляцию отделов с наиболее мелкоячеистой губкой. Развита система обширных внутренних полостей и каналов, обеспечивающих свободное перемещение воздуха внутри легкого. Эти полости могут выходить за пределы основного контура легкого, образуя выпячивания,

легочные мешки (у хамелеонов). Эффективно используются губчатые стенки каналов, окружающие основные возникающие внутри легких потоки воздуха.

Трахейное легкое змей — узкая полоска мелкоячеистой губчатой ткани, которая тянется вдоль трахеи и использует проходящий по ней поток воздуха. Эта полоска может компенсировать трудности в использовании основного легкого (у большинства змей это правое легкое, тогда как левое рудиментарно) в периоды, когда оно бывает сильно потеснено крупной добычей.

У рептилий, как и у всех остальных амниот, развито реберное, всасывательное дыхание. Грудная клетка снимает отмеченные для амфибий ограничения производительности легочного дыхания, поскольку может обслужить легкие любого строения и объема. Как и все амниоты, рептилии имеют длинную (соответственно прибавке длины шеи) трахею, армированную хрящевыми или костными кольцами. Одно из важных последствий приобретения реберного дыхания — отказ от кожного дыхания и сильное ороговение кожи.

Новый способ дыхания сопровождается перестройкой дыхательных путей: образуется неспадающая дыхательная трубка (трахея), стенки которой поддерживаются эластичными хрящевыми кольцами. Вход в трахею (из гортанной камеры) обрамлён перстневидным и парными черпаловидными хрящами.

5.6 Дыхательная система птиц

Дыхательная система птиц резко отличается от дыхательных систем других наземных позвоночных рядом особенностей, интенсифицирующих дыхание и тем самым обеспечивающих высокий уровень потребления кислорода.

Трахея у птиц, как и у рептилий, начинается гортанью, которая армирована перстневидным и парой черпаловидных хрящей. Голосового аппарата гортань не содержит. За ней следует длинная трахея, стенки

которой укреплены полными кольцами, хрящевыми или костными. В месте ее деления на два главных бронха расположена так называемая нижняя, или певчая, гортань. Ее трахейная часть нередко вздута в виде жёсткой камеры – барабана, преобразованного у селезней большинства уток в асимметричный костный пузырь-резонатор.

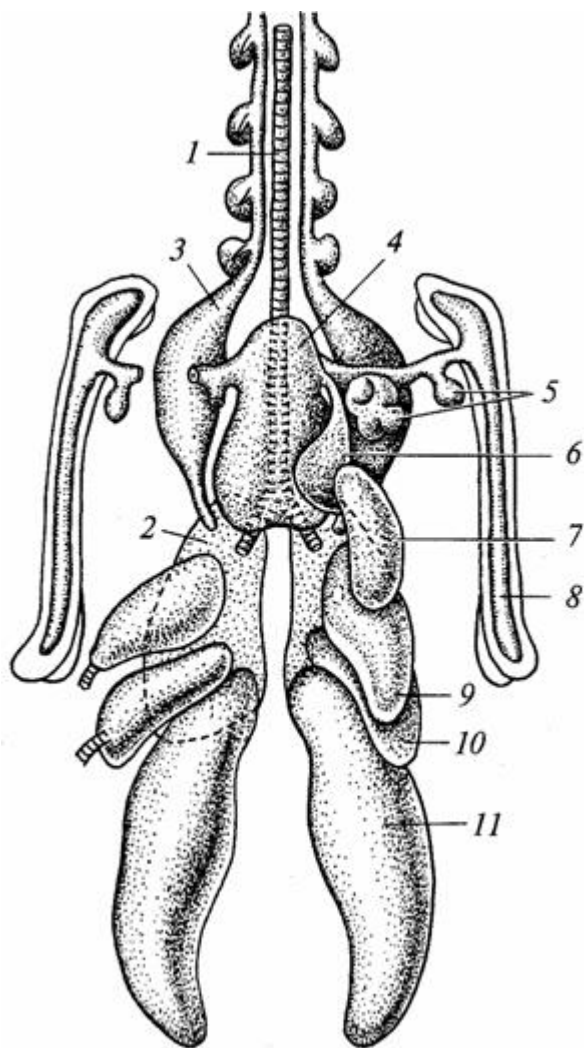


Рис.44. Схема воздушных мешков птиц. 1 — трахея; 2 — легкое; 3 — шейный мешок; 4 — межключичный мешок; 5—8 — выросты межключичного мешка; 9 — переднегрудной мешок; 10 — заднегрудной мешок; 11 — брюшной воздушный мешок

Парные лёгкие относительно невелики по размерам и практически не растяжимы. Они вентилируются расположенными снаружи от них *воздушными мешками* (выросты слизистой оболочки вторичных бронхов). В активном прокачивании воздуха сквозь легкие у птиц участвуют 7 легочных мешков (рис.44), расположенных внутри грудной клетки. Функционально

они делятся на две группы; три передних мешка – это непарный межключичный и пара переднегрудных, в группу задних входят пара заднегрудных и пара брюшных мешков.

Общая дыхательная поверхность лёгких птиц значительно превышает дыхательную поверхность лёгких пресмыкающихся и вполне сопоставима с дыхательной поверхностью легких млекопитающих. У птиц вентиляция легких осуществляется только благодаря экскурсиям грудной клетки (изменениям ее объема вследствие движений грудины и ребер) как в покое, так и в полете.

Благодаря сложному механизму движения через воздушные мешки насыщенный кислородом воздух практически непрерывно, и при вдохе и при выдохе, проходит через лёгкие, обогащая кровь кислородом (так называемое *двойное дыхание*). Более полному насыщению крови кислородом способствует и движение крови навстречу воздуху (принцип противотока).

Это позволяет птицам летать на высотах до 10 км; млекопитающие на такой высоте вообще не могут жить.

5.7 Дыхательная система млекопитающих

В газообмене млекопитающих основная роль принадлежит лёгким, но в нём участвует слизистая поверхность дыхательных путей и частично кожа; через последнюю поступает 1% потребляемого кислорода.

У млекопитающих доведен до совершенства принцип набирающего воздух ячеистого легкого. Его высокая эффективность, достаточная для поддержания высокого уровня метаболизма, достигается за счет совершенства процессов смены воздуха, обеспечиваемых сложным внутрилёгочным древом ветвящихся армированных бронхов (рис.45).

Губчатая структура легких грубее, чем у птиц, диаметр ячеек (альвеол) 25—30 мкм. Это предельно малые величины, при которых поверхностное натяжение на влажных стенках альвеол не препятствует заметным образом расправлению легких.

У млекопитающих процесс дыхания очень прост: это набиране воздуха при расширении легких и выпускание при их частичном спадении, как и у рептилий.

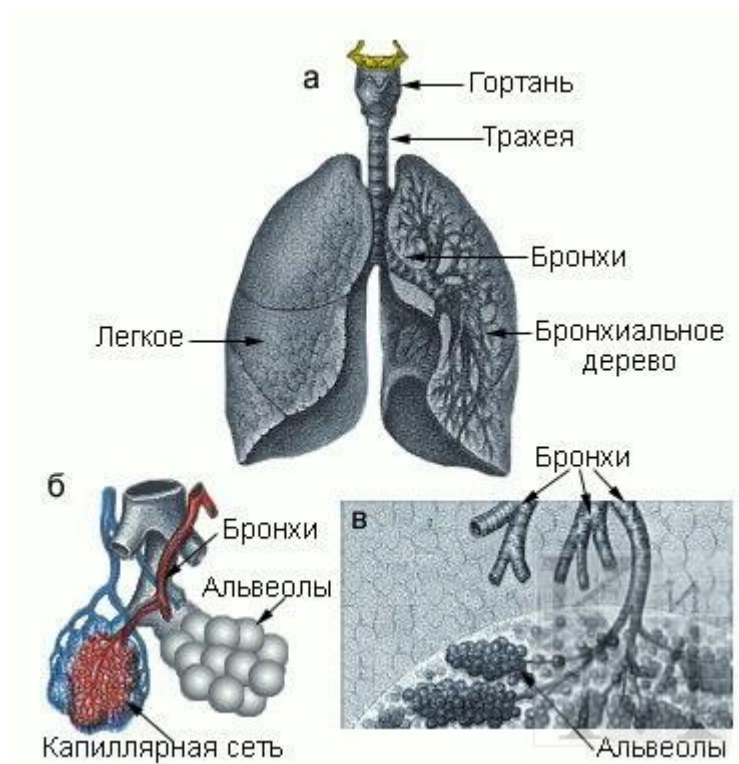


Рис.45. Строение дыхательной системы млекопитающих

При так называемом реберном дыхании с помощью межреберной мускулатуры изменяется объём грудной клетки; при диафрагмальном – тот же объём меняется при опускании и подъёме диафрагмы. В разном сочетании оба механизма функционируют у всех млекопитающих; у хищников преобладает первый механизм, у копытных – второй.

5.8 Основные направления эволюции жаберного и лёгочного дыхания хордовых животных

1. от жаберных щелей ланцетника к жаберному аппарату рыб;
2. увеличение дыхательной поверхности за счет образования жаберных лепестков;
3. образование жаберных капилляров.
4. дифференцировка воздухоносных путей;
5. увеличение дыхательной поверхности легких;

б. достижения максимального тесного контакта между респираторным эпителием и кровеносной системой.

5.9 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития дыхательной системы у человека

В эмбриогенезе человека отражается первоначальное единство пищеварительной и дыхательной систем. На этом основано формирование большой группы врожденных пороков развития пищевода и трахеи типа *эзофаготрахеальных свищей* (рис.46).

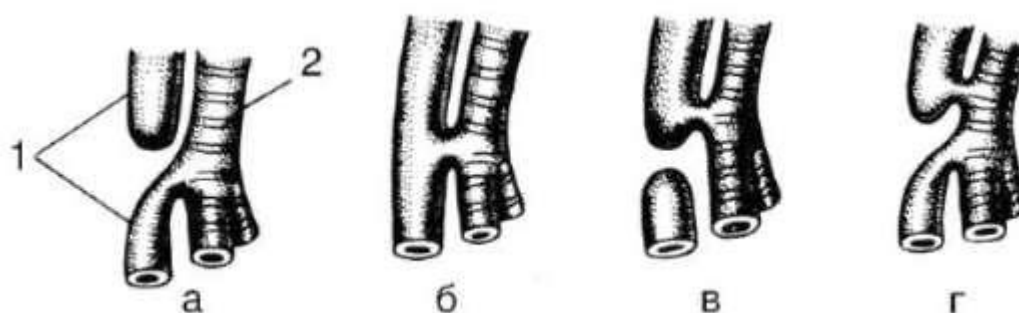


Рис.46. Различные формы эзофаготрахеальных свищей (а - г): 1 - пищевод; 2 - трахея

Нарушением альвеолярной дифференцировки легочной ткани могут быть объяснены дизонтогенетические *bronхолегочные кисты* - округлые полости в легких, отграниченные от окружающих тканей примитивно построенной стенкой недифференцированного бронха, а также кистозная гипоплазия (недоразвитие) легких (рис.47). При этой патологии недоразвитыми оказываются целые доли легкого, которые представляют собой многочисленные полости, связанные с крупными бронхами и имеющие малую площадь поверхности. Газообмен в таких участках легких резко ослаблен.

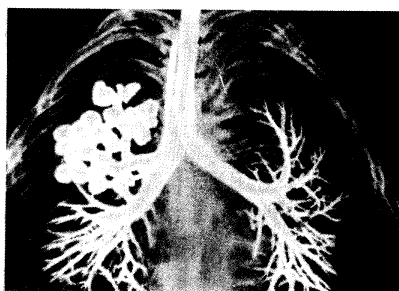


Рис.47. Кистозная гипоплазия лёгкого

Широко известны также гипоплазии диафрагмы от небольших дефектов в ее куполе до полной аплазии. Последняя аномалия несовместима с жизнью и встречается обычно вместе с другими множественными пороками развития.

6. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

6.1 Кровеносная система ланцетника

У ланцетника нет сердца, и продвижению крови, лишенной форменных элементов и дыхательных пигментов, способствуют пульсирующие расширения сосудов, широко разбросанные по телу (главные среди них – «сердца», расположенные в основаниях приносящих жаберных артерий) (рис.48).

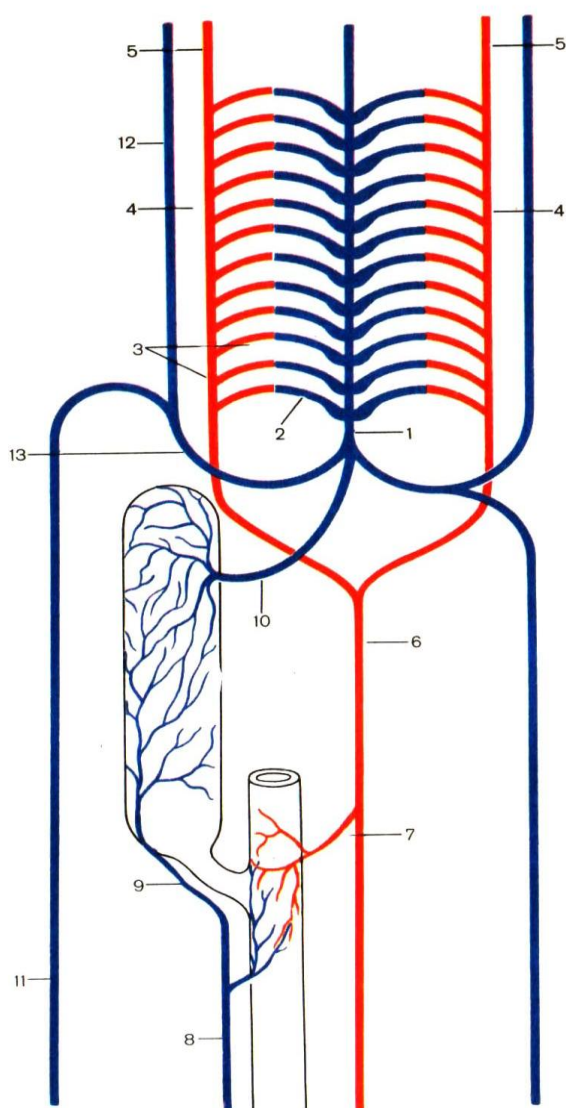


Рис. 48. Строение кровеносной системы ланцетника.

- 1 – Брюшная аорта
- 2 – Жаберные приносящие артерии
- 3 – Жаберные выносящие артерии
- 4 – Корни спинной аорты
- 5 – Сонные артерии
- 6 – Спинная аорта
- 7 – Кишечная артерия
- 8 – Подкишечная вена
- 9 – Воротная вена печени.
- 10 – Печеночная вена
- 11 – Правая задняя кардинальная вена
- 12 – Правая передняя кардинальная вена
- 13 – Общая кардинальная вена

Под глоткой проходит крупный сосуд – брюшная аорта, по которой венозная кровь течёт к переднему концу тела. От неё отходит более сотни – по числу межжаберных перегородок – приносящих жаберных артерий. Выносящие жаберные артерии впадают в парные корни спинной аорты, дающие вперёд две короткие ветви – сонные артерии. Они снабжают кровью передний конец тела. У заднего края глотки парные корни сливаются в спинную аорту, идущую под хордой до конца хвоста; по отходящим от неё артериям кровь поступает во все участки тела. Пройдя систему капилляров, венозная кровь от стенок кишечника собирается в непарную подкишечную вену, идущую к печёночному выросту. Там, вновь распадаясь на капилляры, она образует воротную систему печени. Капилляры печёночного выроста вновь сливаются в короткую печёночную вену, впадающую в небольшое расширение – венозный синус. От переднего и заднего конца тела кровь собирается в парные передние и задние кардинальные вены. С каждой стороны они сливаются в правый и левый кювьеровы протоки, впадающие в венозный синус. От венозного синуса начинается брюшная аорта.

Таким образом, у бесчерепных лишь один круг кровообращения. Их кровь бесцветна и не содержит дыхательных пигментов. Малые размеры тела и тонкая кожа позволяют насыщать кровь кислородом не только в жаберных артериях, но и во всех поверхностных сосудах тела. Благодаря этому насыщенность кислородом крови в артериях и венах сходна.

6.2 Кровеносная система миноги

Кровеносная система круглоротых близка к системе ланцетника. Но у круглоротых появляется настоящее сердце, состоящее из предсердия и желудочка. Есть один круг кровообращения и в сердце только венозная кровь. Крупные вены впадают в тонкостенную венозную пазуху или венозный синус, откуда кровь переходит в предсердие и затем в желудочек, имеющий мощные мышечные стенки. От желудочка отходит брюшная аорта, расширенная начальная часть которой называется луковицей аорты. От

брюшной аорты к межжаберным перегородкам отходят парные приносящие жаберные артерии, каждая из которых снабжает кровью половины впереди и сзади от неё лежащих жаберных мешков. В капиллярах складок жаберных мешков кровь насыщается кислородом и отдаёт углекислоту. Капилляры сливаются в выносящие жаберные артерии, впадающие в лежащую под хордой спинную аорту. От её начальной части отходят сонные артерии, снабжающие кровью передний конец головы, далее отходят артерии к миомерам, пищеварительной трубке и другим органам (рис.49).

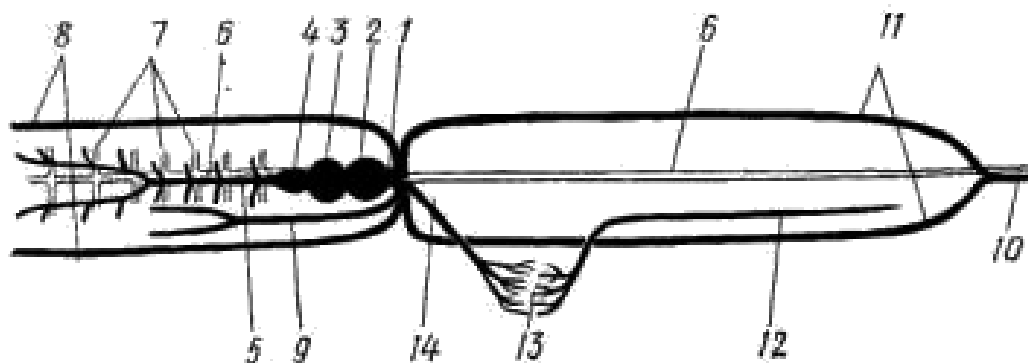


Рис. 49. Схема кровеносной системы речной миноги. 1 – венный синус; 2 – предсердие; 3 – желудочек; 4 – луковица аорты; 5 – брюшная аорта с отходящими от неё приносящими жаберными артериями; 6 – спинная аорта; 7 – выносящие жаберные артерии; 8 – передняя кардинальная вена; 9 – нижняя яремная вена; 10 – хвостовая вена; 11 – задняя кардинальная вена; 12 – подкишечная вена; 13 – воротная вена печени; 14 – печёночная вена.

Венозную кровь в хвостовом отделе собирает хвостовая вена, затем распадающаяся на две задние кардинальные вены. Кровь из головы несут парные передние кардинальные вены. Передние и задние кардинальные вены впадают в венозную пазуху. От мускулатуры языка и нижних частей головы венозная кровь идёт по нижней яремной вене, также впадающей в венозную пазуху. Содержащая усвоенные питательные вещества кровь от кишечника идёт по подкишечной вене, которая в печени распадается на сеть капилляров, образуя воротную систему печени. Её капилляры сливаются в короткую печёночную вену, впадающую в венозную пазуху.

6.3 Кровеносная система рыб

Общая схема кровеносной системы рыб схожа с кровеносной системой круглоротых, но отличается рядом особенностей, связанных с большей подвижностью рыб и их более высоким уровнем обмена. Но так же, как и у круглоротых, у рыб один круг кровообращения и в сердце только венозная кровь (рис. 50).

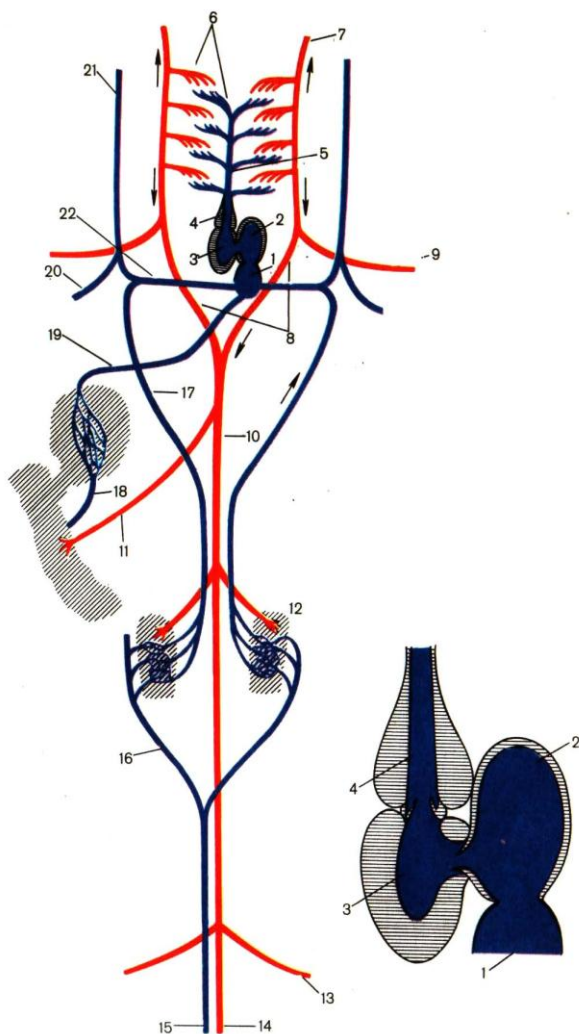


Рис.50. Строение кровеносной системы и сердца рыбы.

- 1 – Венозный синус
- 2 – Предсердие
- 3 – Желудочек
- 4 – Луковица аорты
- 5 – Брюшная аорта
- 6 – Жаберные сосуды
- 7 – Левая сонная артерия
- 8 – Корни спины аорты
- 9 – Левая подключичная артерия
- 10 – Спинная аорта
- 11 – Кишечная артерия
- 12 – Почки
13. Левая подвздошная артерия
- 14 – Хвостовая артерия
- 15 – Хвостовая вена
- 16 – Правая воротная вена почек
- 17 – Правая задняя кардинальная вена
- 18 – Воротная вена печени
- 19 – Печеночная вена
- 20 – Правая подключичная вена
- 21 – Правая передняя кардинальная вена
- 22 – Общая кардинальная вена

Сердце двухкамерное (одно предсердие и один желудочек), но состоит из четырёх отделов: тонкостенного венозного синуса или венозной пазухи, предсердия, желудочка и артериального конуса. Внешне артериальный конус кажется расширенным началом брюшной аорты, но, как и в остальных отделах сердца, его стенки образованы поперечнополосатой мускулатурой; в стенках кровеносных сосудов, включая брюшную аорту, - гладкие мышечные волокна. На внутренней поверхности артериального конуса есть клапаны,

препятствующие обратному току крови. Последовательное сокращение мускулистых желудочка и артериального конуса повышает кровяное давление, ускоряя кровоток.

От артериального конуса отходит брюшная аорта, распадающаяся на четыре (у костных рыб) или пять (у хрящевых рыб) пар приносящих жаберных артерий, которые снабжают кровью расположенные на жаберных дугах жабры. Окислившаяся в капиллярах жаберных лепестков кровь собирается в выносящие жаберные артерии, которые впадают в корни спинной аорты, позади жаберного отдела сливающиеся в спинную аорту. Спереди корни аорты, отделив сонные артерии, тоже сливаются друг с другом. Лежащая под позвоночным столбом спинная аорта последовательно ответвляет артерии, снабжающие кровью мускулатуру и внутренние органы, и уходит в гемальный канал хвостового отдела позвоночного столба; здесь её называют хвостовой артерией.

Собравшая венозную кровь из хвостового стебля хвостовая вена входит в полость тела и разделяется на правую и левую воротные вены почек. У части костных рыб, как и у хрящевых, они входят в почки и распадаются там на капилляры, т.е. образуют воротную систему почек; почечные капилляры, сливаясь, впадают в задние кардинальные вены. Однако у многих костистых рыб в правой почке воротная система частично редуцируется: часть крови по анастомозам сразу переходит в правую заднюю кардинальную вену, минуя капилляры. Несущие кровь из головы передние кардинальные вены, собирающие кровь из грудных плавников подключичные вены и задние кардинальные вены каждой стороны сливаются в соответствующий – левый или правый кювьеров проток, впадающие в венозную пазуху. Вены, собирающие кровь от желудка, селезёнки и всего кишечника, сливаются в воротную вену печени; она входит в печень и распадается на капилляры, образуя воротную систему печени. Печёночные капилляры вновь сливаются в вены, объединяющиеся в короткую печёночную вену, впадающую непосредственно в венозную пазуху.

6.4 Кровеносная система амфибий

Сердце взрослых земноводных трёхкамерное: два предсердия и один желудочек. К правому предсердию примыкает тонкостенная венозная пазуха, от желудочка отходит артериальный конус. Таким образом, в сердце пять отделов. Оба предсердия открываются в желудочек общим отверстием; расположенные здесь атриовентрикулярные клапаны при сокращении желудочка не пропускают кровь обратно в предсердия. Мускулистые выросты стенок желудочка образуют ряд сообщающихся друг с другом камер, что препятствует перемешиванию крови. Артериальный конус отходит от правой стороны желудочка; внутри него расположен длинный спиральный клапан. От артериального конуса самостоятельными отверстиями начинаются три пары артериальных дуг; вначале все три сосуда с каждой стороны идут вместе и окружены общей оболочкой.

Первыми от артериального конуса отходят правая и левая кожно-лёгочные артерии – гомологи IV пары жаберных дуг; они распадаются на кожную и лёгочную артерии. Затем отходят дуги аорты – гомологи II пары жаберных дуг. Отделив затылочно-позвоночную и подключичную артерии, снабжающие кровью мускулатуру туловища и передних конечностей, они сливаются под позвоночным столбом в спинную аорту. Последняя отделяет мощную кишечно-брыжеечную артерию (снабжает кровью пищеварительную трубку); по другим ответвлениям спинной аорты кровь идёт к остальным органам и в задние конечности. Последними от артериального конуса отходят общие сонные артерии – гомологи I жаберной дуги. Каждая из них распадается на наружную и внутреннюю сонные артерии.

Венозная кровь из заднего отдела тела и задних конечностей собирается бедренными и седалищными венами, сливающимися в парные подвздошные или воротные вены почек, которые распадаются в почках на капилляры, т.е. образуют воротную систему почек. От правой и левой бедренных вен отходят вены, сливающиеся в непарную брюшную вену,

идущую по брюшной стенке в печень, где она распадается на капилляры. Капилляры почек сливаются в многочисленные выносящие вены, которые впадают в непарную заднюю полую вену; в неё же впадают вены от половых желез. Задняя полая вена проходит через печень (кровь из неё в печень не попадает), принимает короткие печёночные вены, несущие кровь из печени и впадает в венозную пазуху (рис.51).

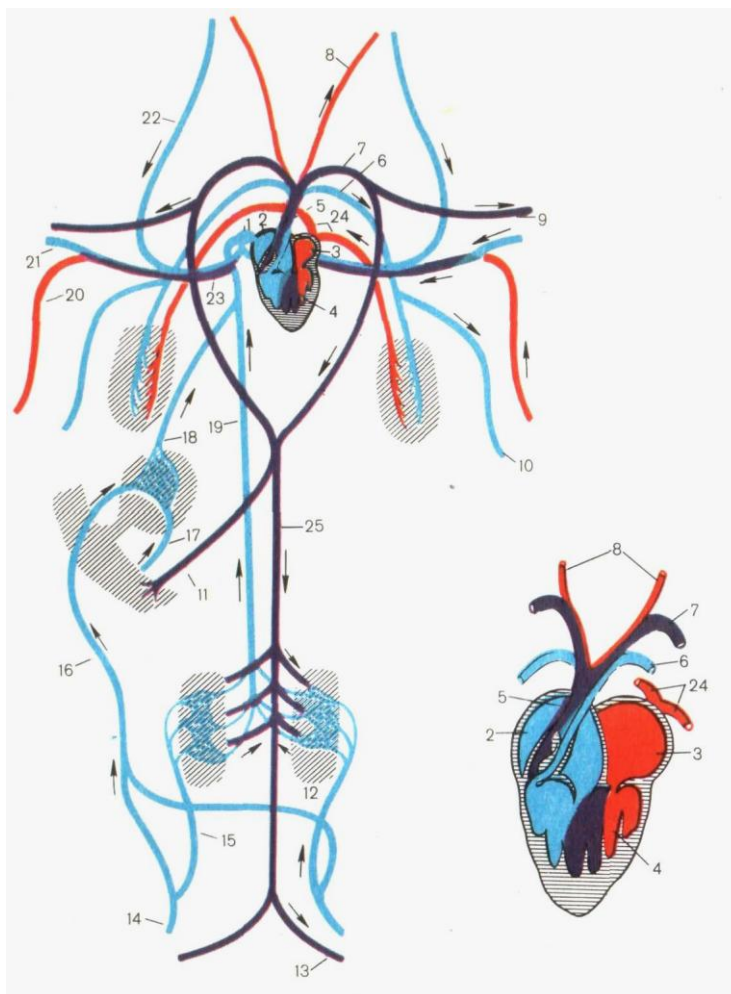


Рис.51.Строение кровеносной системы и сердца амфибий

1. Венозный синус
2. Правое предсердие
3. Левое предсердие
4. Желудочек
5. Артериальный конус
6. Левая легочная артерия
7. Левая дуга аорты
8. Сонные артерии
9. Левая подключичная артерия
10. Левая кожная артерия
11. Кишечная артерия
12. Почки
13. Левая подвздошная артерия
14. Правая подвздошная артерия
15. Воротная вена почек
16. Брюшная вена
17. Воротная вена печени
18. Печеночная вена
19. Задняя полая вена
20. Кожная вена
21. Правая подключичная вена
22. Правая яремная вена
23. Передняя полая вена
24. Легочные вены
25. Спинная аорта.

Окислившаяся в коже артериальная кровь собирается в большую кожную вену, которая вместе с несущей венозную кровь из передней конечности плечевой веной впадает в подключичную вену. Подключичные вены сливаются с наружными и внутренними яремными венами в правую и левую передние полые вены, впадающие в венозную пазуху. Из венозной пазухи кровь поступает в правое предсердие. Артериальная кровь из лёгких собирается в лёгочные вены, впадающие в левое предсердие.

При лёгочном дыхании в правом предсердии собирается смешанная кровь: венозная кровь по полым венам из всех отделов тела и артериальная кровь, пришедшая по кожным венам. Левое предсердие заполняется артериальной кровью из лёгких. При одновременном сокращении предсердий кровь поступает в желудочек, где её перемешиванию мешают выросты его стенок: в правой части желудочка кровь более венозная, а в левой – артериальная. Артериальный конус отходит от правой части желудочка. Поэтому при сокращении желудочка в артериальный конус сначала поступает более венозная кровь, заполняющая кожно-лёгочные артерии. При продолжающемся сокращении желудочка давление в артериальном конусе нарастает, спиральный клапан сдвигается, открывая отверстия дуг аорты, в которые устремляется смешанная кровь из центральной части желудочка. Когда желудочек полностью сократится, в конус попадает наиболее артериальная кровь из левой половины желудочка. Она не может пройти в кожно-лёгочные артерии и дуги аорты, так они уже заполнены кровью. Напор крови, максимально сдвигая спиральный клапан, открывает устья сонных артерий, куда потечёт, направляясь в голову артериальная кровь.

Таким образом, у земноводных хотя и образуется два круга кровообращения, но благодаря единственному желудочку они полностью не разобщены. Такое строение кровеносной системы связано с двойственностью органов дыхания и соответствует земноводному образу жизни этого класса, давая возможность находиться на суше и длительное время проводить в воде.

6.5 Кровеносная система рептилий

Сердце у пресмыкающихся трёхкамерное. Предсердия разделены полной перегородкой; каждое открывается в желудочек самостоятельным отверстием, снабжённым клапаном из полулунных складок. Желудочек имеет неполную перегородку, разделяющую его на две части: в момент систолы перегородка доходит до спинной стенки желудочка, на короткое

время полностью разделяя его, что имеет значение для разделения потоков крови с разным содержанием кислорода (у крокодилов перегородка полная, но с отверстием в центре). Венозная пазуха слита с правым предсердием (рис.52).

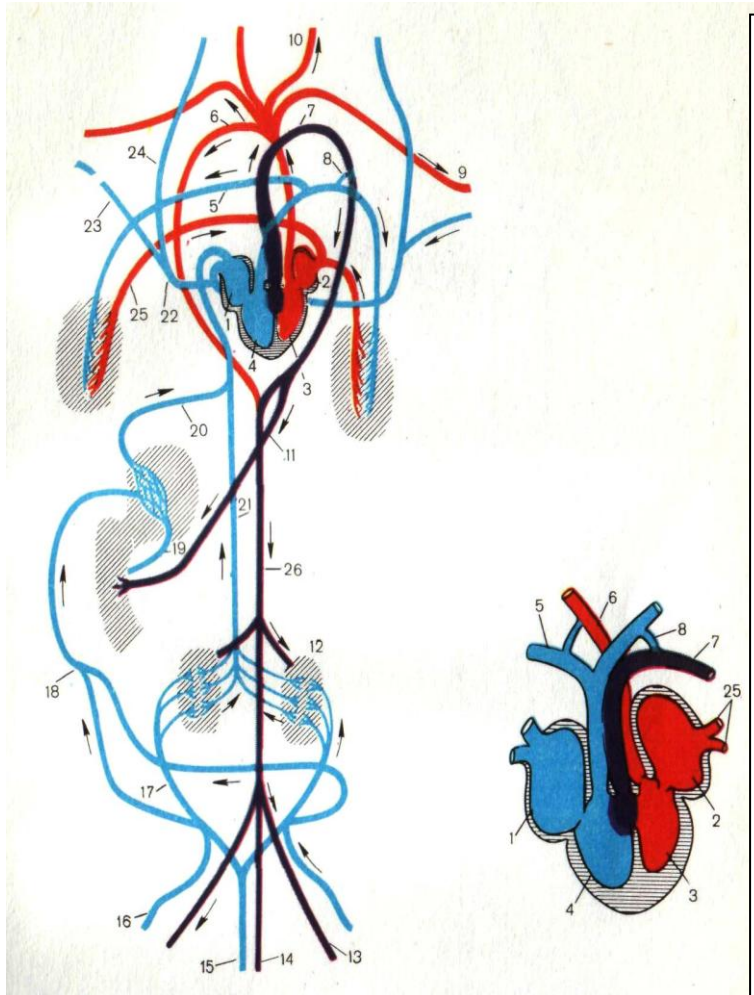


Рис.52. Строение кровеносной системы и сердца рептилии.

- 1 – Правое предсердие.
- 2 – Левое предсердие
- 3 – Левая половина желудочка
- 4 – Правая половина желудочка
- 5 – Правая легочная артерия
- 6 – Правая дуга аорты
- 7 – Левая дуга аорты
- 8 – Левый артериальный проток
- 9 – Левая подключичная артерия
- 10 – Левая сонная артерия
- 11 – Кишечная артерия
- 12 – Почки
- 13 – Левая подвздошная артерия
- 14 – Хвостовая артерия
- 15 – Хвостовая вена
- 16 – Правая бедренная вена
- 17 – Правая воротная вена почек
- 18 – Брюшная вена
- 19 – Воротная вена печени
- 20 – Печеночная вена
- 21 – Задняя полая вена
- 22 – Правая передняя полая вена
- 23 – Правая подключичная вена
- 24 – Правая яремная вена
- 25 – Правая легочная вена
- 26 – Спинная аорта

Артериальный конус редуцирован и от разных участков желудочка отходят самостоятельно три сосуда. От правой части желудочка, содержащей венозную кровь, отходит лёгочная артерия, делящаяся на правую и левую; от содержащей артериальную кровь левой части желудочка начинается правая дуга аорты, от которой отделяются сонные и подключичные артерии; от середины желудочка отходит левая дуга аорты. Обогнув сердце, левая и правая дуги аорты сливаются в спинную аорту. В лёгочную артерию поступает венозная кровь, в правую дугу аорты и в отходящие от неё сонные

и подключичные артерии – артериальная, а в левую дугу аорты идёт смешанная кровь. Поэтому в спинной аорте смешанная кровь с преобладанием артериальной; ею по отходящим от спинной аорты артериям снабжаются внутренние органы, туловищная мускулатура и задние конечности.

Венозная система пресмыкающихся подверглась меньшим перестройкам. Хвостовая вена в области таза делится на две подвздошные или тазовые вены, принимающие в себя вены от задних конечностей. Подвздошные вены отделяют от себя воротные вены почек и после этого сливаются в брюшную вену. Брюшная вена вместе с несущей кровь от кишечника воротной веной печени распадается в печени на капилляры. Капилляры воротной системы печени сливаются в печёночные вены, впадающие в проходящую через печень заднюю полую вену. Последняя образуется слиянием вен, выносящих кровь из почек, и впадает в правое предсердие. От головы кровь несут парные яремные вены. Соединяясь с подключичными венами, они образуют правую и левую передние полые вены, впадающие в правое предсердие. Левое предсердие принимает лёгочную вену, образовавшуюся слиянием правой и левой лёгочных вен (несут артериальную кровь).

Некоторые особенности кровеносной системы рептилий способны усилить смешивание артериальной и венозной крови, действуя вразрез с основной тенденцией, просматривающейся среди тетрапод. В частности, у черепах, особенно водных, в той или иной мере сохраняются боталловы протоки, способные перебрасывать из легочных артерий часть малоокисленной крови в дуги аорты (т.е. в большой круг).

У крокодилов при их четырехкамерном сердце сохранена левая дуга аорты, несущая в большой круг чисто венозную кровь из правого желудочка. К тому же у них в месте выхода дуг аорты из сердца имеется соединяющее их так называемое паницево отверстие. Эти особенности делают кровеносную систему своих обладателей — амфибиотических рептилий —

более пластичной, способной к переключению на иной режим при длительном отказе от легочного дыхания. Достоинства этого режима состоят в следующем. В указанной ситуации легкие становятся не источником, а потребителем кислорода, и потому поток крови по малому кругу выгодно уменьшить, направляя из него кровь по боталловым протокам или (у крокодила) по левой дуге аорты в большой круг. Это достигается в результате рефлекторного сокращения просвета легочных артериол. У крокодилов снижение пропускной способности легких порождает тенденцию переполнения правого желудочка, питающего левую дугу аорты, и ослабляет наполнение левой половины сердца (получающей кровь после легких) и, тем самым, правой дуги. Баланс наполнения дуг аорты изменяется в пользу левой дуги, складываются условия для перехода крови из нее в правую дугу через паницево отверстие. Такой переход выгоден, поскольку при задержке дыхания и гипоксии он позволяет доставить по сонным артериям к головному мозгу кислород, запасенный миоглобином мышц и доставляемый к сердцу по венам большого круга.

6.6 Кровеносная система птиц

В отличие от пресмыкающихся у птиц полностью разобщены большой и малый круги кровообращения: венозные и артериальные потоки крови нигде не смешиваются, правая (венозная) половина сердца полностью отделена от левой (артериальной).

Сердце птиц очень близко по конструкции к сердцу крокодилов, оно так же обладает мускульным правым атриовентрикулярным клапаном. Но кровообращение несмешанное, поскольку отсутствует левая дуга аорты и всю венозную кровь несет к легким легочная артерия.

Сердце четырёхкамерное, из двух предсердий и двух желудочков. Венозная кровь по крупным венам собирается в правое предсердие и переходит в правый желудочек. От него отходит лёгочная артерия, разделяющаяся на правую и левую ветви, по которым венозная кровь

попадает в соответствующее лёгкое. Окислившаяся в лёгких артериальная кровь по правой и левой лёгочным венам поступает в левое предсердие. Это малый круг кровообращения (рис.53).

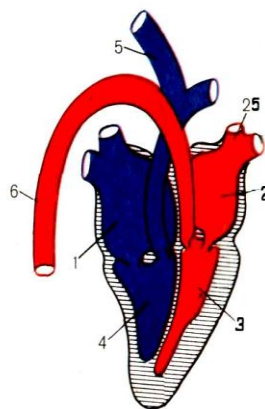
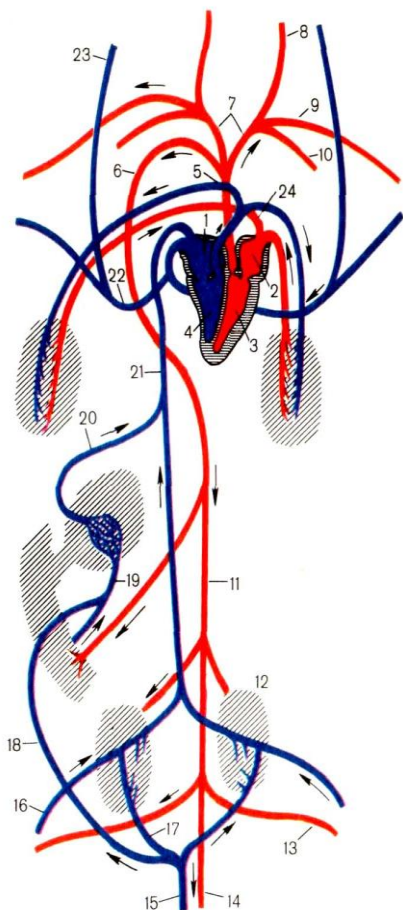


Рис.53. Строение кровеносной системы и сердца птицы.

1. Правое предсердие
2. Левое предсердие
3. Левый желудочек
4. Правый желудочек
5. Правая легочная артерия
6. Дуга аорты
7. Безымянная артерия
8. Левая сонная артерия
9. Левая подключичная артерия
10. Левая грудная артерия
11. Спинная аорта
12. Почки
13. Левая подвздошная артерия
14. Хвостовая артерия
15. Хвостовая вена
16. Правая бедренная вена
17. Правая воротная вена почек
18. Ключично-брыжеечная вена
19. Воротная вена печени
20. Печеночная вена
21. Задняя полая вена
22. Правая передняя полая вена
23. Правая яремная вена
24. Правая легочная вена

Большой круг кровообращения начинается левым желудочком, от которого отходит только один сосуд – правая дуга аорты (левая дуга у птиц полностью редуцируется). Сразу же после выхода из сердца правая дуга аорты отделяет два сосуда – правую и левую безымянную артерии, а сама, круто повернув над правым бронхом, идёт назад вдоль позвоночного столба как спинная аорта. Каждая из безымянных артерий разделяется на идущую в голову общую сонную артерию и мощную подключичную артерию, которая почти сразу же вновь разделяется на идущую в мышцы крыла плечевую артерию и ветвящуюся в мышцах грудины более крупную грудную артерию. Из крупных стволов, отходящих от спинной аорты, нужно упомянуть непарные внутренностную и брыжеечную артерии, снабжающие кровью

желудок и кишечник, парные бедренные и седалищные артерии, снабжающие кровью задние конечности, мышцы брюшной стенки и органы тазовой области.

Венозная система птиц похожа на венозную систему пресмыкающихся, отличаясь лишь частичной редукцией воротной системы почек и редукцией брюшной вены, функционально замещённой копчиково-брыжеечной веной. Из головы венозная кровь собирается в парные яремные вены, из крыла – в плечевую вену, из грудных мышц – в грудную вену. Эти три вены вместе с несколькими более мелкими сосудами, с каждой стороны сливаются в короткие и широкие левую и правую передние полные вены, впадающие в правое предсердие. Несколько мелких вен, собирающих кровь из клоакальной области, сливаются вместе и образуют три вены: непарную копчиково-брыжеечную вену, которая проходит по брыжейке под кишечником и впадает в воротную вену печени, и парные воротные вены почек, каждая из которых входит в соответствующую почку.

В отличие от пресмыкающихся у птиц только часть крови расходится по почечным капиллярам, а остальная кровь двигается по крупным сосудам – продолжениям воротных вен почек – общим подвздошным венам, в которые впадают седалищные и бедренные вены. Приняв почечные вены, общие подвздошные вены выходят из почек и сливаются в заднюю полую вену, которая проходит через печень, принимая в себя печёночные вены, и впадает в правое предсердие. Воротная вена печени образуется слиянием копчиково-брыжеечной вены с несколькими венами, несущими кровь от желудка и кишечника; в печени она распадается на капилляры, кровь из которых по печёночным венам изливается в заднюю полую вену.

6.7 Кровеносная система млекопитающих

У млекопитающих, как и у птиц, большой и малый круги кровообращения полностью разобщены. От левого желудочка четырёхкамерного сердца отходит одна левая дуга аорты. У большинства

видов от неё отделяется короткая безымянная артерия, разделяющаяся на правую подключичную и сонные (левую и правую) артерии; левая подключичная артерия отходит самостоятельно. Спинная аорта – продолжение левой дуги – ответвляет сосуды к мускулатуре и внутренним органам (рис.54).

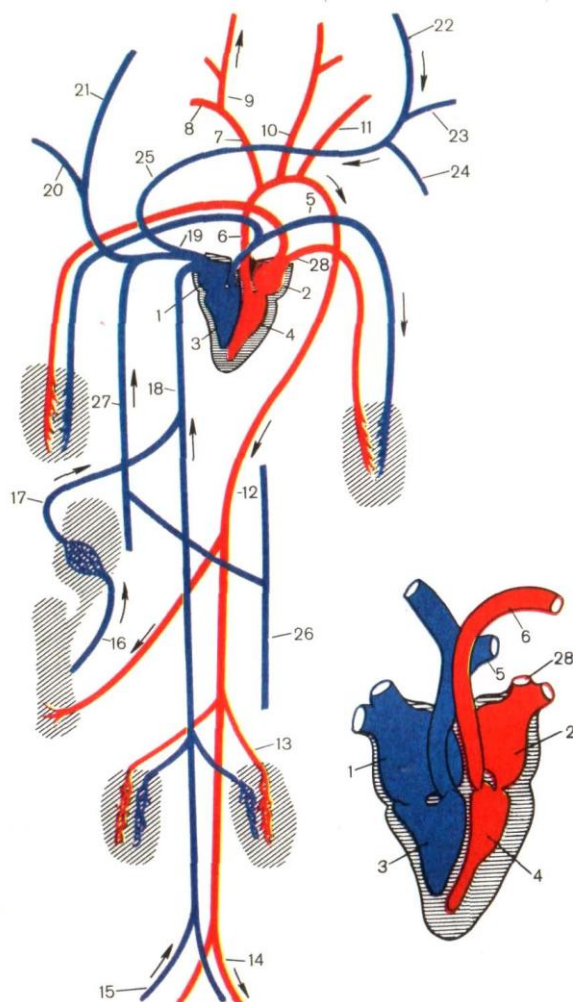


Рис.54. Строение кровеносной системы и сердца млекопитающих.

- 1 – Правое предсердие
- 2 – Левое предсердие
- 3 – Правый желудочек
- 4 – Левый желудочек
- 5 – Левая легочная артерия
- 6 – Дуга аорты
- 7 – Безымянная артерия
- 8 – Правая подключичная артерия
- 9 – Правая сонная артерия
- 10 – Левая сонная артерия
- 11 – Левая подключичная артерия
- 12 – Спинная аорта
- 13 – Почечная артерия
- 14 – Левая подвздошная артерия
- 15 – Правая подвздошная вена
- 16 – Воротная вена печени
- 17 – Печеночная вена
- 18 – Задняя полая вена
- 19 – Передняя полая вена
- 20 – Правая подключичная вена
- 21 – Правая яремная вена
- 22 – Левая яремная вена
- 23 – Левая подключичная вена
- 24 – Верхняя межреберная вена
- 25 – Безымянная вена
- 26 – Полунепарная вена
- 27 – Непарная вена
- 28 – Легочные вены

Лишь у немногих млекопитающих в равной степени развиты обе передние полые вены; у большинства видов правая передняя полая вена принимает в себя безымянную вену, образованную слившимися яремной и левой подключичной венами. Несимметричны и рудименты задних кардинальных вен низших позвоночных – так называемые непарные (позвоночные) вены, характерные только для млекопитающих. У большинства видов левая непарная вена соединяется с правой непарной

веной, впадающей в правую переднюю полую вену. Характерно отсутствие воротной системы почек, что связано с особенностями выделительных процессов.

В остальном кровеносная система млекопитающих имеет те же черты строения, что и у пресмыкающихся. У млекопитающих сохранение именно левой дуги аорты свидетельствует о том, что система их крупных артериальных стволов развивалась из совершенно иного исходного состояния, чем у современных зауропсид (т.е. рептилий и птиц).

По-видимому, у их предков иначе разделился при редукции артериальный конус – не на три сосуда, как у зауропсид, а на два, т. е. легочную артерию и общий ствол обеих дуг. После разделения желудочка они обе оказались связанными с левым желудочком, были первоначально равноценны и симметричны. Давно обнаружено, что стенка основания правой подключичной артерии у человеческого эмбриона построена мощнее, чем основание левой подключичной. Это согласуется с представлением о симметричной исходной системе двух равноценных дуг аорты, в которой безымянная и основание правой подключичной артерии соответствуют проксимальному отрезку правой дуги аорты.

6.8 Эволюция артериальных дуг позвоночных животных

По мере развития зародыша разных позвоночных происходит преобразование дуг аорты.

У рыб первые две пары артериальных дуг редуцируются, а четыре пары (3, 4, 5, 6) функционируют как приносящие и выносящие жаберные артерии. У наземных позвоночных редуцируются первая, вторая и пятая пары дуг. Третья пара жаберных дуг превращается в начальную часть сонных артерий.

За счет четвертой пары развиваются главные сосуды большого круга – дуги аорты. У земноводных и пресмыкающихся развиваются две дуги аорты, у птиц – только правая, у млекопитающих – только левая дуга. У хвостатых

амфибий и некоторых рептилий сохраняется связь между сонными артериями и дугами аорты в виде сонного протока (рис.55).

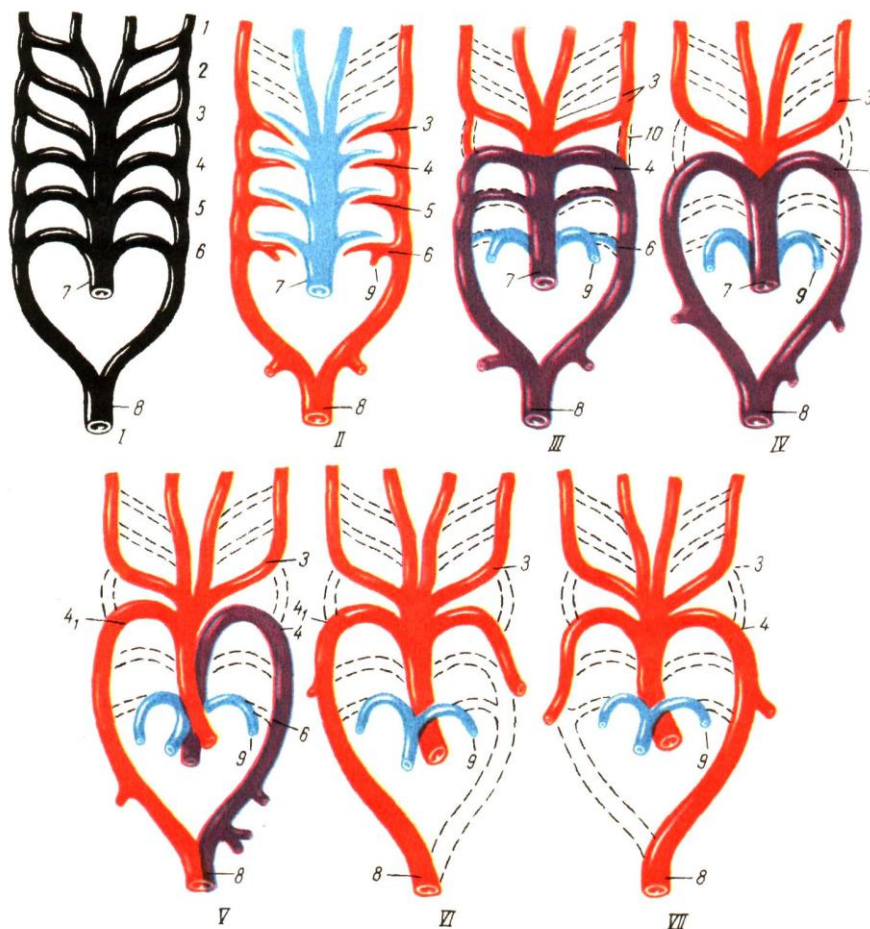


Рис.55. Преобразование жаберных артериальных дуг позвоночных.

I. Исходное положение у зародыша: 1-6 артериальные дуги, 7- брюшная аорта, 8- спинная аорта. II – VII. Артериальная система: II. *Рыб двоякодышащих* (3 – 6 – приносящие и выносящие жаберные артерии, 9 – легочная артерия); III. *Хвостатых амфибий*: 4 – дуга аорты, 6 – боталлов проток, 7 – брюшная аорта, 10 – сонные артерии; IV. *Бесхвостых амфибий*; V. *Рептилий*: 4₁ -правая дуга аорты, 4 – левая дуга аорты. VI. *Птиц*; VII. *Млекопитающих*

За счет шестой пары артериальных дуг у наземных позвоночных развивается главный сосуд малого круга – легочные артерии. До конца эмбриональной жизни они остаются связанными с аортой боталловым протоком. У хвостатых амфибий и некоторых рептилий боталлов проток сохраняется и во взрослом состоянии. У человека сонный и боталлов протоки редуцируются и могут встречаться только как аномалии развития (атавизм).

6.9 Основные направления эволюции кровеносной системы хордовых животных

1. появление и дифференцировка сердца (от 2-х к 4-х камерному);
2. дифференцировка крупных сосудов;
3. развитие второго (легочного) круга кровообращения и полное разделение артериальной и венозной крови и максимального насыщения крови кислородом.

6.10 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития кровеносной системы у человека

Рассмотрим некоторые наиболее часто встречающиеся пороки развития кровеносной системы у человека.

С частотой 1 случай на 200 вскрытий детей, умерших от врожденных пороков сердца, встречается *персистирование обеих дуг* аорты 4-й пары. При этом обе дуги, так же, как у земноводных или пресмыкающихся, срастаются позади пищевода и трахеи, образуя нисходящую часть спинной аорты. Порок проявляется нарушением глотания и удушьем.

Несколько чаще (2,8 случая на 200 вскрытий) встречается *нарушение редукции правой дуги аорты* с редукцией левой. Эта аномалия часто клинически не проявляется.

Наиболее частый порок (0,5-1,2 случая на 1000 новорожденных) - *персистирование артериального, или боталлова, протока*, представляющего собой часть корня спинной аорты между 4-й и 6-й парами артерий слева. Проявляется сбросом артериальной крови из большого круга кровообращения в малый.

Очень тяжелый порок развития - *персистирование первичного эмбрионального ствола*, в результате которого из сердца выходит только один сосуд, располагающийся обычно над дефектом в межжелудочковой перегородке. Такой порок обычно приводит к смерти ребенка.

Нарушение дифференцировки первичного эмбрионального ствола может привести к такому пороку развития, как *транспозиция сосудов* - отхождение аорты от правого желудочка, а легочного ствола - от левого, что встречается в 1 случае на 2500 новорожденных. Этот порок обычно несовместим с жизнью.

Рекапитуляции проявляются и в эмбриональном развитии крупных вен человека. При этом возможно формирование атавистических пороков развития. Среди пороков развития венозного русла можно указать на возможность *персистирования двух верхних полых вен*. Если обе они впадают в правое предсердие, аномалия клинически не проявляется.

При впадении левой полых вены в левое предсердие происходит сброс венозной крови в большой круг кровообращения. Иногда *обе полые вены впадают в левое предсердие*. Такой порок несовместим с жизнью. Данные аномалии встречаются с частотой 1% от всех врожденных пороков сердечно-сосудистой системы.

Очень редкая врожденная аномалия - *неразвитие нижней полых вены*. Отток крови от нижней части туловища и ног осуществляется в этом случае через коллатерали непарной и полунепарной вен, рудименты задних кардинальных вен.

В случае постепенного сужения просвета нижней полых вены за счет различных причин, в частности, сдавления ее растущей опухолью, венозный отток из нижней части тела осуществляется через непарную и полунепарную вены. Это пример рудиментарных структур, сохраняющихся в современном организме не только потому, что их формирование заложено в генетическую программу развития, но и потому, что в критических ситуациях они могут быть полезны для выживания организма.

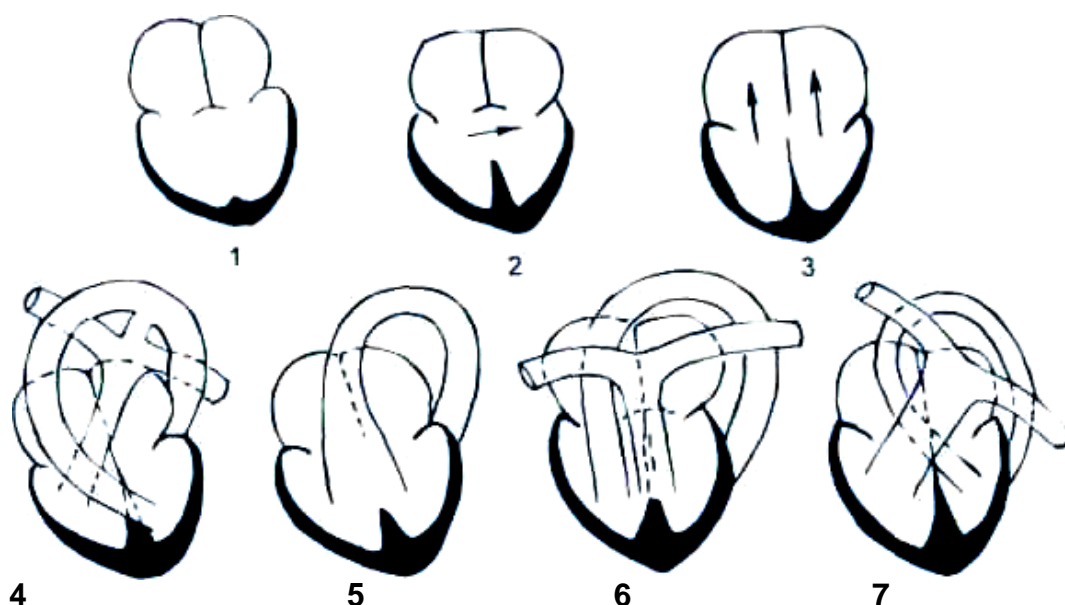


Рис.56. Некоторые аномалии развития кровеносной системы у человека

- 1 — общий желудочек;
- 2 — дефект межжелудочковой перегородки;
- 3 — общий атриовентрикулярный канал;
- 4 — персистирование артериального (боталлова) протока;
- 5 — общий артериальный ствол;
- 6 — транспозиция аорты;
- 7 — стеноз (сужение) аорты, а также дефект межпредсердной перегородки, правая дуга аорты, две дуги аорты, сохранение двух верхних полых вен и др.

7. ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Как известно, выделительная система выполняет две важные функции. Во-первых, она поддерживает заданную концентрацию жидкостей тела, определяемую притоком и удалением воды из крови, т. е. осуществляет осморегуляцию. Во-вторых, эта система выводит из крови вредные и ненужные вещества, прежде всего, конечные продукты азотистого обмена.

Органами выделения позвоночных являются *почки* — парные компактные органы, структурная единица которых представлена *нефроном*.

7.1 Строение нефрона

Воронка (или нефростом), ведущая у большинства низших позвоночных из целома в каналец, гонит туда жидкость при помощи ресничек выстилающего ее мерцательного эпителия. Почечное (или мальпигиево) тельце, которым чаще всего начинается каналец (рис.57), существует наряду с воронкой или же вместо нее. Тельце продуцирует так называемую первичную мочу, фильтруя из крови плазму (воду с растворенными в ней веществами, кроме высокомолекулярных). Оно состоит из клубочка особо тонкостенных капилляров, помещенного в чашу с двойными стенками – так называемую боуменову капсулу. Промежуток между ее слоями представляет собой начальное расширение почечного канальца, фактически — присоединенный к нему фрагмент целомической полости.

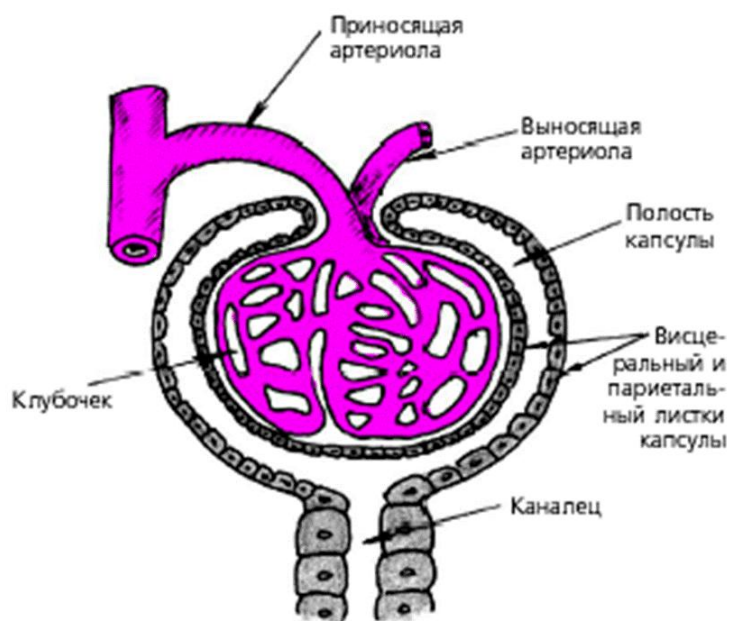


Рис.57. Строение почечного (мальпигиева) тельца

Внутренняя стенка боуменовой капсулы образована единственным слоем особых клеток звездчатой формы (так называемых подоцитов), неплотно сомкнутых между собой и оставляющих поры.

По сосудам клубочка проходит кровь под артериальным давлением, которое и обуславливает фильтрацию (ультрафильтрацию) плазмы в промежутки между слоями боуменовой капсулы.

Важное преимущество ультрафильтрации как первого этапа формирования мочи состоит в том, что она не специфична по отношению к составу выводимых веществ — удаляет все подряд. Стенки почечных канальцев могут включать три и более участков, различных по характеру выстилающего их эпителия и, соответственно, по функциональным свойствам. Во-первых, это проксимальный извитой каналец, осуществляющий реабсорбцию из первичной мочи важных для организма веществ (глюкозы, аминокислот, витаминов); в небольших количествах он может удалять также воду и электролиты. За ним у птиц (в части канальцев) и у млекопитающих располагается тонкостенный участок, сложенный в виде U образной шпильки — так называемая *петля Генле*, удаляющая из мочи значительную часть воды, но главное — всю соль. Последняя накапливается в тканевой жидкости вне канальцев и создает высокий осмотический градиент, которым обусловлена интенсивная диффузия воды из канальцев и собирательных трубочек (у млекопитающих). Дистальный извитой каналец активно транспортирует из мочи или в нее (секреция) гипертонический раствор электролитов и некоторые другие вещества.

Извитые участки канальцев оплетены снаружи капиллярами, получающими кровь от клубочков, а у обладателей воротной вены почки — также и от нее.

7.2 Эмбриональные поколения почек

В филогенезе позвоночных почка прошла три этапа эволюции: *предпочка* — *головная*, или *пронефрос*; *первичная почка* — *туловищная*, или *мезонефрос*, и *вторичная почка* - *тазовая*, или *метанефрос*.

Первое из них — *пронефрос*, *предпочка*, или *головная почка*. Предпочка полностью развивается и функционирует как самостоятельный

орган у личинок рыб и земноводных. Она находится на переднем конце тела, состоит из 2—12 нефронов, воронки которых открыты в целом, а выводные каналцы впадают в пронефрический канал, который соединен с клоакой. Позже данный канал получит название *вольфова канала*, или *архинефрического протока*. Предпочка имеет сегментарное строение. Продукты диссимиляции фильтруются в целом из кровеносных сосудов, которые поблизости от нефронов формируют клубочки (рис.58).

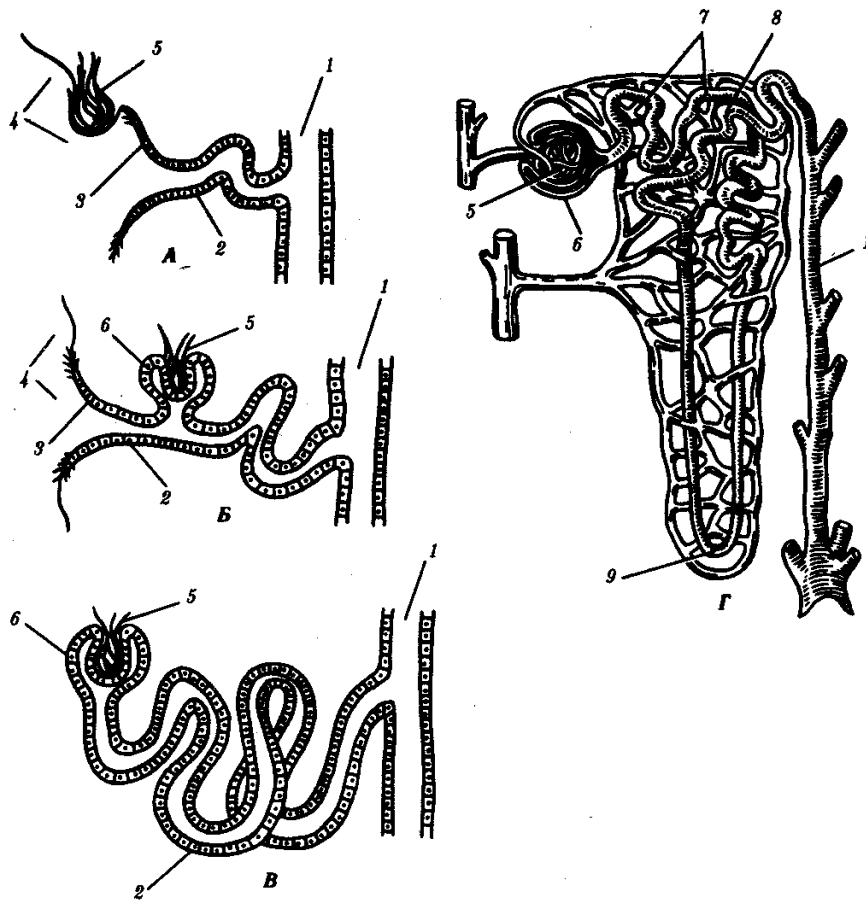


Рис.58. Эволюция нефрона. А—предпочка; Б, В—первичная почка; Г—вторичная почка: 1—собирающая трубочка, 2—выделительный канадец, 3—нефростом, 4—целом, 5—капиллярный клубочек, 6—капсула, 7, 8—извитой канадец, 9—петля нефрона

Второе поколение — *мезонефрос*, иначе — *туловищная*, или *первичная*, почка. У взрослых рыб и земноводных он формируются кзади от предпочек, в туловищных сегментах тела, содержащие до нескольких сотен нефронов. В ходе онтогенеза нефроны увеличиваются в количестве за счет их почкования друг от друга с последующей дифференцировкой. Они вступают в связь с кровеносной системой, формируя капсулы почечных

клубочков. Капсулы имеют вид двустенных чаш, в которых располагаются сосудистые клубочки, благодаря чему продукты диссимиляции могут поступать из крови непосредственно в нефрон. Некоторые нефроны первичной почки сохраняют связь с целомом через воронки, другие — утрачивают её.

Выделительные каналцы удлиняются и в них осуществляется обратное всасывание в кровь воды, глюкозы и других веществ, в связи с чем концентрация продуктов диссимиляции в моче повышается. Однако воды с мочой теряется много, поэтому животные, обладающие такой почкой, могут обитать только в водной или влажной среде. Первичная почка сохраняет признаки метамерного строения. В качестве мочеточника функционирует вольфов проток.

Наконец, третье поколение — это *метанефрос*, *тазовая*, или *вторичная*, почка. Возникают у пресмыкающихся и млекопитающих. Они закладываются в тазовом отделе тела и содержат сотни тысяч нефронов наиболее совершенного строения. У новорожденного ребенка в почке их насчитывается около 1 млн. Они образуются за счет многократного ветвления развивающихся нефронов. Нефроны не имеют воронки и, таким образом, теряют полностью связь с целомом. Канадец нефрона удлиняется, теснее контактирует с кровеносной системой, а у млекопитающих дифференцируется на проксимальный и дистальный участки, между которыми появляется еще и так называемая *петля Генле*.

Такое строение нефрона обеспечивает не только полноценную фильтрацию плазмы крови в капсуле, но и, что более важно, эффективное обратное всасывание в кровь воды, глюкозы, гормонов, солей и других необходимых организму веществ. В результате концентрация продуктов диссимиляции в моче, выделяемой вторичными почками, велика, а само ее количество — мало. У человека, например, за сутки в капсулах нефронов обеих почек фильтруется около 150 л плазмы крови, а мочи выделяется около 2 л. Это позволяет животным, обладающим вторичными почками, быть более

независимыми от водной среды и заселять засушливые участки земли. У пресмыкающихся вторичные почки на протяжении всей жизни сохраняются на месте их первоначальной закладки — в тазовой области. В них прослеживаются черты первичного метамерного строения.

7.3 Выделительная система ланцетника

Над глоткой лежат около ста пар нефридиев. Нефридий представляет собой короткую, сильно изогнутую трубку, отверстием открывающуюся в атриальную полость над вершиной жаберной щели (рис.59). Почти вся трубка нефридия вдаётся в полость тела – целом. На этой части трубки имеется несколько отверстий – нефростом, каждое из которых замкнуто группой специальных клеток – соленоцитов. Соленоцит – булавовидная клетка; в её длинной ножке имеется узкий канал, внутри которого находится мерцательный волосок. В стенках тела у нефридиев располагаются клубочки капилляров.

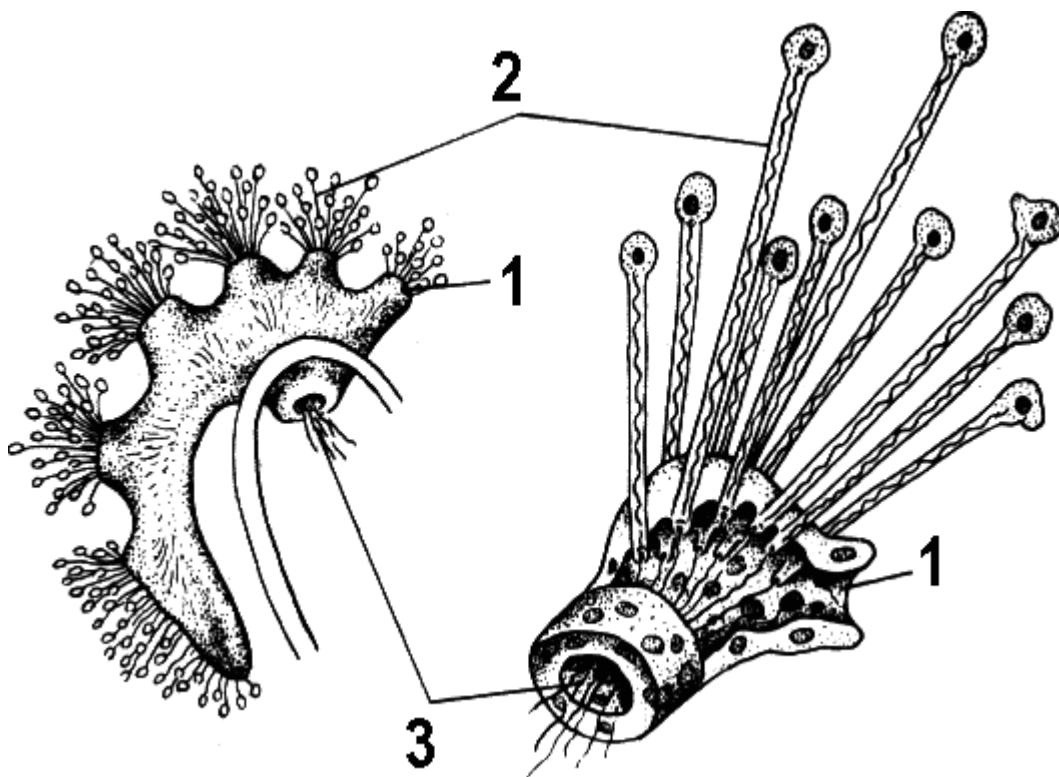


Рис.59. Нефридий ланцетника. 1 — отверстие в целом (во вторичную полость тела) ; 2 — соленоциты; 3 — отверстие в околожаберную полость.

Продукты распада через эти клубочки фильтруются в полость целома, а оттуда проникают в тело соленоцита и в канал в его ножке; мерцательная ресничка облегчает стекание продуктов распада из канала соленоцита в просвет нефридиальной трубки, откуда они через отверстие выделяются в атриальную полость и с постоянно идущим через неё током воды выводятся наружу. Такой тип выделения возможен лишь при относительно невысоком уровне обмена веществ, характерном для бесчерепных.

7.4 Выделительная система миноги

У круглоротых образуются характерные для позвоночных и отсутствующие у других подтипов хордовых органы выделения – почки, обладающие способностью с помощью фильтрационного аппарата удалять из организма избыток воды, с которой выделяются продукты метаболизма.

У эмбрионов круглоротых, подобно остальным позвоночным, закладываются парные головные почки, или предпочки (пронефрос). Позднее позади них развиваются парные туловищные почки (мезонефрос), функционирующие у взрослых особей. Они лежат на спинной стороне полости тела в виде лентовидных образований, прикрывающих верхнюю часть половой железы; по нижнему краю каждой почки проходит мочеточник. Оба мочеточника впадают в мочеполовой синус, открывающийся наружу мочеполовым отверстием на вершине мочеполового сосочка. У большинства круглоротых предпочка редуцируется: от неё остаётся лишь несколько канальцев, открывающихся в околосоердечную сумку.

7.5 Выделительная система рыб

Основные органы выделения хрящевых и костных рыб – туловищные, или мезонефрические, почки, в виде удлинённых тел лежащие по бокам позвоночника, вдоль почти всей полости тела.

У хрящевых рыб в нефроне ещё сохраняется воронка (нефростом), но функциональная нагрузка на неё невелика. Продукты распада лишь в малой доле попадают из целомической жидкости в почечные каналы через нефростомы. Основной путь – это фильтрация кровяной плазмы через стенки капилляров мальпигиевых клубочков. У примитивных костных рыб (осетровых) в нефронах сохраняется воронка (нефростом), однако у более высокоорганизованных форм она отсутствует.

У подавляющего большинства пресноводных рыб конечным продуктом распада азотистых соединений, выводимым из организма, служит аммиак. Это явление находит своё объяснение в том, что жаберные лепестки этих рыб способны интенсивно выделять в окружающую среду аммиак и ионы солей, обеспечивая таким образом значительную часть процессов выведения продуктов распада из организма. У морских же видов продуктом азотистого обмена служит менее ядовитая мочеви́на, выведение которой требует меньшего количества воды.

7.6 Выделительная система амфибий

Выход на сушу существенно сказался на характере водного и солевого обмена и на выведении из организма продуктов азотистого обмена. Выделительная система взрослых амфибий представлена парой туловищных почек – мезонефросов, которые располагаются по бокам крестцового отдела позвоночного столба, но, в отличие от рыб, они не имеют лентовидной формы, а овальные и весьма компактны. Мочеточником является вольфов канал (у самцов он одновременно выполняет функцию семяпровода), который впадает в клоаку. У высших наземных форм в клоаку открывается обширный мочевой пузырь. Окончательным продуктом азотистого обмена у взрослых амфибий является мочеви́на (у личинок – в виде аммиака).

7.7 Выделительная система рептилий

Среди приспособлений, позволивших пресмыкающимся перейти к наземному образу жизни, важное место занимает смена мезонефрической (туловищной) почки метанефрической (тазовой) почкой и связанная с этим перестройка водно-солевого обмена.

Нефроны рептилий организованы проще, чем у других амниот, проксимальные канальцы у них непосредственно переходят в дистальные (петля Генле отсутствует). Количество нефронов гораздо больше чем у амфибий (около 5000).

Конечным продуктом азотистого обмена у рептилий является нерастворимая мочева кислота, для выведения которой не требуется большого количества воды, что позволяет пресмыкающимся экономить воду.

7.8 Выделительная система птиц

Выделение продуктов распада и регуляция водного обмена осуществляется очень крупными метанефрическими почками, которые лежат в углублениях тазового пояса. От каждой почки отходит мочеточник, открывающийся в клоаку. Мочевого пузыря у птиц нет.

Общее количество нефронов в почке составляет несколько десятков тысяч, что намного больше, чем у рептилий. Нефроны птиц устроены сложнее, чем у рептилий. В нефроне птиц появляется U-образно изогнутый средний отдел – петля Генле, густо оплетённая капиллярами. Петля Генле значительно увеличивает длину канальцев нефрона, поэтому процесс обратной реабсорбции становится более продуктивным.

Основным продуктом азотистого обмена у птиц является мочева кислота, поэтому потери воды минимальны.

7.9 Выделительная система млекопитающих

Водно-солевой обмен осуществляется преимущественно через метанефрические почки, снабжённые собственными выводящими каналами – мочеточниками, впадающими в мочевой пузырь.

Для почек млекопитающих характерно очень большое количество нефронов, например, в обеих почках мыши насчитывается около 10 000 нефронов, а у кролика 285 000. В нефронах присутствует петля Генле, обладающая большей протяжённостью, по сравнению с птицами.

У млекопитающих в качестве основного продукта азотистого обмена выводится мочевины; по этому признаку млекопитающие ближе к амфибиям. Мочевина является более токсическим продуктом обмена, но так как моча имеет относительно больший объём (по сравнению с рептилиями или птицами), то негативных последствий это не несёт.

Кроме почек, выделительную функцию у млекопитающих выполняют лёгкие, кожа (потовые железы выделяют соли и мочевины) и толстая кишка. Однако таким образом выводится всего около 3% продуктов азотистого обмена.

7.10 Взаимосвязь выделительной и половой систем

В эмбриогенезе всех позвоночных при развитии предпочки вдоль тела, от головного конца к клоаке, закладывается канал, по которому продукты диссимилиации из нефронов поступают во внешнюю среду. Это *пронефрический канал*. При развитии первичной почки этот канал либо расщепляется на два канала, идущих параллельно, либо второй канал образуется в продольном утолщении стенки первого. Один из них — *вольфов* — вступает в связь с нефронами первичной почки. Другой — *мюллеров* — срастается передним концом с одним из нефронов предпочки и образует яйцевод, открывающийся передним концом в целом широкой воронкой, а задним — впадающий в клоаку.

Вне зависимости от пола у всех позвоночных обязательно формируются как вольфов, так и мюллеров каналы, однако судьба их различна как у разных полов, так и у представителей разных классов (рис.60).

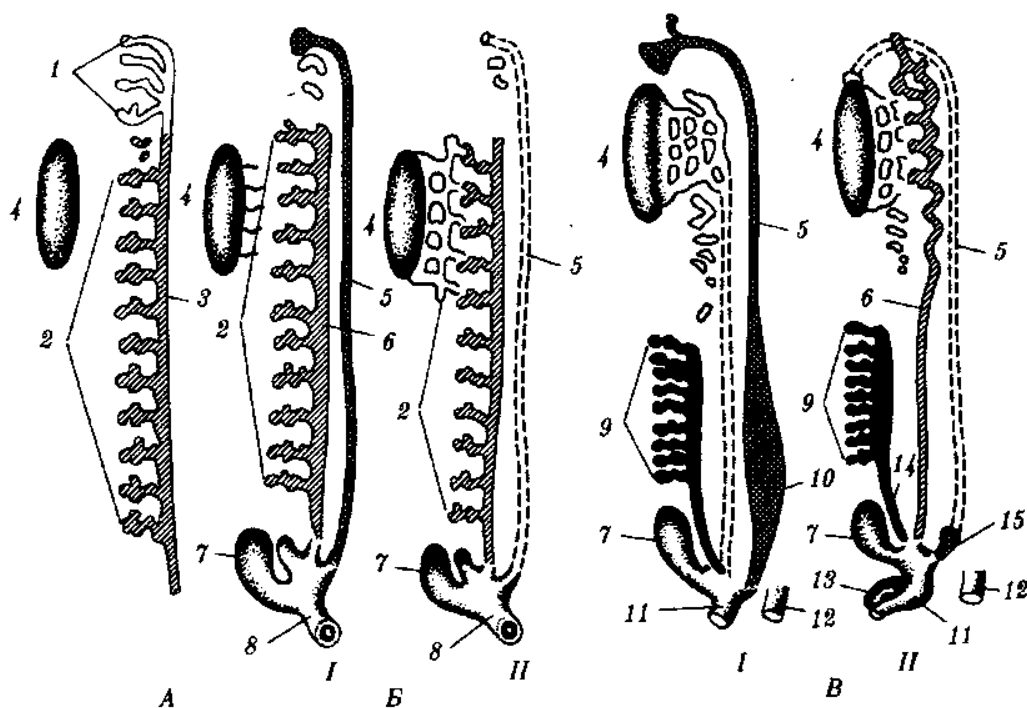


Рис.60. Эволюция почки и мочеполовых каналов.

A — нейтральное зародышевое состояние; *B* — анамнии; *В* — амниоты.

I—самки, *II*—самцы; *1*—предпочка, *2*—первичная почка, *3*—канал предпочки, *4*—половая железа, *5*—мюллеров канал, *6*—вольфов канал, *7*—мочевой пузырь, *8*—клоака, *9*—вторичная почка, *10*—матка, *11*—мочеполовой синус, *12*—задняя кишка, *13*—половой член, *14*—мочеточник вторичной почки, *15*—мужская «маточка».

У самок рыб и земноводных вольфов канал всегда выполняет функцию мочеточника, а мюллеров — яйцевода. У самцов мюллеров канал редуцируется и обе функции — половую и выделительную — выполняет вольфов канал. Семенные каналы при этом впадают в почку, а сперматозоиды при оплодотворении поступают в воду вместе с мочой.

У пресмыкающихся и млекопитающих большая часть вольфова канала не принимает участия в выведении мочи и только его наиболее каудальная часть в области впадения в клоаку образует выпячивание, становящееся мочеточником вторичной почки. Сам же вольфов канал у самцов выполняет функцию семяизвергательного канала. Мюллеров канал у них подвергается редукции. У самок вольфов канал редуцируется (за исключением его

каудальной части, формирующей мочеточник), а мюллеров — становится яйцеводом. У плацентарных млекопитающих мюллеров канал дифференцируется на собственно яйцевод, матку и влагалище. Будучи парным образованием, как и все элементы половой системы, мюллеров канал сохраняет парность строения у яйцекладущих и частично у сумчатых млекопитающих, у которых имеется два влагалища, две матки и два яйцевода. В дальнейшей эволюции происходит срастание мюллеровых каналов с образованием одного влагалища и матки, которая может быть либо двойной, как у многих грызунов, либо двураздельной, как у хищных; либо двурогой, как у насекомоядных и китообразных, либо простой, как у приматов и человека.

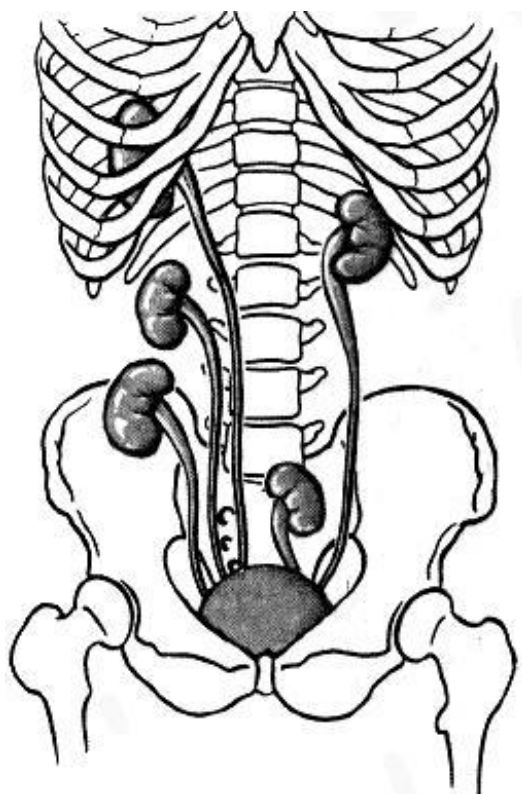
Соответственно дифференцировкам мюллерова канала самок у самцов пресмыкающихся и млекопитающих развиваются *копулятивные органы*. У большинства пресмыкающихся, а также у сумчатых млекопитающих они парные. У плацентарных с одним влагалищем копулятивный орган непарный, но в его развитии обнаруживается срастание парных зачатков.

7.11 Основные направления эволюции выделительной системы хордовых животных

1. Увеличение числа структурно-функциональных единиц- нефронов и площади выделительной поверхности
2. Появление и смена трех поколений почек: предпочка (пронефрос), первичная, туловищная (мезонефрос), вторичная, головная (метанефрос)
3. Удлинение почечных канальцев и их сближение с кровеносными капиллярами.

7.12 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития выделительной и половой систем у человека

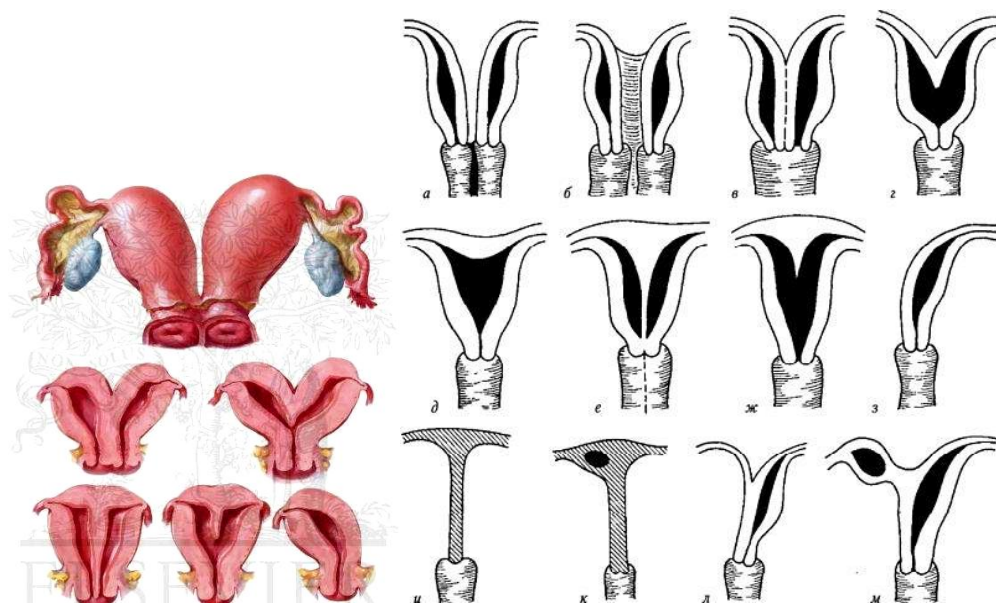
1. аномалии количества почек:
 - а) аплазия — отсутствие одной почки;
 - б) удвоение почки.
2. гипоплазия почки – уменьшение ее в размере;
3. дистопия почек — изменение положения:
 - а) подвздошная;
 - б) тазовая;



4. поликистоз почек;



5. аномалии развития матки и влагалища;



6. крипторхизм — неопущение яичек;

7. ректовагинальный свищи.

8. НЕРВНАЯ СИСТЕМА

У хордовых нервная система развивается на раннем этапе эмбрионального периода из эктодермы. Сначала она закладывается в виде нервной пластинки, которая вскоре, прогибаясь и смыкаясь, образует нервную трубку с полостью (невроцель) внутри.

У позвоночных на ранних этапах развития нервная трубка, дифференцируясь, образует головной и спинной мозг. Головной мозг возникает в виде выпячивания, состоящего из трех мозговых пузырей (рис.61): переднего, среднего и заднего. Позже из переднего мозгового пузыря образуется передний (*telencephalon*) и промежуточный (*diencephalon*) мозг. Из среднего мозгового пузыря развивается средний мозг (*mesencephalon*), а из заднего (*rhombencephalon*) – комплекс в виде мозжечка (*cerebellum*), моста (*pons*) и продолговатого мозга (*myelencephalon* или *medulla oblongata*). Канал, проходящий внутри трубки (невроцель), в области головного мозга образует расширения в виде полостей (желудочков мозга).

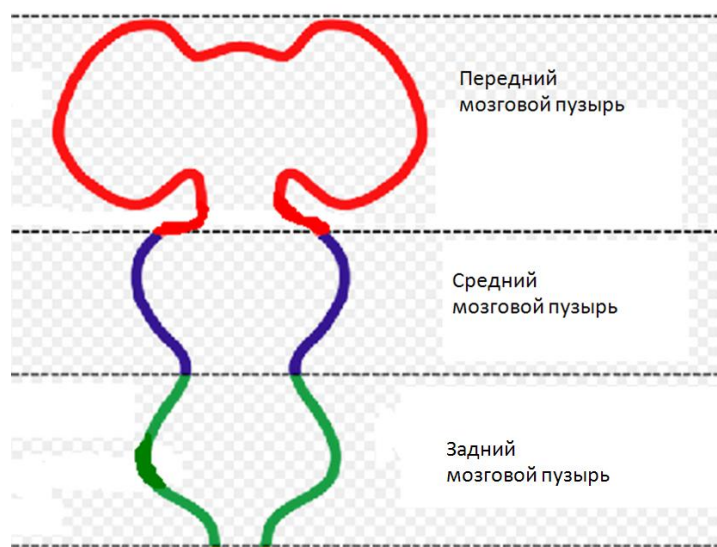


Рис.61. Схема нервной трубки в стадии трех мозговых пузырей.

Образование у позвоночных головного мозга (цефализация) определилось в связи с усилением у них двигательной активности и необходимостью постоянного анализа информации, поступающей от органов чувств.

Полагают, что передний мозг сформировался в ходе развития динамических координаций с органом обоняния, средний – с органами зрения, а задний – со статокинетическим анализатором.

Мозговые желудочки сообщаются между собой и в области продолговатого мозга – со спинномозговым каналом. Все они заполнены спинномозговой жидкостью, которая образуется в сосудистых сплетениях за счет фильтрации плазмы крови. В желудочках различают дно (основание) и крышу (мантию).

В веществе головного мозга нейроны располагаются в виде скоплений, образуя серое вещество, а скопление их отростков – белое вещество. Слой серого вещества в крыше любого отделения мозга называется корой, а в толще белого вещества – ядрами.

Таким образом, у всех классов позвоночных головной мозг состоит из пяти отделов: переднего, промежуточного, среднего, мозжечка и продолговатого. Но у различных представителей степень развития этих отделов мозга неодинакова (рис.62).

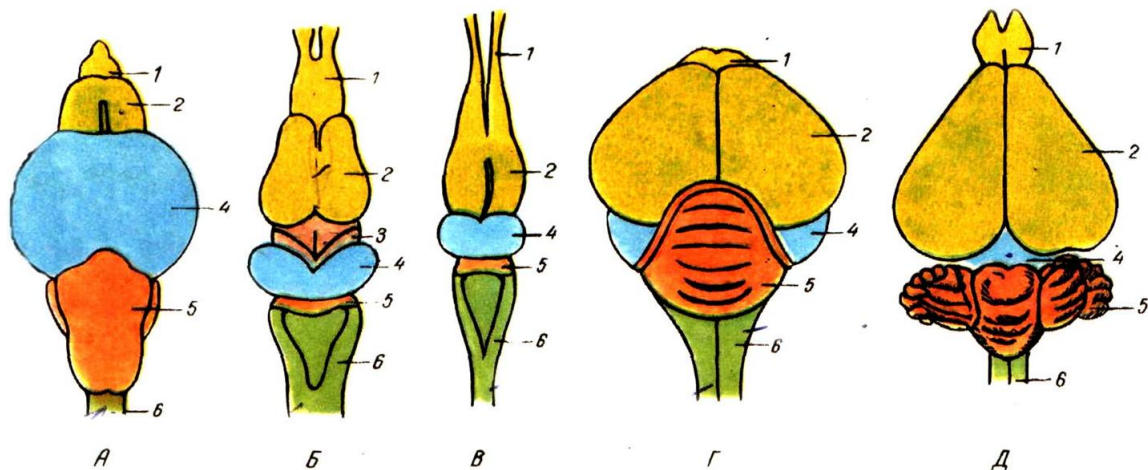


Рис.62 Эволюция головного мозга позвоночных: А - рыба; Б - земноводное; В - пресмыкающееся; Г – птицы; Д - млекопитающее; 1 - обонятельные доли; 2 - передний мозг; 3 - промежуточный мозг; 4 – средний мозг; 5 – мозжечок; 6 - продолговатый мозг.

8.1 Нервная система ланцетника

Центральная нервная система представлена толстостенной нервной трубкой, лежащей над хордой; её передний конец немного не доходит до конца хорды. Внешне нервная трубка не делится на головной и спинной мозг, но во внутреннем строении и функциях различия существуют: головной конец нервной трубки (протяжённостью примерно на два сегмента) оказывает регулирующее влияние на всю рефлекторную деятельность животного. В остальной части нервной трубки в каждом сегменте тела отходят по две пары (правая и левая) нервов: спинных и брюшных.

8.2 Нервная система миноги

Нервная система примитивнее, чем у других позвоночных. Головной мозг относительно мал, его отделы лежат в одной плоскости и не налегают друг на друга.

Передний мозг невелик; дно его образуют полосатые тела, крыша тонкая, эпителиальная. Обонятельные доли заметно больше переднего мозга и слабо от него обособлены; их сильное развитие связано с важной ролью химического чувства в жизни круглоротых – основного средства поиска добычи. На боковых стенках промежуточного мозга хорошо видны

габенулярные ганглии – первичные зрительные центры, а на крыше расположены два выроста, у некоторых видов приобретающие глазоподобное строение (рис.63).

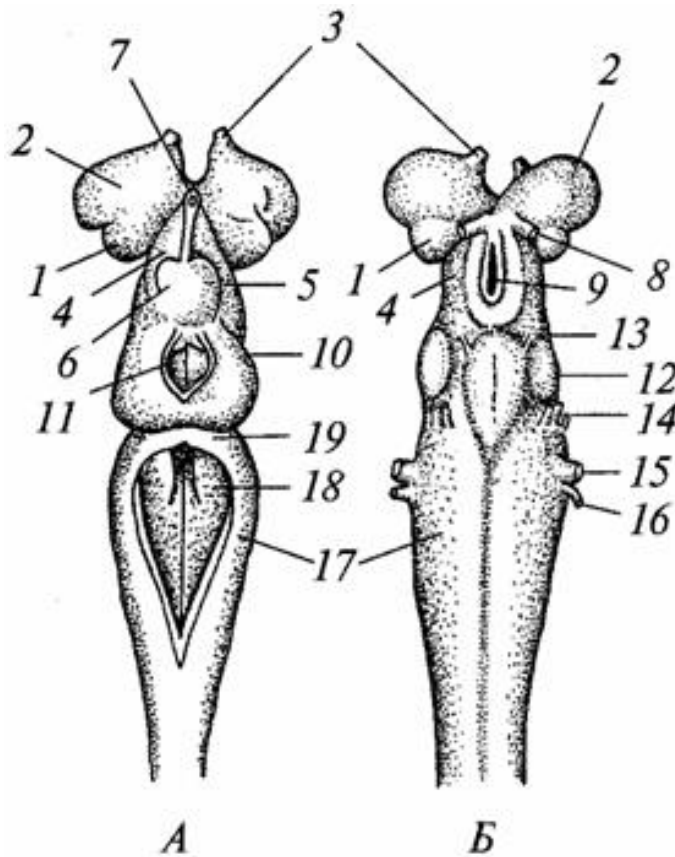


Рис. 63. Мозг миноги.
 А — сверху; Б — снизу.
 1 — передний мозг;
 2 — обонятельные доли;
 3 — обонятельный нерв;
 4 — промежуточный мозг;
 5 и 6 — правый и левый габенулярные ганглии;
 7 — пинеальный орган (эпифиз), прикрывающий парietальный (теменной) орган;
 8 — зрительный нерв;
 9 — воронка;
 10 — зрительные доли;
 11 — отверстие в крыше среднего мозга;
 12 — дно среднего мозга;
 13 — глазодвигательный нерв;
 14 — тройничный нерв;
 15 — лицевой нерв;
 16 — слуховой нерв;
 17 — продолговатый мозг;
 18 — ромбовидная ямка;
 19 — зачаточный мозжечок

От передней части дна промежуточного мозга отходит пара зрительных нервов, у круглоротых не образующих перекрёста (хиазмы). Сзади располагается воронка, к которой примыкает слабо развитый у круглоротых гипофиз. Боковые стенки среднего мозга образуют небольшие зрительные доли, между которыми из-за недоразвития крыши имеется отверстие. За средним мозгом в виде валика, ограничивающего ромбовидную ямку спереди, лежит очень маленький мозжечок. Его слабое развитие связано с простотой движения круглоротых. Удлиненный продолговатый мозг незаметно переходит в лентовидный спинной мозг.

8.3 Нервная система рыб

Передний мозг рыб относительно невелик (рис. 64). Главную его массу составляют полосатые тела; нервные клетки в крыше переднего мозга отсутствуют или образуют лишь незначительные скопления.

Промежуточный мозг довольно велик; на его спинной стороне образуется хорошо развитый эпифиз, а на брюшной стороне – гипофиз. Зрительные нервы образуют отчётливый перекрёст (хиазму).

Средний мозг у большинства рыб по размерам значительно превышает остальные отделы мозга и прикрывает промежуточный мозг. Сверху он подразделён на две зрительные доли, в которых оканчиваются волокна зрительного нерва; там проходит обработка зрительных восприятий.

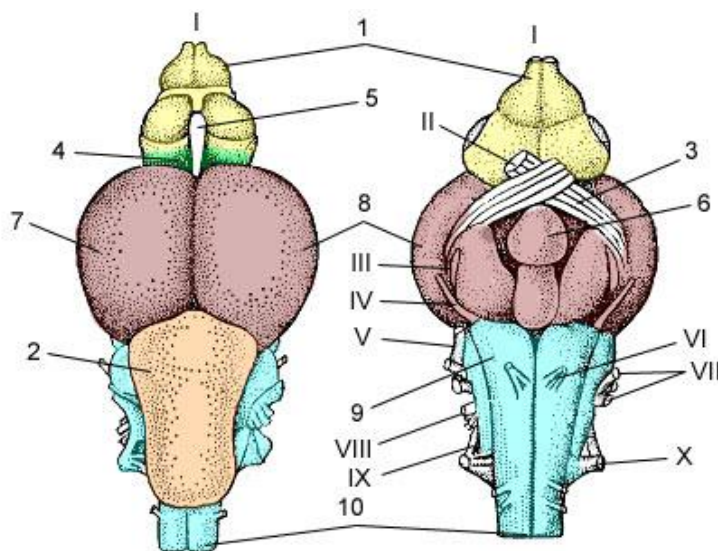


Рис.64. Головной мозг форели сверху и снизу.

- 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.

Средний мозг рыб является высшим интегративным центром (*ихтиопсидный тип мозга*).

У подвижных видов мозжечок хорошо развит, он частично налегает на средний мозг и почти полностью прикрывает продолговатый мозг. Осуществляя взаимодействие восходящих путей спинного и продолговатого мозга и нисходящих путей среднего мозга, мозжечок обеспечивает контроль над тонусом соматической мускулатуры, координацией движения и сохранением равновесия.

От головного мозга рыб отходит 10 пар головных нервов.

Спинальный мозг лежит в канале, образованном верхними дугами позвонков и имеет вид круглого тяжа. По сравнению с круглоротыми у рыб возрастает число нервных клеток спинного мозга.

8.4 Нервная система земноводных

Переход к наземному образу жизни сопровождался преобразованием центральной нервной системы и органов чувств. Относительные размеры головного мозга земноводных по сравнению с рыбами заметно не возрастают.

У современных земноводных заметно увеличиваются относительные размеры переднего мозга, разделившегося на два полушария с самостоятельной полостью – боковым желудочком – в каждом из них (рис.65).

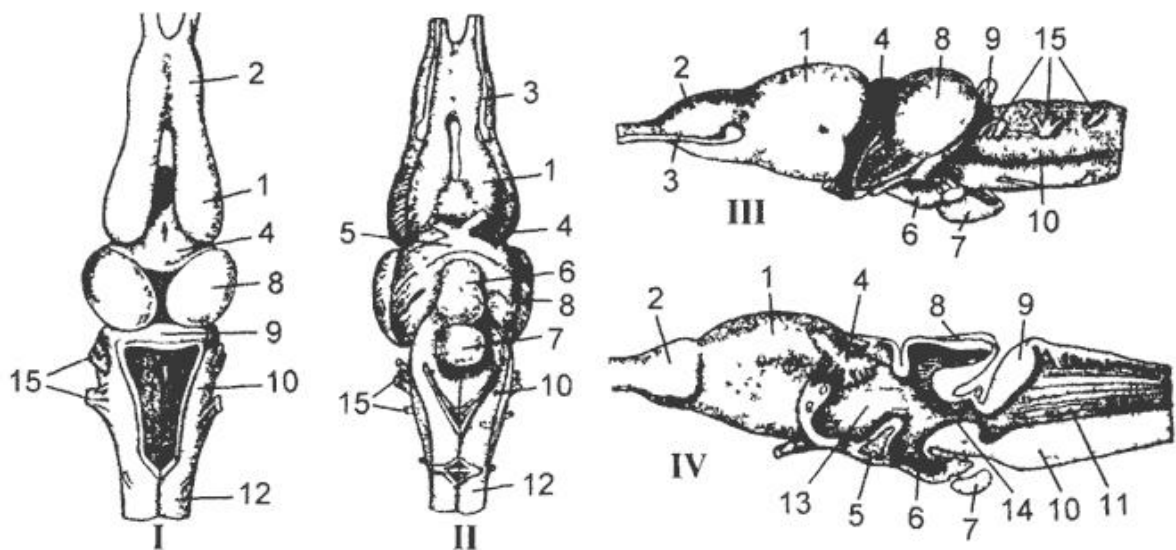


Рис.65. Головной мозг лягушки. I - сверху, II - снизу; III - сбоку; IV - в продольном разрезе; 1 - полушария переднего мозга; 2 - обонятельная доля, 3 - обонятельный нерв; 4 - промежуточный мозг; 5 - зрительная хиазма; 6 - воронка, 7 - гипофиз, 8 - средний мозг; 9 - мозжечок; 10 - продолговатый мозг; 11 - четвертый желудочек, 12 - спинной мозг 13 - третий желудочек; 14 - силвиев водопровод; 15 - головные нервы.

Скопления нервных клеток образуют не только полосатые тела в дне боковых желудочков, но и тонкий слой в крыше полушарий – первичный мозговой свод – архипаллиум. Обонятельные доли слабо отграничены от

полушарий. Промежуточный мозг лишь слегка прикрыт соседними отделами. Сверху на нём обнаружен эпифиз. От дна промежуточного мозга отходит воронка, к которой прилегает хорошо развитый гипофиз. Средний мозг менее крупен, чем у рыб. Мозжечок мал и имеет вид небольшого валика, лежащего за средним мозгом по переднему краю ромбовидной ямки – полости четвёртого желудочка. От головного мозга земноводных, как и у рыб, отходят 10 пар головных нервов.

Развитие архипаллиума, сопровождающееся усилением связей с промежуточным и особенно средним мозгом, приводит к тому, что ассоциативная деятельность, регулирующая поведение, осуществляется у земноводных не только продолговатым и средним мозгом, но и полушариями переднего мозга. Тем не менее, мозг амфибий относят к ихтиопсидному типу.

Слегка сплюснутый спинной мозг имеет плечевое и поясничное утолщения, связанные с отхождением мощных нервных сплетений, иннервирующих передние и задние конечности.

Все отделы мозга расположены в одной плоскости.

8.5 Нервная система рептилий

Головной мозг пресмыкающихся отличается от головного мозга земноводных рядом важных особенностей.

Передний мозг рептилий более крупный; его увеличение связано с развитием мозгового свода полушарий и заметному увеличению лежащих на дне полосатых тел, составляющих большую часть массы переднего мозга. Они же выполняют роль высшего интегративного центра (зауропсидный тип мозга). В мозговом своде полушарий отчетливо различается первичный свод, или архипаллиум, занимающий большую часть крыши полушарий, а также зачаток неопаллиума. У современных рептилий роль основного ассоциативного центра переходит к переднему мозгу. При этом первичная функция переднего мозга – обработка обонятельной информации сохраняется, но становится второстепенной.

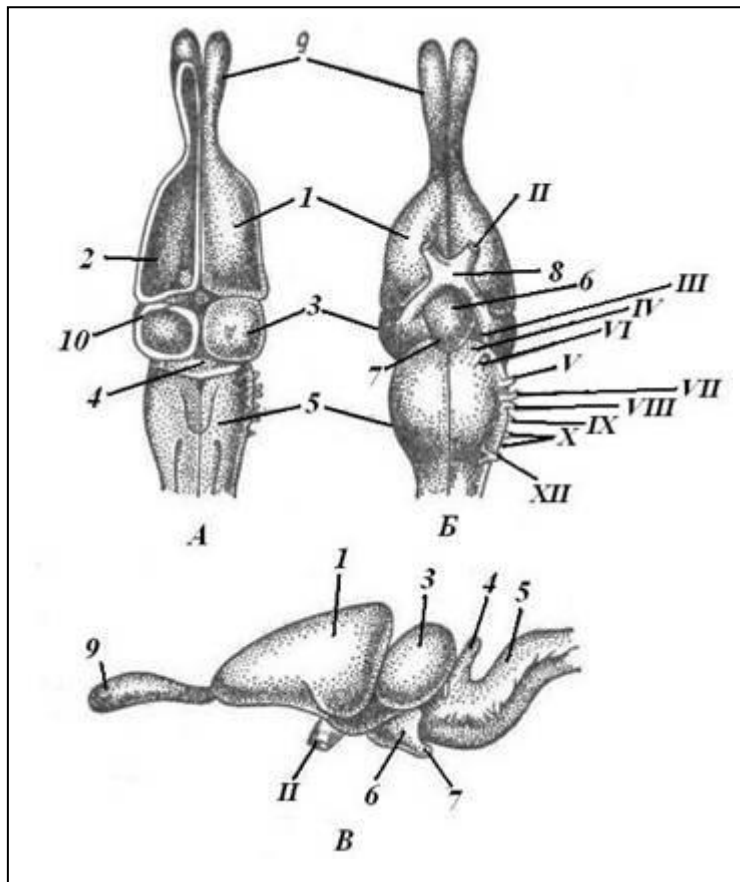


Рис.66. Головной мозг ящерицы (по Паркеру).

А - вид сверху.
 Б - вид снизу.
 В - вид сбоку.
 1 - передний мозг;
 2 - полосатое тело;
 3 - средний мозг;
 4 - мозжечок;
 5 - продолговатый мозг;
 6 - воронка;
 7 - гипофиз;
 8 - хиазма;
 9 - обонятельные доли;
 10 - гипофиз;
 II - XII - головные нервы.

Промежуточный мозг сверху прикрыт полушариями переднего мозга. В его крыше расположен эпифиз и теменной орган, который служит рецептором, регистрирующим сезонные изменения светового режима. Дно промежуточного мозга участвует в работе эндокринной системы в качестве нейросекреторной доли гипофиза, связанной с гипоталамической областью промежуточного мозга (рис.66).

Зрительная кора среднего мозга более развита, нежели у амфибий. Сохраняя значение основного центра обработки зрительной информации, у рептилий она принимает участие и в формировании актов сложного поведения.

В отличие от амфибий мозжечок пресмыкающихся крупный, что отвечает большей сложности и интенсивности движений.

Продолговатый мозг образует изгиб в вертикальной плоскости, характерный для всех амниот. Сохраняя значение центра автоматической двигательной активности и основных вегетативных функций (дыхания,

кровообращения и т.д.), продолговатый мозг находится под большим контролем передних отделов мозга. Имеется 11 пар головных нервов.

В спинном мозге отчетливее выражено разделение белого (проводящих путей) и серого (нервных клеток) вещества. Это свидетельствует об усилении контроля центров головного мозга над рефлекторными механизмами спинного мозга.

8.6 Нервная система птиц

В строении головного мозга птиц (рис.67) и пресмыкающихся много общего.

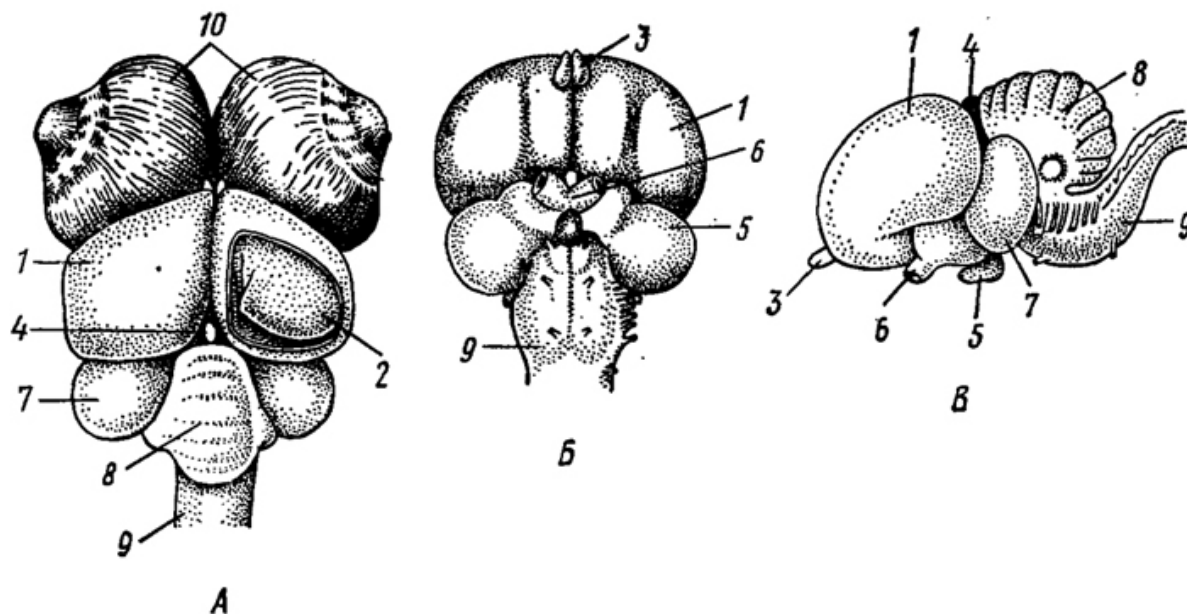


Рис.67. Головной мозг голубя. А-сверху с глазными яблоками, вскрыта крышка правого полушария; Б - снизу; В - сбоку: 1 - большие полушария, 2 - полосатое тело правого полушария, 3 - обонятельные доли, 4 - эпифиз 5 - гипофиз, 6 - хиазма и зрительные нервы, 7 - зрительные доли среднего мозга, 8 - мозжечок, 9 - продолговатый мозг, 10 - глаза

У обоих классов значительную часть хорошо обособленных больших полушарий переднего мозга составляют полосатые тела – разрастания дна переднего мозга. В тонкой крыше больших полушарий есть скопления нервных клеток, обозначаемых как первичная мантия – архипаллиум – и гомологи элементов неопаллиума.

Хорошо развит средний мозг, вместе с полосатыми телами обеспечивающий сложные формы нервной деятельности. Хорошо выражен изгиб мозга.

Однако в строении головного мозга птиц есть и черты более высокой организации. Прежде всего заметно возрастает общая масса головного мозга.

Обонятельные доли малы и тесно примыкают к большим полушариям. На спинной поверхности промежуточного мозга, прикрытого сверху полушариями лежит слабо развитый эпифиз, а на дне – позади хиазмы зрительного нерва – крупный гипофиз.

Крупные зрительные доли среднего мозга отодвинуты в стороны налегающими на средний мозг полушариями и мозжечком. Крупный мозжечок вплотную примыкает к большим полушариям, прикрывая средний и значительную часть продолговатого мозга. Он имеет сложное складчатое строение.

Продолговатый мозг плавно переходит в спинной. У птиц 12 пар головных нервов (но одиннадцатая пара ещё не чётко отграничена от десятой пары).

Крупный головной мозг с более усложнённым строением (особенно гистологическим) и соответствующие ему органы чувств обеспечивают птицам более высокий по сравнению с пресмыкающимися уровень нервной деятельности и более сложные формы поведения.

8.7 Нервная система млекопитающих

Головной мозг млекопитающих, сохраняя общие позвоночным животным черты, отличается принципиальными особенностями, заставляющими выделять его в особый «кортикальный» тип.

В головном мозге млекопитающих наибольшей величины и сложности достигает передний мозг, в котором большая часть мозгового вещества сосредоточена в коре полушарий, тогда как полосатые тела относительно невелики. Крыша (кора) переднего мозга формируется путём разрастания

нервного вещества стенок боковых желудочков. Образующийся таким образом мозговой свод носит название вторичного свода или неопаллиума. Его зачатки появляются у амфибий и более заметны у рептилий и птиц. Он состоит из нервных клеток и безмякотных волокон (серое вещество мозга). Оба полушария связаны между собой комиссурой из белых (миелинизированных) волокон, называемой мозолистым телом. Тела нейронов в коре полушарий располагаются послойно, образуя своеобразные «экранные структуры». Такая организация мозга позволяет пространственно отображать внешний мир на основе информации, поступающей от органов чувств (рис).

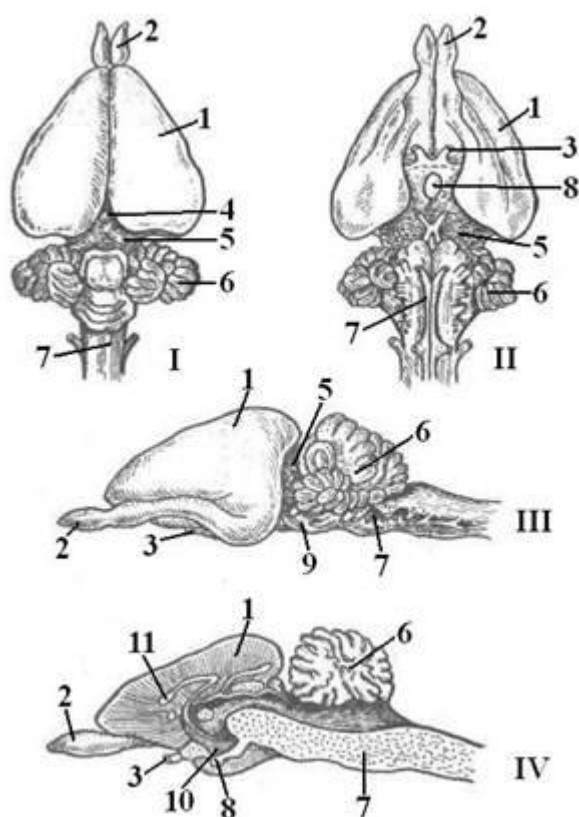


Рис.68. Мозг кролика.

- I – вид сверху.
 II – вид снизу.
 III – вид сбоку.
 IV – 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.

Новая кора больших полушарий служит центром высшей нервной деятельности, координирующим работу других отделов мозга. Лобные доли осуществляют управление общением животных, в том числе акустическим. Кора почти всех млекопитающих образует большее или меньшее количество борозд, увеличивающих её поверхность. Неопаллиум млекопитающих в большей степени, чем комплекс коры среднего и переднего мозга птиц, обеспечивает высшую нервную деятельность, накапливая следы единичных возбуждений и их сочетаний, т.е. обогащая так называемую оперативную

память. Это открывает возможность на её основе выбирать при новой ситуации оптимальное решение.

Промежуточный мозг невелик и сверху прикрыт полушариями переднего мозга. В нём расположены третий желудочек и зрительные бугры, через которые проходит зрительный контакт и где происходит первичная обработка зрительной информации. В крыше расположен небольшой эпифиз. В дне промежуточного мозга (гипоталамус) расположены вегетативные центры, участвующие в регуляции процессов метаболизма и терморегуляции.

Средний мозг мал; его крыша поперечными бороздами поделена на «четверохолмие», в котором передние бугры образуют слабо выраженную зрительную кору, задние служат слуховыми центрами, подчинёнными контролю переднего мозга. Полость среднего мозга представлена узким сильвиевым водопроводом, соединяющим между собой третий и четвёртый желудочки.

Мозжечок крупен и состоит срединного червячка и прилегающих к нему парных полушарий, также имеется клочок и узелок. Наряду с полушариями большого мозга, мозжечок снаружи покрыт корой (правда, более простого строения, чем полушария большого мозга) серого вещества, именно в ней локализованы наиболее молодые центры, управляющие координацией сложных движений.

Продолговатый мозг даёт начало большинству головных нервов (V-XII). В нём расположены центры дыхания, работы сердца, пищеварения и т.д.

Спинной мозг с помощью проводящих путей связан с двигательным центром коры полушарий, осуществляющим высший контроль над двигательными актами и управление сложными движениями. Контроль высших центров головного мозга над работой спинного мозга достигает у млекопитающих наибольшего уровня.

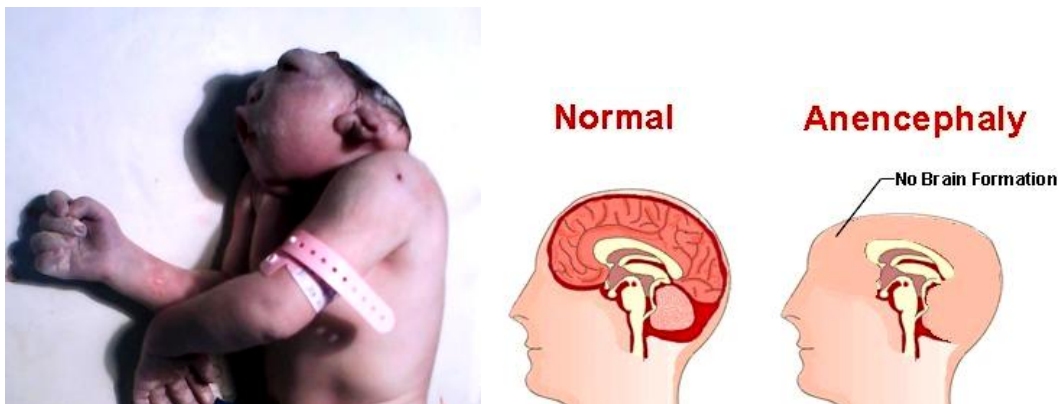
Млекопитающие имеют 12 пар головных нервов; развивается XI пара – добавочные нервы.

8.8 Основные направления эволюции нервной системы хордовых животных

1. Разделение нервной трубки на головной и спинной мозг;
2. эволюция головного мозга: увеличение объема, дифференцировка отделов, появление изгибов; типы головного мозга: от ихтиопсидного (рыбы, амфибии) к зауропсидному (рептилии, птицы) и к млекопитающему (млекопитающие);
3. увеличение количества нервных клеток и их концентрации;
4. формирование коры больших полушарий и центров высшей нервной деятельности;
5. дифференцировка периферической нервной системы.

8.9 Онтофилогенетически обусловленные пороки развития нервной системы у человека

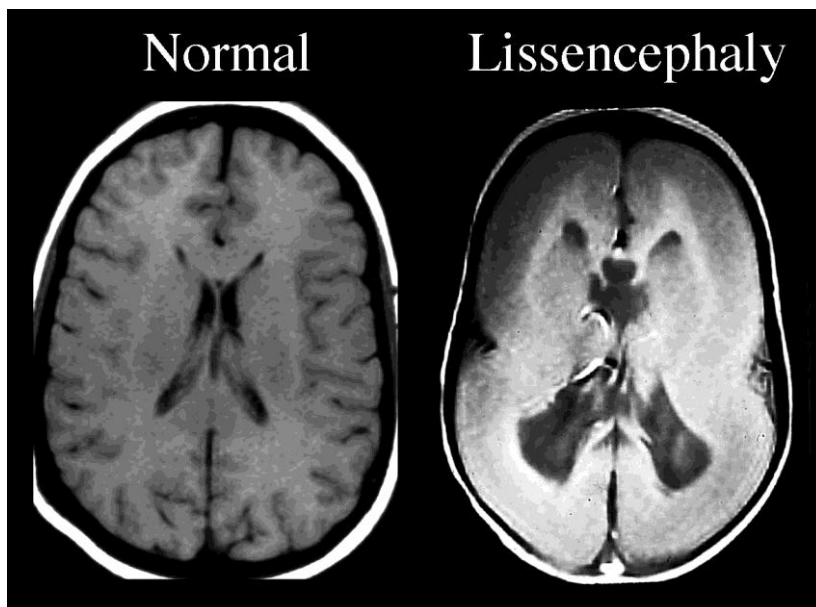
1. Анэнцефалия – отсутствие головного мозга.



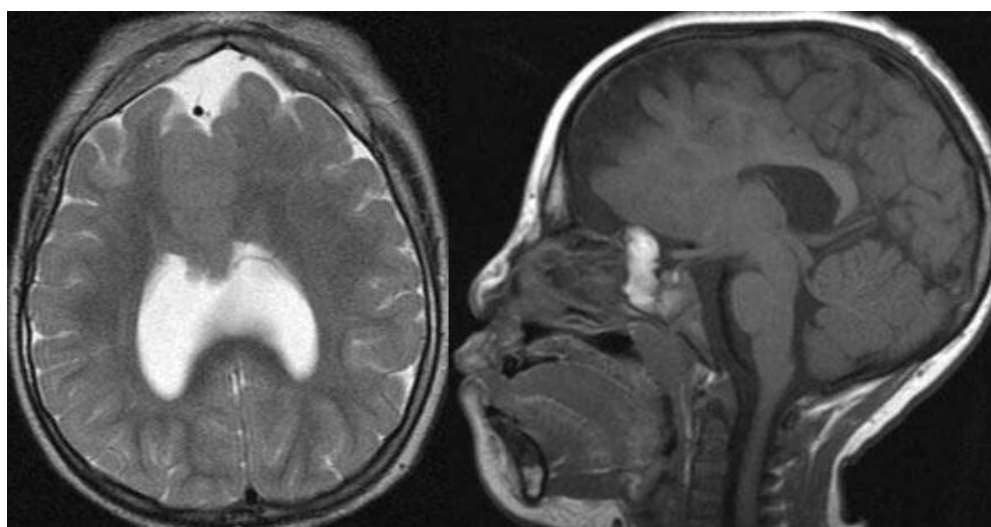
2. Микроэнцефалия — малые размеры головного мозга.



3. Лиссэнцефалия - отсутствие извилин в коре или их небольшое количество, небольшая глубина борозд;



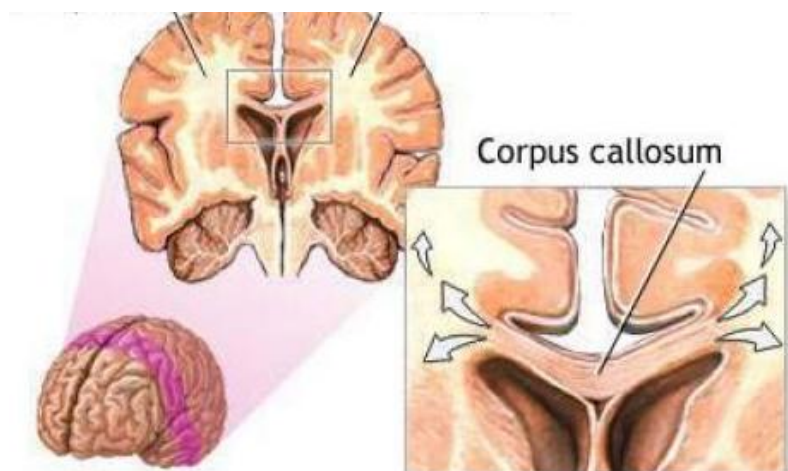
4. Голопрозэнцефалия – общий желудочек переднего мозга, неразделение переднего мозга на полушария.



5. Рахисхиз — несмыкание заднего шва нервной трубки спинного мозга.



6. Отсутствие мозолистого тела.



Контрольные вопросы

1. Перечислите основные направления эволюции покровов Хордовых.
2. Перечислите онтофилогенетические пороки развития покровов человека
3. Перечислите онтофилогенетические пороки развития начальных отделов пищеварительной системы человека
4. Перечислите онтофилогенетические пороки развития среднего и заднего отделов пищеварительной системы человека
5. Опишите строение кровеносной системы ланцетника.
6. Что является гомологом левой дуги аорты млекопитающих в кровеносной системе рыб?
7. Опишите эволюцию артериальных жаберных дуг у позвоночных животных.
8. Ароморфозы кровеносной системы рептилий по сравнению с амфибиями. Опишите строение сердца пресмыкающихся.
9. Опишите ароморфозы в кровеносной системы амфибий.
10. Строение сердца рыб. Укажите названия сосудов отходящих и входящих в сердце рыб с указанием типа крови.
11. Строение сердца рептилий. Укажите названия сосудов отходящих и входящих в сердце рептилий с указанием типа крови.
12. Что является гомологом легочных артерий млекопитающих в кровеносной системе рыб?
13. Перечислите онтофилогенетические пороки развития кровеносной системы человека.
14. Какие прогрессивные черты присущи дыхательной системе рептилий?
15. Назовите основные ароморфозы в дыхательной системе позвоночных животных.
16. Какие прогрессивные изменения наблюдаются в строении воздухоносных путей рептилий?
17. Перечислите онтофилогенетические пороки развития дыхательной системы человека

18. На какие два канала расщепляется проток первичной почки?
19. Какова функция Вольфова канала у амниот?
20. Какова функция Мюллерова канала у амфибий?
21. Каковы прогрессивные черты в строении и функции нефрона первичной почки по сравнению с нефроном предпочки
22. Онтофилогенетические пороки развития выделительной системы человека
23. Онтофилогенетические пороки развития половой системы человека
24. Опишите ароморфозы в строении головного мозга млекопитающих.
25. Перечислите онтофилогенетические пороки развития нервной системы человека

Тестовые задания

Выберите один верный ответ

1. ПОВЫШЕНИЕ УРОВНЯ ОРГАНИЗАЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПО СРАВНЕНИЮ С РЕПТИЛИЯМИ - ПРИМЕР

- а) арогенеза
- б) аллогенеза
- в) катагенеза
- г) ценогенеза

2. КОНЕЧНОСТИ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ГОМОЛОГИЧНЫ

- а) параподиям кольчатых червей
- б) плавникам кистепёрых рыб
- в) плавникам хрящевых рыб
- г) плавникам костных рыб

3. ИНТЕГРИРУЮЩИМ ОТДЕЛОМ ГОЛОВНОГО МОЗГА У АМФИБИЙ ЯВЛЯЕТСЯ

- а) мозжечок
- б) продолговатый
- в) средний
- г) передний

4. ВПЕРВЫЕ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ ЗАЧАТКИ ВТОРИЧНОЙ КОРЫ (НЕОПАЛЛИУМ) ПОЯВЛЯЮТСЯ У КЛАССА

- а) млекопитающие
- б) земноводные
- в) птицы
- г) рептилии

5. АНАЛОГОМ ЛЕГКИХ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ СЛУЖИТ

- а) жаберные лепестки рыб
- б) плавательный пузырь кистеперых рыб
- в) жаберные дуги рыб
- г) плавательный пузырь костных рыб

6. АВТОРОМ ЗАКОНА ЗАРОДЫШЕВОГО СХОДСТВА ЯВЛЯЕТСЯ

- а) А.Северцов
- б) Ф.Мюллер
- в) К.Бэр
- г) Э.Геккель

7. КАКИМ СОСУДАМ ГОМОЛОГИЧНА ТРЕТЬЯ ПАРА АРТЕРИАЛЬНЫХ ДУГ У НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

- а) лёгочным артериям
- б) дугам аорты
- в) сонным артериям
- г) редуцируются

8. МЛЕЧНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПРОИЗОШЛИ ИЗ

- а) многоклеточных слизистых желез амфибий
- б) потовых желез млекопитающих
- в) сальных желез млекопитающих
- г) желез Молля

9. ПОЛНОЕ РАЗДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ РОТОВОЙ ПОЛОСТИ НА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЙ И ДЫХАТЕЛЬНЫЙ ОТДЕЛЫ ВПЕРВЫЕ ПРОИСХОДИТ У

- а) птиц
- б) земноводных
- в) рептилий
- г) млекопитающих

10. КАКУЮ ФУНКЦИЮ ВЫПОЛНЯЕТ ВОЛЬФОВ КАНАЛ У САМОК РЫБ И ЗЕМНОВОДНЫХ

- а) влагалища
- б) яйцевода
- в) семяизвергательного канала
- г) мочеочника

11. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ТРЕХКАМЕРНОГО СЕРДЦА, МАЛОГО КРУГА КРОВООБРАЩЕНИЯ И ЛЕГКИХ ПРИ ВЫХОДЕ ПОЗВОНОЧНЫХ НА СУШУ МОЖЕТ СЛУЖИТЬ ПРИМЕРОМ

- а) аллогенеза
- б) арогенеза
- в) катагенеза
- г) ценогенеза

12. ПРИОБРЕТЕНИЕ ГОМОЙОТЕРМИИ У ПТИЦ МОЖЕТ СЛУЖИТЬ ПРИМЕРОМ

- а) эмбриоадаптации
- б) идиоадаптации
- в) морфо-физиологического регресса
- г) ароморфоза

13. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПЛАЦЕНТЫ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ МОЖНО РАССМАТРИВАТЬ КАК

- а) аллогенез
- б) арогенез
- в) ценогенез
- г) катагенез

14. НЕОДИНАКОВЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ УРОВЕНЬ РАЗВИТИЯ ЧАСТЕЙ ОРГАНА ИЛИ ОРГАНИЗМА – ЭТО

- а) гетеротопия
- б) гетеробатмия
- в) гетерогенность
- г) гетеродинамичность

15. ИЗМЕНЕНИЕ МЕСТА ЗАКЛАДКИ ОРГАНА

- а) гетерогенность
- б) гетеробатмия
- в) гетеротопия
- г) гетеродинамичность

16. ПРАВИЛО ИЛЛЮСТРИРУЮЩЕЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ОТ ПРИМИТИВНЫХ ФОРМ РЕПТИЛИЙ

- а) неограниченность эволюции
- б) правило необратимости эволюции
- в) правило смены фаз
- г) правило происхождения от неспециализированных предков

Ответы к тестам:

- 1) а
- 2) б
- 3) в
- 4) г
- 5) б
- 6) в
- 7) в
- 8) б
- 9) в
- 10) г
- 11) б
- 12) г
- 13) в
- 14) б
- 15) в
- 16) г

Рекомендуемая литература

Основная литература

1. Биология: учебник. В 2-х кн. Кн. 2/ под ред. В. Н. Ярыгина. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2014. – 560с.

Дополнительная литература

1. Билич Г.Л., Крыжановский В.А. Биология. Полный курс. В 3-х т. М.: ООО Издательский дом «ОНИКС 21 век», 2002. — 864 с., ил.
2. Держинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М.: Аспект-Пресс 2005 г., 320 с.: ил.
3. Наумов Н.П., Карташев Н.Н. Зоология позвоночных. В 2-х т. М.: Высшая школа, 1979. – 333с., ил.
4. Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. 4-е изд. М.: Советская наука, 1947. – 531 с.