

Министерство высшего и среднего специального образования РСФСР
Куйбышевский государственный университет
Кафедра зоологии

Л.Я.Мячина

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Конспект лекций и спецуроку

Куйбышев 1981

Конспект лекций предназначен для студентов У в. биологов, специализирующихся по кафедре зоологии.

Предметом сравнительной анатомии является исследование преобразований сходных органов у различных животных, методом же этой дисциплины является метод сравнения, позволяющий установить большее или меньшее сходство между органами различных животных и давший возможность проследить постепенные их преобразования.

Установление гомологии органов и составляет ближайшую задачу сравнительной анатомии. Критерием гомологии является простое сходство органов.

Отсутствие промежуточных форм, которые позволили бы провести сравнение между более "далекими" организмами, восполняется сравнением всех стадий индивидуального развития. Таким образом, сравнительная анатомия и сравнительная эмбриология составляет единую дисциплину.

ПРЕДМЕТ, ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

Предметом сравнительной анатомии является исследование преобразований сходных органов у различных животных, а главным методом — метод сравнения, который позволяет установить большее или меньшее сходство между органами различных животных и дает возможность проследить постепенные преобразования этих органов.

Различают термины "гомология", обозначающий морфологическое сходство и общность происхождения, и "аналогия" — сходство приспособлений или физиологическое сходство.

Установление гомологии органов — ближайшая задача сравнительной анатомии. Критерием гомологии является степень сходства строения органов. Установление гомологии органов и изучение их преобразований в ряду животных, конечно, является не самоцелью, а лишь средством изучения филогении, средством к изучению истории организмов.

Со сравнительной анатомией наиболее тесно связана эмбриология — наука об онтогенезе, об индивидуальном развитии организмов. Для сравнения "далеких" между собой организмов необходимы, конечно, промежуточные формы, которые в то же время могут отсутствовать. И тогда отсутствие их отчасти восполняется сравнением стадий индивидуального развития этих организмов, так как зародыши животных обнаруживают обычно большую степень сходства, чем взрослые. В настоящее время сравнительная анатомия не ограничивается изучением одних взрослых организмов, а проводит исследования на всех стадиях эмбрионального развития. Поэтому сравнительная эмбриология и сравнительная анатомия — это по существу единая наука.

Сравнительные анатомы, т.е. специалисты, занимающиеся изучением филогенетического развития организмов, нуждаются в проверке своих выводов данными палеонтологии - отсюда тесная связь сравнительной анатомии с наукой палеонтологией.

Анатомия животных изучалась уже в глубокой древности и особенно философами-натуралистами древней Греции. Аристотель (384-322), например, изучил и описал более 500 разнообразных животных, создал первую научную классификацию животных, обратил внимание на то, что в пределах крупных групп животные обладают единством плана строения, а их органы отличаются лишь по степени развития. Аристотель первым ввел в науку метод сравнения. В строении организма он различал "гомогенные" части, т.е. ткани, и "гетерогенные", т.е. органы. Он же впервые произвел наблюдения над эмбриональным развитием шелкопряда, отметив, что общие черты организации выявляются раньше, чем специальные, т.е. превосходит знаменитое биологическое обобщение Лэра. Большой заслугой Аристотеля является и то, что он изучал организмы в связи с окружающей средой, а органы - в связи с их функцией, причем функция рассматривалась как фактор, определяющий строение органа.

В эпоху Возрождения Леонардо да Винчи (1452-1519), Везалий (1514-1564) значительно дополнили знания по анатомии человека и животных. Фабрицио и Саверино возродили сравнительный метод, введенный Аристотелем. Исключительно большое значение в морфологии, включая сравнительную анатомию, имело открытие Гарвеем (1578-1657) кровообращения. Мальпиги (1628-1694) провел ряд блестящих исследований по сравнительной морфологии беспозвоночных с применением микроскопа.

Но собственно основателям сравнительной анатомии нужно считать Добантона (1718-1800), который дал анатомическое описание скелета птиц и млекопитающих и провел детальное их сравнение друг с другом и с органами человека. Позже появились сравнительноанатомические данные английского анатома Дж.Гентера и немецкого ученого Блюменбаха (1752-1840).

Кювье (1769-1832) удалось поднять сравнительную анатомию до уровня самостоятельной научной дисциплины. Он впервые подробно изучал анатомию рыб, а особенно детально - анатомию млекопитающих; он же впервые исследовал скелеты многих ископаемых животных. Кювье является основателем палеонтологии. Кювье не только основоположник двух научных дисциплин, но ему мы обязаны установлением замечательного для своего времени "принципа корреляций", по которому каж-

дый организм представляет собой целостную систему, причем на одну часть этой системы невозможно изменить, не вызвав изменения остальных. Функциональное единство рассматривается Кювье как необходимое условие существования живых существ. И в этих представлениях он стоял значительно выше современников, хотя был не совсем свободен от телеологических установок (считал, что развитие органа определяется только его конечной целью, т.е. функцией). Строение любого органа он объяснял только как приспособление органа к несению определенной функции.

Французский зоолог Сент-Илар, сравнивая органы различных животных, пришел к установлению особой категории сходства, т.е. того, что мы теперь называем гомологией. Сент-Илар ввел также "принцип уравновешивания органов", который понимался им как соотносительная компенсация в развитии органов: прогрессивное развитие одного связано с регрессом другого; атрофия какого-либо органа приводит к разрастанию другого. Идеологическая установка Сент-Илара противоположна установке Ж.Кювье. Если у Кювье функция определяет строение органа, то у Сент-Илара строение органа определяет его функцию, и изменения функции зависят от изменений в строении органа. Морфологическое сходство объясняется по Сент-Илару "единообразием плана". Согласно такому взгляду, природа не создает ничего нового, а только преобразует уже существующее, т.е. Сент-Илар занимает механистическую позицию. Признавая принцип преобразования организмов, он приближается к основателям теории эволюции, и в то же время приходит к чисто формальному пониманию живых существ и, в конце концов, к идеалистической концепции единого плана строения.

Созданное Кювье учение о типах привело к развитию идеалистической морфологии, для которой характерны следующие предположения: 1) "единообразие плана", лежащего в основе строения живых существ, принадлежащих по меньшей мере к одному типу; 2) расположение всех организмов в один ряд по восходящей ступени совершенства, т.е. по лестнице живых существ; 3) признание параллелизма между степенью развития особи и восходящим рядом взрослых организмов; 4) представление о повторении частей внутри организма.

Наиболее яркое выражение получили эти взгляды в так называемой позвоночной теории черепа, согласно которой голова рассматривалась как повторение туловища с его позвонками. Одним из крупных представителей этого течения был английский анатом Р.Оуэн (1804-1892), который ввел в науку ряд основных понятий, являющихся в настоящее время фундаментом сравнительной анатомии. Так, Оуэн разли-

чал две категории сходства между органами различных животных — аналогии и гомологии. Гомологичным он называл один и тот же орган у различных животных, независимо от степени сходства или различия его функций, аналогичными называет органы, несущие у различных животных сходную функцию. Оуэн различал также понятие общей гомологии или отношения между органами данного животного и характерными органами животных соответствующего типа, а также сериальную гомологию, т.е. сходство между последовательно повторяющимися органами одного и того же животного (например, между позвонками), то, что теперь называется гомодинамией.

Одновременно с изучением взрослых форм начала предвигаться сравнительная эмбриология. Так, Падер (1794—1865) описал зародышевые листки цыпленка, Ратке (1793—1860) открыл жаберные щели и жаберное кровообращение у зародка птиц и млекопитающих. Бэр (1792—1876) дал классическое описание развития цыпленка.

Сравнительная анатомия получила мощное развитие с разработкой Дарвином эволюционной теории. Наиболее энергичным проводником идей Дарвина в Англии был Гексли (1825—1895), который провел сравнительно-анатомические исследования черепа многих позвоночных, уничтожавших позвоночную теорию черепа Оуэна.

В России эволюционные идеи нашли отклик у морфологов-исследователей — А.С.Ковалевского (1840—1901), И.И.Мечникова (1845—1916), А.В.Зеленского (1845—1920), которые на эмбриологическом материале показали единство происхождения животного мира. Большая роль принадлежит В.О.Ковалевскому (1842—1883), который своими работами по исследованию скелета ископаемых копытных положил начало эволюционной палеонтологии. В Германии роль "апостола дарвинизма" выполнял зоолог Э.Геккель (1834—1919), положивший начало филогенетическому направлению в сравнительной анатомии построением "родословных деревьев" и популяризацией "биогенетического закона", который был уже в основном сформулирован Фр.Мюллером (1821—1897).

В свете эволюционных идей учение о гомологии органов, которое является основой сравнительной анатомии, получило новую окраску. Если в идеалистической морфологии сходство гомологичных органов являлось лишь выражением единства плана, то с позиций эволюционных идей оно объясняется кровным родством организмов. Поэтому в понятие гомологии получило новое определение. К.Гегенбаур (1826—1903) дает такую формулировку: "Гомологией обозначает отношение между двумя органами одинакового происхождения, которые развились из одного и того же зачатка и обнаруживают одинаковое морфологическое соотно-

вание", т.е. установление гомологий становится теперь средством для определения родственных соотношений между организмами. Гегенбаур был наиболее крупным представителем филогенетического направления, он оставил ряд классических исследований в области морфологии скелета низших позвоночных.

По мере развития сравнительной анатомии все более выяснялась недостаточность эмбриологического и сравнительного методов. Новая сравнительная анатомия для более прочного обоснования своих выводов начинает пользоваться данными палеонтологии (П.Сухидя, А.Северцов и мн.др.). Другие исследователи искали по пути эксперимента (В.Ру, Г.Браус и др.).

В настоящее время задачи сравнительной анатомии значительно расширились. После установления основных филогенетических связей необходимо было перейти к изучению морфологических закономерностей самого эволюционного процесса, что и сделано, в основном, трудами академика Северцова и его школы.

Сейчас эволюционная морфология выдвигает следующие основные проблемы: 1) филогенетическое изменение форм и функций органов и их соотношений с внешней средой; 2) соотносительное преобразование органов; 3) типичные направления эволюционного процесса.

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ. МЕТОД СРАВНЕНИЯ И ГОМОЛОГИЯ ОРГАНОВ

Сходство функций, не сопровождающееся морфологическим сходством, как известно, носит название аналогии (например, жаберы рака и жаберы рыбы, крыло бабочки и крыло птицы).

Г о м о л о г и я — есть морфологическое сходство, основанное на происхождении сходных зачатков, которые когда-то несли и сходную функцию. Гомологичными могут быть органы, несущие в настоящее время самые различные функции. Гомологичными являются, например, передние конечности наземных позвоночных: бегающая нога ящерицы, крыло птицы, роющая лапа крота, плавательный ласт кита. Различная форма этих органов связана с различной их функцией, а сходство внутреннего строения и соотношений с другими частями (связь с грудной и позвоночником, расчлененные конечности и т.д.) объясняется происхождением от одного и того же органа — ходячей конечности общего предка этих позвоночных — примитивного наземного позвоночного.

Различают несколько видов гомологии.

Гомомомия — морфологическое сходство или соотношение между органами одного и того же порядка, повторяющимися в теле одного и того же животного. Различают несколько типов такого сходства: **гомотипия** — соотношение между симметрично расположенными органами: правая и левая почка и т.п.; **гомодимия** или сервальная гомология — соотношение между органами или частями, расположенными последовательно вдоль главной оси животного. Например, гомодимавны сегменты тела членистоногих со всеми их частями, а также отдельные позвонки позвоночных животных; **гомояомия** — соотношение между различными другими одноименными органами — лучами плавников, пальцами конечностей и т.п.

Частая гомология — соотношение между органами одинакового происхождения. Гомология может быть полной, если сравниваемые органы, обнаруживая глубокие преобразования, полностью сохраняют свои соотношения. Например, полная гомология имеется между скелетом конечности ящерицы и примитивного млекопитающего, между головным мозгом амфибии и рептилии.

Неполная гомология обнаруживается в существовании морфологического сходства между частями сравниваемых органов. Неполная гомология может быть дефективной, если известная часть органа утрачена (например, конечность лошади, утратившая по сравнению с другими млекопитающими все пальцы, за исключением лишь одного среднего; сердце костистой рыбы по сравнению с сердцем хрящевой, включающее все гомологичные части за исключением артериального конуса, который у костистых рыб утрачен). Неполная гомология может быть аугментативной, если к органу прибавились известные части извне (например, ухо млекопитающих, в котором по сравнению с явными наземными позвоночными прибавились еще две слуховые косточки).

Гомойология — сходство гомологичных органов, несущих одинаковую функцию и поэтому развивающихся конвергентно или параллельно. Примером гомойологии является сходство между ластами ихтиозавра и кита.

Морфофизиологические преобразования органов. Каждый орган несет, кроме характерной для него главной функции, еще ряд второстепенных, благодаря чему создаются широкие возможности преобразования органов (Ч. Дарвин). Различают следующие типичные формы преобразований.

Смена функций. При изменении условий существования главная функция теряет свое значение или какая-либо из второстепенных функ-

ций может приобрести значение главной, что сопровождается и соответственными изменениями строения органа. Например, дифференцировка конечностей рака. Первоначально главной функцией этих конечностей была плавательная, а второстепенными - ходильная, хватательная и даже дыхательная. При дифференцировке головы и передние грудные конечности речного рака стали хватательными и плавательными, задние грудные - ходильными, брюшные плавательные - частично служат и для вынашивания икры и для обмена воды на органах дыхания.

Расширение функций (Плате) сопровождается дифференцирование органа. Например, парные плавники рыб, возникшие первоначально как пассивные планирующие органы, с приобретением мускулатуры и прогрессивным расчленением становятся в основном активными рулями глубины, но также и органами, поддерживающими равновесие, органами плавания, а у дояных рыб - иногда органами опоры и движения по дну. Расширение функций увеличивает пластичность органа и всего организма, т.к. открывает много новых путей эволюции при дальнейшей смене функций.

Сужение функций (Северцов) связано с преобладанием главной функции, утерей пластичности и ограничением возможности дальнейших преобразований. Например, преобразования конечностей копытных, которые по мере специализации в направлении более совершенного выполнения основной функции теряют свои второстепенные функции (конечность лошади, крыло летучей мыши, ласт кита).

Активация функций - преобразование пассивных органов в активные. Например, развитие подвижных плавников рыб из малоподвижных кожных складок; подвижного таза лягушек.

Иммобилизация частей (Северцов) - преобразование активного органа в пассивный, подвижного - в неподвижный. Например, потеря подвижности первичной верхней челюсти в ряду позвоночных; образование крестца путем сращения позвонков у наземных позвоночных и особенно у птиц.

Разделение функций (Северцов) - сопровождается разделением органа на самостоятельные отделы. Например, распадение непрерывного непарного плавника рыб на отделы, что связано и с изменением функций отдельных частей: спинной и анальный плавники становятся рулями, хвостовой - двигательным органом.

Принцип дифференцирования организма или отдельных его органов - основной принцип любого развития, сопровождающегося новообразованием. Связанный с ним принцип смены функций лежит в основе всех процессов преобразования отдельных органов.

Прогресс, регресс и специализация органов. Преобразования, которые ведут к возникновению новых функций или к совершенствованию старых, т.е. дают для организма новые возможности использовать жизненные средства окружающей среды, называются прогрессивными.

Высокая специализация органов, которые обеспечивают более непосредственную связь организма с внешней средой (конечности, челюсти, зубы, покровы и др.), ограничивает возможность смены функций при изменении среды, т.е. делает организм менее пластичным. При специализации утеря второстепенных функций связана с регрессом соответствующих частей органа. Например, у опытных прогрессивная специализация конечностей связана с редукцией ключицы, малой берцовой и локтевых костей и т.д.

Уменьшение числа функций может сопровождаться общим ослаблением органа с понижением главной функции, что носит название регрессивного развития органа. Регрессивное развитие отдельных органов не означает общего регресса всей организации и может наблюдаться и при прогрессивном развитии организмов (редукция чешуи у млекопитающих и волос у человека, пальцев в крыле птицы).

Замещение органов и функций. Особый вид взаимоотношений органов во время развития животных обозначен Клейбартом как "субституция" органов. Конкретно под субституцией органов понимают замещение в течение филогенетического или онтогенетического развития организма одного исчезающего органа другим, несущим подобную функцию.

1. Примером гомотипной субституции может служить замещение первичного осевого скелета - хорды хрящевым, а затем костным позвоночником в течение онтогенетического и филогенетического развития позвоночных.

2. Гетеротипная субституция - замещение одного органа подобным или другим органом, несущим биологически равноценную функцию. Например, замена нефридий как органов выделения у насекомых мальпигиевыми сосудами, замена волосяного покрова, защищающего тело от потери тепла, слоем подкожного жира у китообразных; замена задних лап как органов движения хвостовым плавником у китообразных.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОЖНЫХ ПОКРОВОВ

У позвоночных животных четко различимы два слоя: верхний - эпидермис (эктодермального происхождения) и нижний - кориум (мезодермального происхождения). Эпидермис многослоен. Кутинулы, которая является производным эпидермиса и выполняет роль наружного скелета, у позвоночных никогда не образуется. Кориум - это рыхлая соединительная ткань: волокна, идущие в разных направлениях, и эластичные элементы. Кориум обеспечивает высокую прочность кожи.

Как в эпидермисе, так и в особенности в кориуме, располагаются пигментные клетки, которые обладают подвижностью, могут "переползать" из кориума в межклеточные пространства эпидермиса. Эти клетки носят название хроматофоров, с ними связана способность животных менять свою окраску. Перемещение пигментных клеток находится под контролем нервной системы.

Кожные железы свойственны всем позвоночным. У круглоротых эпидермис почти наполовину состоит из железистых слизистых клеток, разнообразных по форме, бокаловидные, колбовидные, шарообразные. У рыб многоклеточных желез нет. Имеются у рыб только аддукторные сложные железистые образования, расположенные в основании игл, шипов. Органы свечения у глубоководных рыб также представляют сложные железистые образования.

У личинок земноводных в эпидермисе также содержатся отдельные железистые клетки, но у взрослых форм они заменяются многоклеточными железами. Многоклеточная железа имеет вид простого мешка, стенка которого состоит из одного слоя железистых клеток. Такие железы бывают двух типов: слизистые и ядовитые. Особенно гигантскими являются ядовитые железы жаб по бокам задней части головы. Скопления многоклеточных желез у жаб носят название "перотид".

У рептилий кожа лишена желез. В виде исключения встречаются у крокодилов мускусные железы по бокам нижней челюсти. У черепах такие железы встречаются на месте контакта спинного и брюшного щитов. У ящериц имеются боковые поры, работающие в брачный период.

У птиц эпидермис беден железами. Имеется только копчиковая жировая железа у водоплавающих птиц. Интересны у птиц пудретки - перья, рассыпавшиеся и образующие что-то вроде пудры. Располагаются в разных местах.

У млекопитающих в эпидермисе имеется обилие разнообразных желез: потовые железы, выполняющие выделительную функцию и имеющие большое значение для терморегуляции организма млекопитающих,

за исключением нитообразных, сирен, мышей. Это многоклеточные трубчатые железы: салivные железы — по характеру строения альвеолярные, как правило, связаны с волосом — это гроздевидные железы, состоящие из нескольких лопастей; млечные железы — по своему строению являются сложными альвеолярно-трубчатыми, представляющими выпячивания покровного эпителия. В процессе эволюции развились из видоизмененных потовых желез.

По строению выводного протока различают два типа сосцов у млечных желез: так называемые "истинные" сосцы, на вершине которых открываются многочисленные протоки отдельными отверстиями, и "ложные" сосцы, внутри которых имеется общий выводной канал, открывающийся на вершине сосца одним отверстием. Первый тип встречается у большинства сумчатых, полуобезьян, обезьян и человека. Второй тип характерен для хищных и кошачьих.

Расположение и число желез и сосцов у разных млекопитающих различны. У плодовитых форм они располагаются в два ряда вдоль всей брюшной поверхности тела от подмышечной области до паховой (у опоссума, например, до 25 сосцов, у насекомоядных — 22 сосца). Редукция числа сосцов сопровождается уменьшением числа одновременно рождаемых детенышей. В среднем наблюдается от I до 8 пар сосцов. У кошачьих имеется I-2 пары сосцов в паховой области, у полуобезьян — I пара на груди и I пара на брюхе. Но во всех случаях чувствуется происхождение от форм более плодовитых; у человека, например, эмбрионально закладывается парный ряд в 5 сосцов. Иногда в виде аномалии имеются лишние сосцы и у взрослого человека (гипертелия).

Чешуя рыб. К другим образованиям кожи, выполняющим защитную функцию, относятся прежде всего твердые скелетные пластинки, лежащие в кориуме — это чешуя.

У рыб встречается три основных рода чешуи: плакоидные, гансиоидные, костяные чешуи. Все они связаны переходными формами и представляют результат видоизменения наиболее примитивной плакоидной чешуи.

Плакоидная чешуя развивается на границе эктодермы и мезодермы. Первая закладка плакоидной чешуи обнаруживается в виде утолщения базальной мембраны, подстилающей эпидермис. Нижний слой эктодермы приобретает форму колпачка, в который сразу в виде сосочка врастает выпячивающаяся масса мезодермальных клеток. Эти клетки называются склеробластами, они образуют дентин, который в виде шипа пробивается сквозь эпидермис наружу. Внутри сосочка образуется полость, постепенно заполняемая нежной рыхлой соединительной тканью (*pulp* — *ра*). Сформировавшаяся плакоидная чешуя таким образом состоит из

лежащего в коже широкого основания и сидящего на нем шипа. Внутри - полость, заполненная богатой кровеносными сосудами мякотью. Плакоидная чешуя состоит из дентина, представляющего обызвествленное органическое вещество. Клеточных элементов дентин не содержит. От внутренней полости чешуи в радиальных направлениях в дентине отходит множество тонких разветвленных канальцев. Верхняя шипа покрыта эмалью, представляющей еще более обызвествленное органическое вещество. Если дентин производное коркума, то эмаль - продукт элидермиса.

Плакоидная чешуя по своему строению очень сходна со строением зуба, ее часто называют кожным зубом. У салахий она располагается на челюстях и имеет вид зубов. По мере изнашивания старые плакоидные чешуи сбрасываются (так же, как и зубы на челюстях) и заменяются вновь развивающимися.

Ганоидная чешуя встречается лишь у немногих современных костных ганоидов (панцирная щука), она имеет вид ромбических, толстых и твердых пластин, соединяющихся в один сплошной панцирь. Основание ганоидной чешуи состоит из костной ткани (изопедия), снаружи же располагается твердое эмалеподобное вещество. Ганоидная чешуя развивается полностью за счет мезодермы, поэтому настоящей эмали на ней нет.

Примитивным видом ганоидной чешуи является "космоидная", наружный слой которой образован видоизмененным эмалеподобным дентином и называется он космоином. На разрезах (на шлифах) видно, что космоин это как бы комплекс большого числа сросшихся между собой плакоидных чешуй. Самая нижняя часть, вставляющаяся в коркум, представляет костное вещество - изопедии. Его можно рассматривать как кожное окостенение, с которым срослось большое число плакоидных чешуй. Средняя часть космоидной чешуи образована космоином, а наружная часть - сложным дентином - ганоином. То и другое - видоизмененный эмалеподобный дентин. В отличие от плакоидной ганоидная чешуя является постоянной и смена не подлагит.

Костная чешуя имеется у всех современных костистых рыб, целым рядом переходных форм она связана с ганоидными чешуями ископаемых рыб. В процессе эмбриогенеза костная чешуя развивается в мезодерме. И костные и ганоидные чешуи смена не подлагит. У современных костных рыб (у сомовых) иногда еще встречается настоящие плакоидные чешуи. Таким образом, все виды чешуй рыб оказываются генетически друг с другом связанными.

К защитным обрезованиям кожи наземных позвоночных относятся

роговые чешуи, перья, волосы. У рептилий утолщение рогового слоя происходит участками, благодаря чему сохраняется подвижность кожи (роговые чешуи как бы скользят по кориуму). Таким путем развивается чешуя в виде бугорков-бугорчатые чешуи (самая примитивная форма чешуй) у гекконов, хамелеонов, гаттерки. Чешуи в виде пластин, располагающихся черепицеобразно, характерны для некоторых гекконов и сцианков. У других позвоночных роговые чешуи общего покрова тела не образуют: у птиц они покрывают только нижние части ног, у млекопитающих встречается в виде исключений (на хвосте у грызунов).

Перья, перьевой покров — это видоизмененные чешуи. Молодой зачаток пера появляется в виде скопления мезодермальных клеток, которые приподнимают эпидермис в форме бугорка. На этой стадии развития перо сходно с зачатком чешуи. Затем кожа, образующая основание зачатка, углубляется, образуя влагалище, сам же зачаток в этот период состоит из центральной мезодермальной массы, окруженной эпидермисом. Постепенно эпидермис ороговевает, а мезодермальная мякоть отстает от эпидермиса и сохраняется в виде сосочка только у основания пера. Сосочек обильно снабжается кровеносными сосудами, которые питают растущее перо. Затем эмбриональный пух заменяется definitivo пером, которое вырастает под ним на том же сосочке и постепенно его стелкивает. Дальнейшее развитие definitivo пера идет таким же образом.

По своему эмбриональному развитию перо обнаруживает большое сходство с развитием роговых чешуй, поэтому его можно рассматривать как усложненную чешую. Доказательством происхождения пера от чешуй является факт упрощения его при редукции у китов, у которых перья имеют форму перистозаостренных чешуй. Кроме того, перья китов линяют особым образом: старое перо сбрасывается в виде чехлика с развившегося под ним уже нового пера, т.е. все происходит подобно смене чешуй у рептилий.

Волосной покров характерен для млекопитающих. По своему развитию волосы не напоминают происхождения чешуй. Вопрос о происхождении волоса пока еще является неразрешенным, и на этот счет существует несколько гипотез. Но неоспоримо одно, что предшественником волосяного покрова был покров из чешуй. Это доказывается тем, что у многих млекопитающих, имеющих волосяной покров, еще встречаются роговые чешуи (на хвосте у многих сумчатых, насекомоядных, грызунов). Кроме того, закладываются временные чешуи, которые в процессе дальнейшего онтогенеза исчезают, например, на хвосте у

мадагаскарского насекомоядного. Доказательством происхождения волос от роговых чешуй является расположение волос у зародышей многих млекопитающих. В том случае, когда одновременно с волосняным покровом у млекопитающих имеются и чешуи, волосы располагаются группами по три волоса позади чешуйки, причем из этих трех волос средний самый крупный. У млекопитающих, не имеющих чешуй, сохраняется точно такое же расположение волос: правильно чередующимися группами, как будто бы они находятся позади чешуй. Самое интересное, что у всех зародышей млекопитающих, а также у зародыша человека волосы тоже располагаются группами по 3 и 5 волосков, из которых средний наиболее крупный, т.е. эти группы волос ясно указывают на расположение чешуй у отдаленных предков млекопитающих.

Кроме такого общего покрова, каким являются чешуи рептилий, перья птиц и волосы млекопитающих, у наземных позвоночных имеются еще местные утолщения рогового слоя. Например, на челюстях черепах, птиц и копытных млекопитающих имеется роговой покров, заменяющий им зубы. Кроме челюстей, роговые утолщения имеются на небе — небные пластинки (педальки), особенно развиты у беззубых китов. На концах пальцев появляются роговые утолщения уже у некоторых амфибий, у рептилий же и у птиц все пальцы вооружены когтями, охватывающими концы пальцев в виде чехлика. Первоначально когти возникли как органы, защищающие концы пальцев от повреждений, в дальнейшем они приобретают функцию вспомогательных органов при передвижении животного и несут различные, связанные с этим функции. У млекопитающих когти, наконец, превращаются в органы активной защиты и даже нападения.

Верхняя поверхность когтя состоит из твердого рогового вещества и носит название когтевой пластинки, нижняя же поверхность более мягкая — это подошвенная пластинка. Такая дифференцировка на когтевую и подошвенную пластинки особенно четко выражена у млекопитающих. Нижние мягкие слои изнашиваются быстрее, чем верхние твердые, поэтому верхний край всегда сильнее выступает, и таким образом коготь всегда остается острым. Хорошо развитые когти у хищных (лошак) втягиваются внутрь особой сумки, которая расположена по тыльной стороне пальца.

Когти у обезьян и человека представляют плоские когти: подошвенная пластинка у когтей сильно редуцировалась, и образовались ногти.

Копыто — это тоже видоизмененный коготь: утолщенная когтевая пластинка образовала стенку копыта, подошвенная пластинка — по-

дошку копыта. Копыто является наиболее прочным защитным покровом концев пальцев.

Рога. Различают рога двух родов: наиболее примитивный тип — это образование эпидермиса. Например, рог носорога. Большинство же рогов образуются как из эпидермиса, т.е. чисто роговое образование, так и из корiuma — костяные образования. Наиболее примитивные из второго типа — это рога жирафа. На лобной кости жирафа имеется еще одна косточка — кость рога, она разрастается, образуя рога. Костяные рога у жирафа одеты с поверхности кожей с волосами. Сюда же относятся рога оленей: рога костяные, покрытые сверху кожей, но затем кожа отмирает и спадает. Дефинитивный рог — чисто костяной. Рога оленей, имеющиеся только у самцов, периодически сбрасываются вследствие разрушения кости у основания рога.

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ СКЕЛЕТА

У позвоночных весь внутренний скелет строится из плотной соединительной ткани, хряща и кости, т.е. бесклеточное опорное вещество, которое наблюдается у беспозвоночных, филогенетически является предшественником клеточных скелетных тканей позвоночных. Произошло это первоначально путем включения клеток в бесклеточное студенистое опорное вещество, которое превратилось в плотную соединительную (хрящеподобную) ткань → в настоящий хрящ — кость.

Первая твердая скелетная ткань появилась у низших рыб — это дентин в плакоидной чешуе, который в процессе эволюции превратился в кость. Доказательством является происхождение ганцидной чешуи. Нижняя половина ганцидной чешуи является костной, будучи погружена в мезодерму, в корium, она находилась в лучших условиях питания и роста и поэтому постепенно вытеснила дентин, т.е. развилась костная чешуя.

Типичная кость появляется раньше всего в коже (кожные кости), в связи с эктодермой, но затем освобождается от нее и окончательно погружается в мезодерму, т.е. возникает внутренний костный скелет. С погружением кожных костей в мезодерму, с появлением настоящей кости во внутреннем скелете значение хряща падает, и он постепенно вытесняется и замещается костью. Филогенетически это происходит двойным путем: 1) отдельные костные клетки, которые первоначально возникали на границе эпидермиса и мезодермы (корiuma), погружались вглубь и откладывались на поверхности хряща (хрящевого ске-

лета) - образовывались покровные кости. Лежащий под покровными костями хрящ терял свое значение и редуцировался; 2) отдельные склеробласты (клетки, предшествующие костным клеткам) также погружались вглубь и входили в контакт с поверхностью хрящевого скелета, проникали под надхрящницу и выделяли костное вещество, которое врастало внутрь хряща. Хрящ начинал отставать в росте и постепенно редуцировался. Таким образом, первым путем возникли покровные кости, вторым - замещающие - внутри самого хрящевого скелета. В процессе эволюции хрящевой скелет постепенно заменялся костным.

У высших позвоночных внутренний скелет является вполне костным, хрящ сохраняется только в отдельных местах, где требуется более гибкий материал. Филогенетически, таким образом, соединительнотканый внутренний скелет замещается хрящевым, а хрящевой - костным. Эта последовательность повторяется у всех позвоночных, имеющих костный скелет во время эмбрионального развития.

Скелет позвоночных состоит из трех отделов: осевой скелет, представленный хордой и позвоночником; скелет поясов конечностей и свободных конечностей; скелет головы, в котором различают скелет черепа и висцеральный скелет челюстей и жабр.

Хорда. Первоначальным осевым скелетом позвоночных является хорда, которая постепенно у низших форм лишь дополняется отдельными элементами дуг, а у других позвоночных вытесняется развивающимися телами позвонков. На ранних стадиях эволюционного развития (у ланцетника) хорда представлена шаром клеток энто-мезодермального происхождения, который лежит под спинным мозгом. С поверхности хорда покрыта наружной эластичной оболочкой. У позвоночных (у миноги) развивается еще одна оболочка волокнистого строения, расположенная под наружной. Уже у хрящевых рыб и двоякодышащих в наружной оболочке хорды возникают отверстия, через которые проникают внутрь волокнистой оболочки клетки из окружающей хорду мезодермы. Попав во внутреннюю оболочку, они выделяют хрящевое вещество, превращая оболочку хорды в хрящевую, т.е. впервые в эволюции закладываются хрящевые тела позвонков.

Таким образом тело позвонка двухслойно и по происхождению различно: внутренняя часть образована хрящем, наружная, очень тонкая, - эластической оболочкой хорды.

В качестве постоянного органа хорда функционирует лишь у немногих низших позвоночных (в круглоротых, у цельноголовых, осет-

ровых и двоянодышцах). У других позвоночных хорда постепенно полностью вытесняется развивающимися телами позвонков, остатки ее — только между телами позвонков. Поэтому у взрослых позвоночных животных хорда сохраняется в виде чаткообразного шнура внутри позвоночника. У млекопитающих и некоторых других позвоночных остатки хорды сохраняются между телами соседних позвонков в виде так называемых межпозвонковых дисков.

Позвоночник в наиболее примитивном виде, в самом начале эволюционного развития, у низших рыб представлен двумя парами хрящиков, отходящих от хрящевого слоя хорды — верхние (передние и задние) и нижние (передние и задние) дуги — две пары верхних и нижних дуг, приходящихся на каждый метамер тела. Это называется первичной диллоспондильей. В ходе дальнейшей эволюции, а именно уже у хрящевых рыб, в задней половине каждого метамера наступает окрящивание внутри оболочки хорды, и таким образом, развивается уже само тело позвонка в виде хрящевого кольца. На месте задней половины сегмента развивается хрящевой позвонок с двумя задними верхними и нижними отростками. Верхние и нижние дуги передней части развития не получают, а вклиниваются между соседними позвонками в виде вставочных хрящей. У костистых рыб и у земноводных передние дуги закладываются в виде рудиментов только в эмбриональном периоде, а у взрослых животных они исчезают бесследно. У высших позвоночных уже сразу в эмбриональном периоде закладывается только одна пара верхних и нижних дуг, т.е. первичная двойственность (диллоспондилья) исчезает бесследно. Таким образом эволюционно первоначальными элементами позвонка являются верхние и нижние дуги, за счет которых впоследствии и развиваются остальные части позвонка. Путем слияния концов верхних дуг над спинномозговым каналом образуются верхние остистые отростки. Нижние дуги разрастаются в стороны в виде боковых отростков. Прямая к боковым отросткам, в дальнейшем развивается ребра: нижние — у низших рыб, верхние — у высших рыб, амфибий и наземных позвоночных. В хвостовой области позвоночника нижние дуги разрастаются не только в стороны, но и вверх, охватывая хвостовые артерии и вены, поэтому здесь нижние дуги носят название гемальных отростков.

Под хвостовыми артерией и веной концы гемальных отростков сливаются, образуя нижний остистый отросток.

Таким образом, тела позвонков являются более поздним приобретением эволюции и развились отчасти в связи с разрастанием оснований дуг позвонков, а также за счет окрящивания внутри оболочки хорды. Тело позвонка в различных группах позвоночных развилось совершенно

независимо и далеко не всегда одинаково. Так, у круглоротых тел позвонков, как теловых вет, и позвончики представлял парными рядами только верхних дуг. Тело позвонка впервые образовалось у хрящевых рыб — за счет окрящевения внутри оболочки хорды, а также отчасти за счет разрастания оснований хрящевых дуг.

У осетровых тел позвонков еще не имеется, дуги же позвонков располагаются на хорде. Но именно у осетровых впервые в ходе эволюции в позвонке появляются первые окостенения в основании дуг.

У современных костных ганюидов и у костистых рыб имеется уже костные тела позвонков, образующие одно целое с первичными их элементами, т.е. дугами.

Данные палеонтологии показывают, что костное тело позвонка первоначально составлялось из нескольких окостенений, из нескольких частей, располагающихся на хорде соответственно основаниям верхних и нижних дуг, т.е. вокруг хорды развивались самостоятельные окостенения, которые давали дугам позвонков более прочную опору на хорде. Таким образом в каждом сегменте развивалось до четырех пар окостенений. В дальнейшем окостенение захватывало дуги позвонков, затем шло разрастание костных дуг, что и привело в конце концов к образованию цельных костных позвонков. У других групп позвоночных образование костного позвонка шло не только за счет множественных окостенений, возникающих в месте парных дуг, но также за счет окостенений, возникающих в скелетогенной мезенхиме вокруг хорды. И, наконец, имеется еще один вариант (у высших рыб и у наземных позвоночных): костные тела позвонков развиваются только за счет окостенений, возникающих в окружающей хорду ткани, независимо от дуг.

У рыб наблюдается дифференцировка на два отдела позвоночника: туловищный и хвостовой.

Типичный туловищный позвонок костистых рыб состоит из цилиндрического тела и его отростков. Тело глубоко вогнуто спереди и сзади и имеет небольшое отверстие, через которое проходит хорда. Верхние дуги охватывает с боков спинномозговой канал, над которым они срастаются, образуя верхний остистый отросток. Основания верхних дуг впервые снабжены суставными отростками, с помощью которых позвонки соединяются друг с другом. В типичном хвостовом позвонке боковые отростки сходятся, образуя гемальный канал. Таким образом хвостовой позвонок получает симметричную форму с верхними и нижними дугами и остистыми отростками.

У амфибий так же, как и у осетровых, между телами позвонков развивается межпозвоночные хрящи, поэтому хорда сохраняется только

в виде остатка внутри позвонков. В этих хрящах между телами позвонков развивается сферическая суставная щель. У большинства бесхвостых она обращена своей вогнутой стороной вперед, поэтому передняя поверхность позвонков у них вогнута (процельные позвонки), у высших хвостатых - вогнута задняя поверхность позвонков (оцистоцельные позвонки). У низших хвостатых амфибий межпозвоночные хрящи развиты слабо, и позвонки сохраняют амфицельную форму. У амфибий боковые отростки позвонка разделяются на два выступа: верхний и нижний. Нижний постепенно редуцируется, а верхний, расположенный на верхней дуге, - сохраняется. Это поперечный отросток. Наличие поперечных отростков на верхних дугах позвонков характерно для наземных позвоночных.

У всех наземных позвоночных, начиная с амфибий, дифференцируются еще новые области позвоночника. Передние позвонки приобретают большую подвижность, и ребра их становятся рудиментарными - это шейный отдел, представленный у амфибий одним позвонком, снабженным парой суставных поверхностей для сочленения с затылочными буграми черепа. На границе между туловищной и хвостовой областями развивается еще один отдел позвоночника, образующий опору для тазового пояса - крестцовый отдел.

У некоторых низших рептилий (гаттерии, гекконы) сохраняются еще двояковогнутые позвонки, и иногда между телами позвонков сохраняются остатки хорды, но у громадного большинства современных форм позвонки процельные и хорда совершенно исчезает.

Для высших наземных позвоночных интересны преобразования первых двух шейных позвонков в "атлас" и "эпистрофей", которые образуют особый вращательный сустав (первый позвонок-атлас в форме кольца свободно вращается на зубовидном отростке эпистрофея). На передней поверхности атласа снизу имеется суставная ямка, дно которой образовано зубовидным отростком для сочленения с единственным у рептилий затылочным бугром черепа.

Рептилии. Позвоночник объединяет четыре отдела: шейный, пояснично-грудной, крестцовый, хвостовой. Тела позвонков - спереди погнутое, сзади выпуклое (процельные), так же, как у амфибий. Верхняя дуга заканчивается хорошо выраженным остистым отростком, от которого отходит пара передних сочленовных отростков, а от заднего края - пара задних сочленовных отростков. Таким образом структурно тело позвонка усложнено. Никаких признаков хорды у взрослых особей нет.

Птицы. У птиц позвоночник также включает четыре отдела: шейный, грудной, крестцовый, хвостовой (поясничный отдел у взрослой птицы входит в состав крестца).

Позвонки имеют своеобразную седлообразную форму и называются гетероцельными. У птиц туловищная часть позвоночника становится неподвижной в результате сращения позвонков между собой, благодаря чему создается прочная опора для летательных мышц и задних конечностей, которые поддерживают тело во время полета. Шейный же отдел, напротив, приобретает большую подвижность: тела позвонков здесь соединяются седловидными поверхностями с межпозвоночными дисками между ними, которые позволяют изгибанию шеи во всех направлениях, но не допускают вращения. Изгибание шеи в вертикальной плоскости является средством для перемещения центра тяжести птицы во время полета. Два последних шейных позвонка имеют свободные ребра. Грудные позвонки несут по паре ребер.

Крестцовый отдел имеет два собственных крестцовых позвонка, к которым позже прирастают спереди все поясничные позвонки, а сзади — часть хвостовых. В результате образуется очень характерный для птиц сложный крестец, дающий опору задним конечностям. Последний грудной позвонок, вошедший в состав крестца, сохраняет ребра, доходящие до грудины, что тоже способствует укреплению таза. Образование сложного крестца связано с передвижением по суше на двух ногах. Это доказываются тем, что сходный сложный крестец был у двуногих ископаемых рептилий с рудиментарными передними конечностями.

Последние многочисленные позвонки в хвостовой области срастаются между собой, образуя копчик, который служит для поддержания рулевых перьев.

Млекопитающие. Предками млекопитающих, по всем данным были зверозубые пресмыкающиеся. С одной стороны, они обладали рядом крайних примитивных признаков в структуре позвонка — амфицельного, глубоко вдавленного как спереди, так и сзади, кроме того, имели подвижные шейные и поясничные ребра: с другой стороны, они имели существенные черты сходства с млекопитающими (зубы сидели в отдельных ячейках и были дифференцированы — резцы, клыки и коренные, имелось вторичное небо и т.д.). Наиболее известная из этих представителей — иностранцевия (хищник, найденный у нас на Северной Двине).

У млекопитающих поверхности позвонков плоские, и между ними так же, как и у птиц, залегают межпозвоночные диски.

Осевой скелет современных млекопитающих состоит из пяти отделов: шейного, грудного, поясничного, крестцового, хвостового.

Верхние дуги платицельных позвонков млекопитающих выражены хорошо и в грудной области несут по остистому отростку. Передние остистые отростки направлены назад, а задние вперед, что связано с

разгибательными и сгибательными движениями тела при беге и скачках. Спереди и сзади у основания дуги расположены сочленованные отростки.

Таким образом, в процессе эволюции хорда замещается позвонками, верхние дуги которых в совокупности образуют спинномозговой канал - защиту для спинного мозга, а нижние дуги с ребрами - защиту для внутренних органов.

ЧЕРКН

Во время эмбрионального развития у любого позвоночного происходит сегментация мезодермы, деления ее на участки - так называемые сомиты. В области будущей головы мезодерма дифференцируется на головные сомиты. Этот факт закладки в эмбриогенезе сегментов мезодермы говорит о том, что у предков позвоночных голова была построена метамерно, так же, как и туловище. У типичных же позвоночных метамерия головы теряется и, очевидно, в связи со следующими обстоятельствами. Концентрация важнейших органов чувств на переднем конце тела вызвала прогрессивное развитие головного мозга (центральной нервной системы), что в конечном итоге и определяло в общих чертах всю эволюцию позвоночных животных. Важное значение этих органов и одновременно большая нежность их структуры вызвали необходимость в специальной их защите, к которой и явилась черепная коробка. Но значение черепа, конечно, не только в том, чтобы защищать центральную нервную систему и органы чувств. В передней части головы у позвоночных развились сильные органы захватывания пищи - челюсти. Функционирование челюстей требует опоры, такую опору дает черепная коробка. Наконец, значительной трате энергия ползучего хищника, каким является позвоночное животное, должен соответствовать и усиленный обмен веществ, связанный с окислительными процессами. Это и определило развитие в области головы органов дыхания (жаберного аппарата), для которого опорой также является черепная коробка.

Череп дифференцируется на два отдела: осевой и висцеральный. Оба развиваются в процессе эмбриогенеза независимо друг от друга и по-разному.

Как только произошла сегментация мезодермы на сомиты, они в свою очередь также начинают дифференцироваться: нижняя часть сомитов дает склеротомы, которые в будущем образуют скелетогенную мезенхиму. Скелетогенная мезенхима и является той тканью, из которой разовьется вся черепная коробка. Клетки скелетогенной мезенхимы около хорды и вокруг головного мозга с развивающимися органами чувств

образуют соединительнотканную оболочку. Это стадия так называемого перепончатого черепа. Следующая - хрящевая - стадия, характеризуется развитием хряща. Хрящ развивается участками. По бокам хорды, образуя непосредственное продолжение позвоночника, развивается пара окологордовых хрящей, так называемые паракордалии. Впереди хорды под основанием переднего мозга развивается еще одна пара хрящей - черепные трабекулы. Эти хрящи, образующие основание черепа. Кроме того, образуются на месте будущих глазниц глазничные хрящи, развиваются слуховые и обонятельные хрящевые капсулы, защищающие органы чувств.

Различают хордальную, заднюю, часть черепа и прехордальную - переднюю. Хордальная часть черепа представляет собой результат преобразования переднего конца позвоночника путем сращения дуг позвонков. Прехордальная же является новообразованием, которое развилось в связи с развитием переднего мозга и соответствующих органов чувств. Во время дальнейшего развития черепа передние концы паракордалии срастается с задними концами трабекул. Паракордалии затем срастается между собой под хордой и над хордой, окружая ее со всех сторон. Трабекулы также срастается между собой, и таким образом развивается общая хрящевая пластинка, представляющая дно или основание черепа. С основанием черепа связаны обонятельная и слуховая капсулы и глазничные хрящи. Образовавшееся основание черепа постепенно разрастается вверх, по бокам головного мозга, образуя боковые стенки черепа. Наконец хрящи боковых стенок черепа разрастаются над головным мозгом, образуя крышу черепа, которая у многих видов не окрящевевает, а остается заткнутой соединительной тканью (у хрящевых рыб). В ходе дальнейшего эмбриогенеза хрящ постепенно заменяется костью.

Висцеральный скелет развивается независимо от осевого черепа, и источником его развития является мезенхимные ганглионарные пластинки. Мезенхимные вкладки ползут и образуют независимые друг от друга дужки. Вначале эти дужки состоят из сгущенной мезенхимы, которая затем превращается в хрящ.

Первые две висцеральные дуги получают максимальное развитие и дают начало челюстной и подъязычной дуге взрослого животного. Челюстная дуга расчленяется на две отдела, подъязычная - на два-четыре отдела. Следующие за ними дуги расчленяются на четыре отдела каждая и дают начало жаберным дугам взрослого животного. В висцеральном скелете хрящевых рыб имеются еще так называемые губные хрящи, представляющие рудименты передних висцеральных дуг.

У современного взрослого позвоночного животного челюстная дуга называется небноквадратным хрящем, нижний отдел — меккелевым. Оба отдела служат челюстями только у низших рыб.

Верхний отдел подъязычной дуги называется подъязычно-челюстным или гиомандибулярным, нижний отдел — подъязычным или гиосидным. Каждая из жаберных дуг состоит из четырех отделов, между дугами располагаются висцеральные щели.

У наземных позвоночных в процессе эволюции жаберные дуги теряют свое значение, и остатки их значительно преобразуются, но эмбрионально всегда закладывается четыре жаберные дуги. В процессе эволюции редуцируются всегда задние жаберные дуги. У современных рыб с пятью дугами нередко находят рудименты шестой. И это доказывает, что позвоночные животные произошли от форм, обладавших большим числом жаберных дуг. Первые две дуги (челюстная и подъязычная) отличаются от остальных по функции и по расчленению. Но имеются доказательства, что первоначально эти дуги были расчленены на четыре отдела так же, как и остальные. Одинаковое расчленение дуг говорит о том, что все они должны обладать одинаковой функцией, т.е. все дуги по своей функции были первоначально жаберными. Доказательством является развитие у низших рыб висцеральной щели между челюстной и подъязычной дугами, в виде так называемого брызгальца. Впереди этой щели иногда находили эмбриональные закладки рудиментарных висцеральных щелей. Все это говорит о том, что все висцеральные дуги были у предков современных позвоночных некогда жаберными дугами, несли одинаковую функцию и были одинаково расчленены. Затем у челюстных позвоночных одна из передних дуг изменила свою функцию: стала служить удерживанию во рту, а затем и схватыванию добычи, и таким образом жаберная дуга превратилась в челюсти, которые получили затем сильную мускулатуру и прочное прикрепление к черепу. Подъязычная же дуга изменилась в связи с преобразованием челюстной: верхняя половина подъязычной дуги стала служить более прочному укреплению челюстной дуги, подвешивая задний угол челюстей к черепу. Верхний ее отдел редуцировался, следующий отдел дал начало гиомандибулярному хрящу, нижняя же половина сохранила значение связующего звена между челюстным и жаберным аппаратом.

Первоначально висцеральные дуги были совершенно независимы от осевого черепа. Позднее между ними устанавливается контакт в виде соединительных связей или происходит непосредственное приращение висцерального скелета к черепу.

У низших позвоночных (низших рыб) осевой череп, естественно, полностью хрящевой. Висцеральный скелет низших рыб также состоит из

хрящевых, типично расчлененных дуг, т.е. имеется челюстная дуга, состоящая из небноквадратного и мекгелова хрящей и подъязычная — состоящая из гломмадибулярного отдела и гноида. Жаберных дуг от пяти до семи.

У хрящевых ганойдов и осетровых череп также имеет вид хрящевой коробки. Увеличивается также затылочный отдел за счет приращения элементов позвоночника. Но именно у хрящевых ганойдов появляются признаки, характерные для высших рыб. Во-первых, нижний конец гломмадибулярного хряща отщепляет от себя новый элемент (симплектикум), который служит специально для прикрепления заднего угла челюстей. Во-вторых, впервые в эволюции черепа появляются первые признаки окостенения. Очаги окостенения появляются как в висцеральном черепе, так и в осевом, но их еще немного. Некоторые элементы висцерального скелета покрываются костным чехлом (это, конечно, покровная кость). В осевом черепе появляются покровные кости, выстилающие основание черепа — это парный ларасфеноид и лежащий впереди от него под рылом парный сошник. Сверху череп покрыт большим числом кожных костей. По своему развитию, строению кожные кости представляет те же самые разросшиеся челюсти, которые располагаются рядами вдоль спины и по бокам, образуя "жучья", у осетровых рыб. Некоторые из этих костей по своему расположению аналогичны постоянным покровным костям черепа высших рыб. Таким образом, по всем признакам осетровые занимают переходное положение и высшим рыбам с хорошо развитым костным скелетом. В дальнейшем эволюция черепа позвоночных шла по пути замены хряща костью.

У высших костистых рыб осевой череп окостеневает еще больше, чем у костных ганойдов, кроме того, число покровных костей становится меньше, т.е. они вытесняются замещающими. Осевая часть черепа у высших костистых рыб состоит из тех же костей, что и у костных ганойдов, но исчезают глазнично-клиновидные кости, они имеются только у низших костистых рыб. Сохраняются и разрастаются основная клиновидная и боковые клиновидные кости.

Висцеральный череп костистых рыб также очень сходен с таковым у костных ганойдов. Но у костистых нет ни пластинчатой, ни надугловой костей, они вытесняются сочленовой и заднесочленовой костями. В жаберных дугах окостеневает все отделы.

Редуцируются у костистых рыб некоторые покровные кости крыши и боков черепа, например, заднетеменные и чешуйчатые. Вторичная крыша черепа составляется из парных теменных, лобных и носовых костей.

Череп наземных позвоночных отличается от черепа рыб, главным образом, изменениями в области висцерального скелета, что определяется утратой жаберного дыхания. В области челюстной дуги для наземных позвоночных характерно непосредственное сращивание небно-квадратного хряща с осевым черепом (аутостилия).

Небноквадратный отдел челюстной дуги, утрачивающий значение челюсти уже у высших рыб, у наземных позвоночных окончательно перестает нести эту функцию. В связи с этим одна из передних висцеральных дуг изменила свою функцию и сохранила лишь два средних отдела в виде рычажных челюстей — небноквадратного и менкелева хрящей.

У многих амфибий и у всех высших наземных позвоночных передняя часть небноквадратного хряща редуцируется, а задняя окостеневает в виде квадратной кости, которая служит исключительно для подвешивания нижней челюсти к черепу. Тромандибулярный отдел преобразовался в слуховую косточку, полость же первой висцеральной щели, полость брызгальца, преобразовалась в барабанную полость. Стена слуховой капсулы истончилась в том месте, где в нее упирается слуховая косточка, и превратилась в натянутое перепонкой овальное окно.

Для осевого черепа наземных позвоночных характерно прежде всего развитие затылочного сочленения с позвоночником посредством затылочных бугров: двух — у амфибий, одного — у рептилий и птиц и вторично парного — у млекопитающих.

По составу костей череп наземных позвоночных очень близок к черепу костных ганоидов и кистеперых. Для наземных позвоночных характерна также более или менее значительная редукция наружной крышки черепа. Эта редукция произошла независимо у амфибий и у рептилий. Редукция крышки в височной области приводит к образованию височных ям и системы височных дуг между ними.

Число повранных костей у наземных позвоночных значительно сокращается.

У млекопитающих в эмбриональном периоде череп представлен хрящевой коробкой. В костном черепе млекопитающих наблюдается характерный процесс сокращения числа костей путем их сращения в типичные комплексы. В некоторых случаях отдельные кости настолько утрачивают свою индивидуальность, что сохраняются у млекопитающих лишь в виде отдельных центров окостенения сложной кости.

В затылочной области черепа боковые затылочные кости образуют совместно с основной затылочной костью парные затылочные бугры. У млекопитающих все четыре затылочные кости (верхняя, основная и боковые) срастается в единую затылочную кость, ограничивающую заты-

лочное отверстие. Еще в хрящевом черепе у млекопитающих в слуховой капсуле возникает несколько окостенений, из которых главное — это исчезающая в процессе эволюции предшная кость, а заднее окостенение — заднешушная кость. Эти окостенения дают одну единственную кость — каменную. Таким же образом из нескольких окостенений развивается характерная для млекопитающих височная кость. Впереди височных костей в обонятельной области черепа из нескольких окостенений развивается решетчатая кость.

Крыша черепа млекопитающих образована теменными и лобными костями. Очень часто (например, у яловых, многих сумчатых и копытных) теменные кости срастаются между собой. Между теменными и верхней затылочной костью у млекопитающих наблюдается еще особая поперечная межтеменная кость. У наседомодных, рукокрылых, обезьян и человека срастается между собой и лобные кости.

Межчелюстные кости млекопитающих отличаются отсутствием переднего отростка, ограничивающего носдри спереди и с внутренней стороны. Редуция этого отростка, имеющегося у всех настоящих позвоночных, сделала возможным у млекопитающих развитие наружного носа.

У млекопитающих также совершенно иное сочленение нижней челюсти с черепом, чем у других позвоночных: у млекопитающих в квадратная кость не служит подвеском для нижней челюсти. Кроме того, в составе нижней челюсти нет костей, характерных для ее задней половины у других позвоночных, хотя в процессе эмбриогенеза закладываются как небноквадратный, так и мянзелев хрящи. Небноквадратный хрящ затем редуцируется, но передняя часть частично окостеневает и затем входит в состав стенки черепа. Задняя же часть, т.е. в квадратная кость подвеском не является, а дает слуховую косточку (назовальную). Межзелев хрящ не остается в составе нижней челюсти, как у других позвоночных, а дает другую слуховую косточку — молоточек.

Верхний отдел подъязычной дуги, который образует у рыб подвесок, а у амфибий, рептилий и птиц дает слуховую косточку — так называемый столбик, — у млекопитающих тоже входит в состав слуховых костей и образует стремечко.

Нижний отдел подъязычной дуги представляет у млекопитающих передними рожами, которые окостеневает в нескольких местах и прикрепляются к слуховой капсуле. Вторая и третья жаберные дуги срастаются и образуют квадратный хрящ гортани, впервые появляющийся у млекопитающих. Четвертая и пятая жаберные дуги образуют, по-видимому, остальные гортанные хрящи, а может быть являются источником образования хрящей трахеи.

СКЕЛЕТ КОНЕЧНОСТЕЙ

Непарные плавники. В личиночном периоде непарные плавники развиваются в виде одной непрерывной кожной складки, которая идет вдоль спины, огибает задний конец тела и продолжается на брюшной стороне вплоть до заднепроходного отверстия. Позже в определенных отдельных участках этой складки развивается скелет непарных плавников (спинных, хвостового, анального), остальные же участки этой сплошной складки развития не получают и редуцируются.

Таким образом, скелет непарных плавников развивается из мезенхимных клеток плавниковой складки, которые вначале образуют клеточные ступенчатия, затем эти ступенчатия вытягиваются в виде стержней и, наконец, хрящевевают — развиваются хрящевые лучи непарных плавников. Источником же скелета хвостового непарного плавника является осевая мезенхима. Скелет хвостового плавника является производным позвоночника, и развивается он иначе, чем все другие непарные плавники.

Мускулатура непарных плавников развивается из так называемых мускульных почек, которые закладываются метамерно, по одной на каждый миомер тела, и причем не только в области будущего дефинитивного плавника, но и в промежутках между ними. Почти, закладывающиеся в промежутках между будущими непарными плавниками, вскоре рессасиваются (абортивные почки).

Тесное развитие непарных плавников у личинок (из одной непрерывной складки и то, что мускульные почки закладываются в промежутке между плавниками) доказывает, что непарные плавники большинства современных рыб — результат разделения одного общего непарного плавника, который когда-то окулировал почти все тело предкового животного. Мускульные почки и скелет, закладывающиеся метамерно, являются доказательством того, что этот непрерывный плавник был построен метамерно в точном соответствии с сегментацией туловища.

И, конечно, разделение общего плавника на отдельные соответствовало физиологическое разделение функций (хвостовой плавник — сохраняет в основном локоторную функцию, спинные и анальный — значение илей). Деление непрерывного плавника в эволюционном ряду начинается у много (два спинных и хвостовой плавника).

Парные плавники. На личиночной стадии парные плавники развиваются в виде двух пар складок (передней и задней) по бокам тела. Причем, первоначально эти складки длинные и почти соприкасаются друг с другом (передняя и задняя на одной стороне и передняя и задняя — на другой), но затем они сокращаются и промежуток между ними увеличивается.

Мускулатура и скелет парных плавников развиваются из тех же источников, что и у непарных, т.е. из мускульных почек и стужений мезенхимы.

Тот факт, что парные плавники первоначально закладываются в виде длинных складок, и лишь затем они постепенно укорачиваются, говорит о том, что парные плавники развились в процессе эволюции путем разделения одной первоначально непрерывной боковой складки, которая шла от головы до анального отверстия. Такие зачаточные боковые складки имеются у лягушки, а также найдены у некоторых ископаемых бесчелюстных.

По строению, по онтогенетическому и эволюционному развитию скелеты парных и непарных плавников различаются только тем, что скелет парных плавников обладает более прочной опорой в теле в виде пояса конечностей.

Пояс грудных плавников имеет вид дуги, охватывающей тело с боков, а в брюшных плавниках пояс в виде пластинки, которая лежит в брюшной стенке тела. Пояса в онтогенетическом развитии возникают как охраняющие основной лучей плавников, которые возникают вначале в виде пластинок.

Передний пояс рыб представлен хрящевой дугой, охватывающей тело с боков и с брюшной стороны, где правая и левая половины его соединяются. Такой пояс лежит поверхностно и снабжен выступом для прикрепления плавника. Это первичный пояс, который эволюционно возникает первым. У хрящевых ганоидов первичный пояс покрыт уже несколькими кожаными костями, т.е. возникает вторичный пояс. На спинном отделе вторичного пояса лежит клейтрум, а на брюшном отделе лежит кость, гомологичная ключице высших позвоночных. Клейтрум соединяет вторичный пояс с наружной костью черепа. Кость, гомологичная ключице, соединяется на брюшной стороне тела с одноименной костью другой стороны, т.е. вторичный пояс более укреплен.

У костных ганоидов и у костистых рыб первичный пояс значительно редуцируется и максимальное развитие получает вторичный пояс. Вторичный пояс высших рыб представлен крупной парной костью, которая представляет из себя разросшийся клейтрум, с клейтрумом также срастается ключица. Оба клейтрума соединяются на брюшной стороне тела между собой, а на спинной стороне прикрепляются к кость черепа при помощи двух других покровных костей. Таким образом плечевой пояс укрепляется у высших рыб почти неподвижно.

Задний пояс в эмбриональном развитии закладывается в виде хрящевой пластинки. Данные палеонтологии показывают, что эта непарная

пластинка есть результат срастаемых парных зачатков, развивающихся от оснований брюшных плавников. У костных ганноидов и у костистых рыб она парная и уже окостеневает.

Конечности наземных и позвоночных и их происхождение. Непарные плавники у наземных позвоночных в настоящее время сохраняются только у живущих в воде личинок амфибий, а также у представителей высших позвоночных, вторично переселившихся в воду (многие хвостатые амфибии и некоторые млекопитающие, например, китообразные). Но у всех этих животных непарный плавник представляет собой обычную кожную складку, лишенную внутреннего скелета и мускулатуры. Парные же плавники у животных, у которых они сохранились, невозможно сравнить с рыбьими, т.е. они всегда являются результатом вторичного преобразования типичной конечности наземного позвоночного (например, плавники китообразных).

Пояс конечностей у наземных позвоночных имеет вид дуги, которая охватывает тело снизу и с боков. В общем такой пояс сходен с поясом парных плавников рыб. Имеется только различие в приращении свободной конечности: у рыб для этого имеется выступ на поясе, а у наземных позвоночных — сочленовная ямка. Причем наиболее сходны пояса передних конечностей у рыб и наземных позвоночных. Пояса передних конечностей отличаются лишь большей шириной как спинного, так и брюшного отделов, что связано с прогрессивным развитием мускулатуры конечностей наземных позвоночных, которые выполняют при движении на суше большую работу.

Строение скелета свободной конечности наземных позвоночных — пятипалой конечности, обнаруживает также большое сходство со строением скелета плавников рыб. Согласно существующей точке зрения, конечность наземных позвоночных представляет собой преобразованный архиптеригий, т.е. древнейшую форму плавника с рядовым расположением лучей на определенной оси. Это подтверждается данными по изучению онтогенетического развития конечностей наземных позвоночных. В эмбриональном развитии пятипалая конечность у наземных позвоночных закладывается и развивается также в виде мускульных почек, располагающихся метамерно, т.е. точно так же, как это происходит в эмбриогенезе рыб. Затем между мускульными почками концентрируется мезенхима, образующая закладку скелета свободной конечности. В закладке наступает окрящивание соответственно отдельным элементам взрослой конечности и в дальнейшем происходит окостенение. Эти данные являются бесспорным доказательством того, что пятипалые конечности наземных позвоночных

представляют собой преобразованные парные плавники рыб.

Пятипалые конечности наземных позвоночных произошли от плавников с сильно расчлененным скелетом, обладавшим только одним основным элементом. Таким является плавник одной из двудыхущих рыб, у основания которого находится лишь один элемент, причленяющийся непосредственно к поясу. Еще большее сходство с пятипалой конечностью обнаруживает скелет плавника некоторых ископаемых представителей выстеперых. Проксимальная часть этого скелета почти идентична скелету пятипалой конечности, но, к сожалению, дистальная часть, непосредственно прикрепляющаяся к скелету, неизвестна, не сохранилась.

По А.Н.Северцову пятипалая конечность развилась из более богато расчлененной конечности не путем усложнения, а путем постепенного упрощения. В конечности наземных позвоночных произошло уменьшение числа лучей, которых раньше было не менее семи. В области основания кисти у наземных позвоночных иногда обнаруживают рудиментарные элементы, обычно прирастающие к соседним элементам. У наземных позвоночных основание кисти сокращается в размерах, и многие его элементы срастаются между собой, теряют свое лучевое расположение. Лучевое расположение сохраняется у высших форм только в дистальных частях конечностей. Таким образом, строение основания кисти (стопы) становится проще, число элементов в нем уменьшается. Прочное соединение элементов скелета нарушается и заменяется подвижным соединением посредством суставов. У низших позвоночных в этой области находят рудиментарные элементы, т.е. у них уже произошло заметное упрощение строения.

Наряду с редукцией отдельных элементов и упрощением наблюдается прогрессивное развитие проксимальных и дистальных элементов в пятипалой конечности по сравнению с исходным плавником.

МУСКУЛАТУРА ПОЗВОНОЧНЫХ

Мускулатура как система обособленных отдельных мышц, которые прикрепляются к наружному скелету, впервые в эволюции появляется у членистоногих.

Эволюция мускулатуры шла прежде всего по пути ее отделения от эпителиальной в самостоятельно функционирующую ткань, а во-вторых, по пути локализации ее вокруг систем органов и скелета, обеспечивая их оптимальное функционирование.

У ланцетника и у всех позвоночных мускулатура четко делится на две группы: соматическую (паретальную) и висцеральную. Это деле-

яне впервые отметил и описал анатом Шнайдер в 1879 г.

В основу такого деления положены признаки: происхождения (развития), иннервации, распространения в организме.

Соматическая мускулатура в процессе эмбриогенеза развивается из миотомов мезодермы. В последнее время специальными исследованиями доказано, что некоторые участки соматической мускулатуры развиваются из мезенхимы, а возможно даже из нейроэктодермы.

Соматическая мускулатура позвоночных представлена поперечно-полосатой мускулатурой туловища, конечностей, диафрагмы, глазных мышц и подъязычной мускулатурой. Туловищная мускулатура ланцетника и низших позвоночных очень примитивна, имеет метамерное строение и представлена рядом мышечных сегментов — миомеров, разделенных вертикально соединительнотканевыми перегородками — миосептами. Миосепты являются зачатками эндомизии — соединительнотканевой оболочки, покрывающей каждое мышечное волокно у высших позвоночных.

В жаберной области мускулатура миомеров расходуется на брюшные и спинные мышечные ленты. У круглоротых, кроме того, в области головы имеется сложная мускулатура сосательного аппарата. Собственную мускулатуру имеет и язык. Отдельные миомеры имеют форму воронок, направленных вершинами вперед и вставленных друг в друга. Поэтому на поперечных разрезах через тело рыбы например, непаререзанные миомеры имеют вид концентрических колец. У рыб намечается уже какая-то дифференцировка внутри самих миомеров: некоторые из продольно направленных мышечных волокон метамеров принимают косое направление, что приводит к обособлению различных слоев брюшной мускулатуры.

У наземных животных метамерия выражена нечетко в связи с развитием сложной мускулатуры туловища и парных конечностей.

У амфибий туловищная мускулатура состоит еще из ряда независимых миомеров, подразделенных, как и у рыб, горизонтальной сеткой на спинной и брюшной отделы. Но каждый из этих отделов внутри себя уже содержит отдельные мышцы, т.е. более дифференцирован.

Начиная с рептилий, миомеры спинной мышцы четко распадаются на отдельные мышечные лучи, объединяющиеся между собой в более крупные мышцы. Таким образом образуются мышцы: остистые, связывающие верхние остистые отростки позвонков (*mm. interspinales*); поперечные — соединяющие между собой поперечные отростки (*mm. intertransversales*); поперечно-остистые — соединяющие поперечные и остистые отростки (*mm. transversospinales*); поперечно-реберные (*mm. transversocostales*); от передних позвонков к голове идут прямые и косые мышцы головы (*mm. recti et obliqui capitis*); между остисто-

тими и поперечными отростками лежит вдоль тела длинная мышца спины (*m. longissimus doysi*); по бокам над ребрами лежат *mm. ileo-costales*).

Таким образом, в результате сложной дифференцировки миомеров от первоначальной метамерии у наземных позвоночных остались только следы в виде отдельных мышц, связывающих между собой отдельные позвонки.

Миомеры брюшной мышцы у наземных позвоночных также распадается на отдельные мышцы, которые дифференцируются, образуя уже у низших амфибий прежде всего прямую мышцу брюха, характеризующуюся продольным направлением мышечных волокон (*m. rectus abdominis*). В боковых стенках брюха амфибий продольное направление меняется: в поверхностных слоях волокна идут косо назад и сильнее, а в самых глубоких принимают поперечное направление.

У более высоко стоящих форм (рептилий, птиц, млекопитающих) наступают полное обособление этих слоев в соответствующие мышцы: поверхностные слои дают наружную косую мышцу брюха (*m. obliquus externus*), более глубокие слои мышц амфибий у высших форм преобразуются во внутреннюю косую мышцу брюха (*m. obliquus internus*), поперечные слои мышц дают поперечную мышцу (*m. transversus abdominis*). Таким образом развивается целая группа брюшных мышц. Миосепты исчезают.

С развитием ребер у высших наземных позвоночных (амниот) брюшные мышцы разделяются в грудной области на отдельные участки, лежащие между ребрами. Это межреберные мышцы - наружная и внутренняя (*mm. intercostales externus et internus*), являющиеся непосредственным продолжением косых мышц брюха и играющие большую роль при совершении дыхательных движений. В поясничной области им соответствует квадратная поясничная мышца.

У млекопитающих наружная и внутренняя межреберные мышцы дают начало новым продуктам дифференцировки: задней, верхней и нижней зубчатых мышцам, которые специализируются в качестве дыхательных мышц, служащих для расширения грудной клетки.

Такая сложная дифференцировка обусловлена сменой функции брюшной мускулатуры. Если у рыб брюшная мускулатура, так же, как и спинная, несет локомоторную функцию, то с изменением способа передвижения и приобретением легочного дыхания мускулатура служит для сжатия брюшной полости и для совершения дыхательных движений.

Мускулатура конечностей наземных животных в процессе эмбриогенеза также развивается из ряда мускульных почек конечностей. Затем

происходит дифференцировка на спинной и брюшной зачаток. Мышцы, развивающиеся из этих почек, гомологичны мышцам плавания и носят название первичной мускулатуры. Из спинного зачатка, гомологичного отводящей мышце плавника, развивается группа разгибателей пятипалой конечности, а из брюшного зачатка, гомологичного приводящей мышце плавника, развивается система сгибателей. При дальнейшей дифференцировке развивается еще особая вторичная мускулатура плечевого пояса, включающая спинные мышцы, идущие к плечевой кости: дельтовидная - впереди, спинная - над лопатной, подлопаточная, широкая мышца спины.

В пределах свободной конечности развиваются трех- и четырехглавая мышцы и все разгибатели.

Сложная дифференцировка мускулатуры конечностей находится, конечно, в связи с изменением их функций при переходе от водного образа жизни к наземному. Для выполнения функции руля или весел было достаточно сравнительно простой мускулатуры. С превращением конечностей в сложный рычаг, поддерживающий и передвигающий тело на суше, потребовалось обособление большого количества мышц. Мускулатура собственно туловища отступает на задний план, а мышцы конечностей занимают преобладающее положение: покрывают туловищную мускулатуру и даже частично ее вытесняют.

Глазные мышцы развиваются из головных, предушных миотомов, которые вначале распадаются на отдельные влетки типа мезенхимных и образуют затем четыре прямые мышцы, отходящие все вместе от дна глазницы с задней ее стороны и прикрепляющиеся к верхнему, переднему, внутреннему, нижнему и заднему (заружному) краю глазного яблока. Развиваются также две косые мышцы, отходящие от передней стенки глазницы и прикрепляющиеся к верхней и нижней стенке глазного яблока.

У наземных позвоночных от заружной прямой мышцы обособляется мышца, стягивающая глазное яблоко. У рептилий и птиц в свою очередь от ее дистальной части развивается мышца мигательной перепонки.

У млекопитающих имеются те же мышцы, что и у нижестоящих форм, но прямые мышцы располагаются теснее вокруг зрительного нерва. Мышца, стягивающая глазное яблоко, имеется у большинства млекопитающих и редуцируется только у обезьян. У высших обезьян и у человека редко наблюдаются остатки этой мышцы.

Земные же головные миотомы дают у круглоротых наджаберную и поджаберную мускулатуру. У рыб и наземных позвоночных наджаберную и поджаберную (подъязычную) мускулатуру дают затылочные и передние

туловищные миотомы. Наджаберная мускулатура сохраняется только у низших рыб (в виде системы небольших мышц между верхними концами жаберных дуг). Поджаберная же (подъязычная) имеется у всех позвоночных. Эта мускулатура представляет собой продолжение вперед брюшной мускулатуры туловища. У низших рыб такая мускулатура идет вперед от плечевого пояса и расщепляется на пучки, идущие в висцеральным путем.

У земноводных подъязычная мускулатура представляет непосредственное продолжение прямой мышцы брюха. От плечевого пояса эта мышца распадается на участок, идущий от плечевого пояса до подъязычного аппарата (задний участок) и на передний участок, идущий от подъязычного аппарата до подбородка, здесь образуется подбородочно-подъязычная мышца, служащая для выдвигания языка, и подъязычно-язычная мышца, служащая для его втягивания.

Висцеральная мускулатура. Висцеральная мускулатура висцерального аппарата представляет результат дифференцировки мышечных волокон, охватывающих переднюю часть кишечника.

У низших позвоночных висцеральная мускулатура представлена сплошными волокнами, идущими в поперечном направлении, и охватывает весь висцеральный аппарат снизу и с боков, образуя так называемый общий его сжиматель (*m. constrictor superficialis*).

У круглоротых от общего сжимателя обособились мышечные пучки, вступающие в связи с отдельными частями висцерального аппарата, т.е. наблюдается уже первичная дифференцировка сплошной мускульной массы этого сжимателя; висцеральная мускулатура с поверхности перерывается соматической мускулатурой, разделяющей здесь на спинные и брюшные участки, между которыми располагаются жаберные отверстия.

У низших рыб также наблюдается перерывание висцеральной мускулатуры соматической; часть крупных мускульных ячеек общего сжимателя, прикрепляющаяся к верхнему отделу челюстной дуги, представляет собой мышцу, поднимающую небо-квадратный хрящ. Часть, прикрепляющаяся к нижнему отделу, - это мышца, приводящая в движение нижнюю челюсть.

У земноводных редуцируется мышца, поднимающая небо-квадратный хрящ (в связи с неподвижным прикреплением челюстной дуги к черепу), она сохраняется у рептилий (у ящериц и змей) и у птиц.

Мышца, приводящая в движение нижнюю челюсть, распадается у земноводных на жевательную и височную (более глубокую).

У высших наземных позвоночных сохраняются обе мышцы (жевательная и височная) и обособляется еще одна, прикрепляющаяся к внутреня-

ней поверхности нижней челюсти, — крыловидная мышца, которая у млекопитающих делится на наружную и внутреннюю.

Наружная и внутренняя крыловидные мышцы у млекопитающих редуцируются на всю область головы и дают начало сложной системе лицевой мускулатуры. Здесь обособляются мышцы рта, ушные и мышцы, окружающие глазницу. У обезьян и человека эти мышцы особенно сложно дифференцированы и образуют мимическую мускулатуру, при общем высоком развитии которой у человека неступает редукция отдельных мышц (например, ушных).

Мышцы собственно жаберного аппарата с утратой жаберного дыхания редуцируются у наземных животных, но часто сохраняются в виде мышц подъязычного аппарата, глотки и гортанных мышц.

ПРЕОБРАЗОВАНИЯ КРОВЯНОСНОЙ СИСТЕМЫ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

У наземных позвоночных жаберное кровообращение выключается. Одна пара жаберных артерий преобразуется в парную дугу аорты, которая несет кровь из брюшной аорты непосредственно в спинную. С приобретением легочного дыхания устанавливается новый добавочный круг кровообращения, представленный легочными артериями, которые развиваются за счет следующей пары жаберных сосудов. Легочные артерии несут венозную кровь, обогащенную углекислым газом, к легким, где происходит окисление. Окисленная артериальная кровь возвращается по легочным венам назад в сердце, и таким образом устанавливается второй, "малый", круг кровообращения, т.е. сердце у наземных позвоночных теперь, кроме венозной крови, получает также артериальную, и для разделения этих двух токов в камерах сердца, сначала в предсердии, а затем в желудочке, развивается перегородки. Этими перегородками сердце разделяется на левую артериальную и правую венозную половины. Таким образом из двухкамерного сердце становится четырехкамерным.

В венозной системе позвоночных также происходят изменения: задние кардинальные парные вены замещаются у наземных позвоночных непарной нижней полой веной; парные боковые вены, которые у низших позвоночных несли венозную кровь от конечностей, замещаются непарной брюшной веной; у высших позвоночных исчезает воротная система почек.

Характерным для позвоночных является еще обособление системы лимфатических сосудов, которая служит "посредницей" между венозными

сосудами и тканями. Система лимфатических сосудов особенно развита в кишечнике, в подкожной соединительной ткани. Лимфатические сосуды несут межтканевую жидкость. С помощью лимфатической системы в кровеносную систему возвращается жидкость, просочивающаяся из капиллярных сосудов в ткани.

Развитие сердца и сосудов в онто- и филогенезе

У всех позвоночных сердце закладывается в виде парных скопления мезенхимных ячеек под висцеральным листком мезодермы. Затем скопления превращаются в удлиненные трубки, которые сливаются вместе, и из их стенок образуется эндокард — т.е. внутренняя оболочка сердца. Висцеральный листок мезодермы, прилегающий к этим трубкам, носит название миеоэпикардимальной пластинки, т.е. впоследствии из них разовьются миокард и эпикард. Миеоэпикардимальные пластинки дифференцируются на две части: одна — внутренняя, прилегающая к мезенхиме, превращается в зачаток миокарда, а из наружной образуется эпикард. Таким образом, эндокард мезенхимного происхождения, а миокард и эпикард развиваются из висцерального листа мезодермы.

У высших позвоночных развивается еще перегородки, разделяющие сердце на правую и левую половины.

В процессе эмбриогенеза у низших позвоночных, так же, как и у высших, развивается непарный артериальный ствол, который носит название брюшной аорты. У рыб, у низших позвоночных от брюшной аорты по жаберным перегородкам отходят парные сосуды — артериальные дуги или дуги аорты, охватывающие глотку и соединяющиеся на спинной стороне в спинную аорту. Число артериальных дуг соответствует числу жаберных дуг, а у рыб, например, их 6—7. В процессе эмбриогенеза рыб артериальные дуги постепенно разделяются на приносящие и выносящие жаберные артерии. У наземных же позвоночных в период эмбриогенеза первые две дуги атрофируются рано, а остальные преобразуются: третья пара дуг теряет связь со спинной аортой и продолжается вперед в сонные артерии, четвертая пара очень сильно развивается и дает начало собственным дугам аорты взрослого животного. Эти дуги симметрично развиты у амфибий и рептилий. У птиц же левая дуга атрофируется и сохраняется только правая. У млекопитающих во взрослом состоянии сохраняется только левая дуга аорты. Пятая артериальная дуга также редуцируется в период эмбриогенеза. Шестая дуга дает от себя легочные артерии и так же, как и третья пара, теряет связь со спинной аортой. У некоторых представителей наземных позвоночных

легочные артерии сохраняют связь со спинной аортой даже во взрослом состоянии (хвостатые амфибии, гаттерия, черепахи) и эта связь носит название боталлова протока. У человека иногда остается незапертым боталлов проток. Седьмая дуга у наземных позвоночных в период эмбриогенеза также редуцируется.

Таким образом, в процессе эмбрионального развития у низших, так же, как и у высших, позвоночных закладывается все 6-7 артериальных дуг - и только у рыб они все развиваются в жаберные сосуды, у наземных же позвоночных дальнейшее развитие получают только три пары артериальных дуг - третья, четвертая и пятая, преобразующиеся в сонные артерии, дуга аорты и легочные артерии.

Преобразование сердца в ряду позвоночных

Сердце взрослого позвоночного состоит из трех оболочек: внутренней (эндокард), средней (миокард) и наружной (эпикард). Между отделами сердца имеются клапаны, например, между венозной пазухой и предсердием имеется пара так называемых синусоартериальных клапанов. Между предсердием и желудочком атриовентрикулярное отверстие снабжено также парой перепончатых атриовентрикулярных клапанов, и, наконец, на границе между желудочком и артериальным стволом имеются карманообразные клапаны.

У рыб сердце несет только венозную кровь и состоит из двух камер - предсердия и желудочка. В двухкамерном сердце имеются еще два отдела - венозная пазуха впереди предсердия и артериальный конус - впереди желудочка, у начала артериального ствола. Венозная пазуха имеется у всех низших позвоночных, а артериальный конус отсутствует у круглоротых и у высших рыб.

У двоякодышащих рыб с появлением легочного кровообращения в предсердии появляется перегородка, которая неполностью делит предсердие на правую и левую половины, через атриовентрикулярное отверстие между предсердием и желудочком эта перегородка отчасти вдается и в желудочек. Поэтому в правую половину сердца двоякодышащих рыб поступает вся венозная кровь, а в левую - артериальная, приносимая по легочной вене из легких. В артериальном конусе также имеются приспособления к разделению артериального и венозного токов крови.

У амфибий имеющаяся в предсердии перегородка уже полностью делит его на правую венозную и левую артериальную половины. Поэтому у амфибий сердце уже трехкамерное. Имеется венозная пазуха, соединяющаяся с правым предсердием отверстием, защищенным двумя кла-

панами. Артериальный конус снабжен продольным спиральным клапаном, который делит конус на правую и левую половины. Внутренняя поверхность желудочка образует мускулистые выросты, что тоже в какой-то степени препятствует смешиванию крови. Таким образом у земноводных хотя и образуются два круга кровообращения и многочисленные приспособления в сердце для разделения крови, но благодаря единственному желудочку, они все-таки полностью не разобщены, что в свою очередь дает возможность пребывать этим животным на суше и длительное время проводить в воде.

В сердце рептилий наблюдается более совершенное разделение обоих токов крови. Кроме полной перегородки предсердий, имеется перегородка в желудочке, хотя и неполная. Она отходит от брюшной стенки желудочка и не доходит до спинной, но при сокращениях желудочка может дойти до спинной, и таким образом достигается полное разобщение обеих половин. Только у крокодилов впервые в эволюции появляется полная перегородка, отдаляющая левый желудочек от правого, таким образом сердце становится четырехкамерным. У рептилий к тому же редуцируется венозный синус, точнее, входит в состав правого предсердия. Редуцирован у рептилий и артериальный конус.

Артериальный ствол поделен у амфибий продольными перегородками. У рептилий же он полностью поделен на три сосуда, которые самостоятельно отходят от желудочка. Один сосуд отходит от правой половины желудочка и делится на правую и левую легочные артерии, образуя так называемую заднюю пару дуг. Остальная часть ствола разделяется на правый и левый сосуды и образует две системные дуги аорты. Причем правая дуга отходит от левой половины желудочка и получает артериальную кровь, а левая — от правой половины желудочка и получает смешанную кровь. На месте отхождения дуг аорты и легочных артерий имеются карманообразные клапаны.

У птиц венозный синус совершенно редуцирован, и вены открываются непосредственно в правое предсердие. Не только предсердие, но и желудочки полностью разделены, т.е. сердце полностью четырехкамерное. От правого желудочка общим стволом отходят обе легочные артерии, а от левого — единственная здесь правая дуга аорты, получающая чисто артериальную кровь, между тем, левая дуга совершенно атрофировалась. Таким образом у птиц, наконец, наступило полное разделение артериального и венозного токов крови не только в самом сердце, но и в сосудах.

У млекопитающих сердце, так же, как и у птиц, четырехкамерное и венозная кровь полностью отделена от артериальной не только в са-

мом сердца, но и в сосудах. У млекопитающих исчезает не левая (как у птиц), а правая дуга аорты. Брюшная аорта берет начало от левого желудочка, а общий ствол легочной артерии — от правого. Венозный синус полностью слит с правым предсердием, но клапаны сохранились у впадения нижней полой и венозной вен.

Эволюция артериальных сосудов в ряду позвоночных

У низших рыб из артериальных жаберных дуг развиваются жаберные сосуды, как приносящие, так и выносящие, с соединяющей их сетью капилляров в жаберных лепестках. Жаберные сосуды развиваются в первых четырех жаберных дугах, в пятой же она не развивается и сосудов там, естественно, также нет. Но жаберные сосуды у низших позвоночных развиваются в подъязычной дуге. Таким образом, у низших позвоночных имеется пять приносящих жаберных артерий, из которых первая, развивающаяся в подъязычной дуге, называется гноидной.

У салахий же в каждой жаберной дуге имеется по две выносящие жаберные артерии, соответствующие каждой полужабре. Обе эти артерии соединяются между собой в один сосуд, несущий кровь прямо в спинную аорту. Кроме того, от первой выносящей артерии гноидной дуги у салахий отходит сосуд к ложножабре брызгальца — так называемая приносящая артерия ложножабры. Выносящая артерия ложножабры образует переднюю сонную артерию, которая снабжает артериальной кровью глаза и мозг. От верхнего конца выносящей гноидной артерии отходит задняя сонная артерия, снабжающая артериальной кровью другие части головы. Таким образом, мозг и глаза салахий получают артериальную кровь, окисленную дважды: сначала в гноидной полужабре, а затем в ложножабре брызгальца.

В отличие от салахий, у высших рыб в каждой дуге присутствует только одна выносящая жаберная артерия (лишь у двудышащих рыб, как и у салахий, имеется по две выносящих артерии). Эти артерии сливаются в один сосуд — спинную аорту.

От спинной части системы выносящих артерий у рыб, кроме внутренних сонных артерий, еще отходит в голову пара наружных сонных артерий.

Вдоль всей спинной аорты в стенкам тела метамерно отходят веточки этого сосуда. В частности, от передней части спинной аорты отходят: кишечная артерия, снабжающая кровью желудок, печень и селезенку; подпочечные артерии, идущие в грудные плавники; брызгачные, снабжающие кровью собственно мышцу. Далее позади спинная аор-

та дает многочисленные ветви к половым органам, я почкам и две крупные подвздошные артерии, снабжающие кровью заднюю часть кишечника и брюшные плавающие. После отхода этих артерий спинальная аорта продолжается назад в виде хвостовой артерии.

У амфибий от первой артериальной дуги отходят сонные артерии, разделяющиеся на внутренние и наружные. От наружной сонной артерии отходят лагочные артерии, а также большая кожная артерия, разветвляющаяся в коже всего тела, где у амфибий происходит окисление крови. Все остальные артерии отходят от спинальной аорты. От нее отходит кишечная артерия, от которой в свою очередь отходят более мелкие ветви: желудочная, печеночная, кишечная, почечные, половые, подвздошные, седалищная. У хвостатых амфибий аорта продолжается в хвостовую артерию.

У рептилий от правой стороны желудочка отходят лагочные артерии. Левая часть желудочка отдает правый и левый артериальные стволы. От правого артериального ствола отходят сонные артерии, получающие артериальную кровь, далее правый артериальный ствол продолжается в правую дугу аорты. Еще далее от правой дуги аорты отходят правые и левые подключичные артерии.

Левый артериальный ствол, дающий левую дугу аорты, развит несколько слабее и несет смешанную кровь. Левая дуга соединяется с правой и вместе они дают спинальную аорту. В месте соединения от левой дуги аорты отходят кишечные артерии, от которых в свою очередь отходят последовательно несколько задних брыжеечных, почечных, половых и задних новецистям и хвостовой области.

У птиц совершенно исчезает левая дуга аорты, которая уже у рептилий развита слабо. У птиц, таким образом, наступило полное разделение артериального и венозного токов крови, и все органы тела снабжаются исключительно артериальной кровью.

У млекопитающих также имеется лишь одна дуга аорты, но это — левая дуга, отходящая от левого желудочка. Очевидно, исходным типом артериальной системы млекопитающих был иной, чем у современных рептилий, у которых уже намечается редукция левой дуги.

Остатком правой дуги у млекопитающих является правая подключичная артерия, нередко у некоторых представителей самостоятельно отходящая от артериального ствола.

Таким образом, у млекопитающих не произошло разделения артериального ствола на правый и левый, что наблюдается у рептилий.

Остальные артерии у млекопитающих обычные: позвоночные, отходящие от подключичных, брыжеечные, половые, подвздошные. Подвздош-

ная артерия разделяется на внутреннюю подвздошную и бедренную. Седлициная артерия может отходить самостоятельно или являться ветвью подвздошной.

Таким образом, кровеносная система позвоночных построена в основном по тому же типу, что и кровеносная система низших хордовых, которая состоит по существу из брюшного и спинного сосудов, соединенных анастомозами в стенках кишки и в стенках тела. У позвоночных она обнаруживает более высокое развитие, проявляющееся в обособлении сердца и в дальнейшем развитии системы сосудов, которая дифференцируется на собственно кровеносные сосуды и лимфатические.

Вилочные анастомозы в жаберной части кишки дали начало жаберным сосудам, которые у наземных позвоночных превращаются в дуги аорты, передающие кровь из брюшного сосуда в спинной. Брюшной сосуд в двух местах прерывается образованием сосудистых сплетений - в почках и в печени.

У наземных позвоночных развивается второй круг кровообращения и сердце получает теперь, кроме венозной, еще артериальную кровь.

Дальнейшая эволюция выражается в развитии приспособлений для разграничения венозного и артериального токов крови как в сердце, так и в сосудах. Сердце становится четырехкамерным. Передний и задний отделы сердца рыб - венозная пазуха и артериальный конус - исчезают. Артериальный ствол разделяется до основания на легочную артерию, отходящую от правого желудочка, и дугу аорты. Дуга аорты у высших наземных позвоночных получает асимметричное развитие, причем у птиц имеется только правая дуга, у млекопитающих - левая.

ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ В РЯДУ ПОЗВОНОЧНЫХ

Преобразования жаберного аппарата в ряду позвоночных

Жаберный аппарат круглоротых занимает большой объем тела (около 1/6) и представлен шарными рядами типичных жаберных мешков. Количество мешков у разных видов круглоротых различно - от 14 максимумально до 7 минимумально, но в среднем достаточно велико. Каждый мешок сообщается при помощи внутренних жаберных отверстий, с одной стороны с глоткой, с другой - при помощи наружных отверстий с внешней средой.

Механизм дыхания у круглоротых состоит в периодическом сжатии и расширении всей жаберной области (всех жаберных мешков), при

этом вода всасывается и затем выбрасывается через жаберные отверстия.

В процессе эволюции происходит сокращение числа жаберных щелей. У рыб максимальное число их 7: например, у примитивных акул, обычно в среднем — 5. У акуловых жаберные щели очень узкие и ведут также в очень узкие щелевидные жаберные мешки, лежащие между жаберными перегородками. Жаберные щели прикрываются кожными складками. Сокращение числа жаберных щелей у рыб происходит в направлении сзади наперед, т.е. всегда исчезают сначала последние щели, об этом говорит нахождение различных рудиментов (например, остатки лишних жаберных дуг) в задней части жаберного аппарата. Но очевидно, сокращение жаберных щелей могло проходить и спереди назад, о чем свидетельствует брызгальце, представляющее из себя рудимент передней жаберной щели. Доказательством этому также является наличие в брызгальце у акуловых и других рыб рудиментарной жабры, так называемой ложножабры, т.е. ее кровоснабжения отличается от кровоснабжения других жабр (она снабжается не венозной кровью, как настоящие жабры, а артериальной — от первой выносящей жаберной артерии).

У костистых рыб жаберные перегородки начинают редуцироваться, причем редукцию претерпевает не вся перегородка, а только та часть, которая отграничивала друг от друга полужабры одной дуги. Поэтому полужабры из сидячих превратились в свободно свисающие в жаберную полость. Жаберная полость у костистых рыб с поверхности покрыта жаберной крышкой. Наружное отверстие брызгальца у костистых рыб зарастает, ложножабра в ям еще сохраняется. У некоторых представителей костистых рыб редуцируются жабры и на третьей дуге, нередко теряет свои жабры и четвертая дуга, пятая же жаберная щель зарастает.

Дыхание костистых рыб производится путем периодического сжатия и растягивания ротовой полости (по типу выгнетающего насоса), а также при помощи активных движений жаберной крышки (по типу разрежающего насоса).

У наземных позвоночных, как и у рыб, закладывается до шести пар жаберных мешков. Из первого мешка соответствующего брызгальцу, развивается барабанная полость уха, остальные — прорываются наружу, и дают зачатки зубной, щитовидной и околотитовидной желез; жаберные мешки развиваются в настоящие жабры только у амфибий и служат органами дыхания у личинок. Закладывается у амфибий и жаберная крышка в виде простой кожной складки, прикрывающей наружные жабры — у взрослых амфибий жаберные щели зарастают, за исключением

некоторых хвостатых амфибий, у которых могут сохраниться одна или две-три жаберные щели.

Таким образом, эволюция жаберного аппарата у позвоночных шла прежде всего по пути уменьшения числа жаберных щелей (у ланцетника их свыше 100, у круглоротых 14, у рыб в среднем уже 5) при одновременном их совершенствовании как органов дыхания. Это совершенствование выразилось в увеличении дыхательной поверхности путем образования жаберных лепестков. Причем сами жаберные лепестки первоначально представляют из себя нитевидные выросты стенки жаберных дужек, а уже потом постепенно превращаются в жаберные лепестки.

Кроме внутренних жабр, сидящих в жаберных мешках, у позвоночных наблюдаются иногда и наружные. Например, у акулых наружные жабры являются разветвленными продолжениями жаберных лепестков, которые торчат из брызгалец и жаберных щелей наружу.

У личинок амфибий наружные жабры представляют из себя пару больших перисторазветвленных жабр, которые сидят на верхней части подъязычной дуги. Наружные жабры совершают периодические движения при помощи особой мускулатуры, благодаря чему на жабрах происходит постоянное обновление воды.

Кроме внутреннего и наружного жаберного аппаратов дыхания, у многих высших рыб имеются различные приспособления для дыхания атмосферным воздухом, дающие возможность рыбе пребывать в испорченной воде с низким содержанием кислорода. Это прежде всего наджаберные органы. Они представляют собой углубления, лежащие в области первой жаберной щели. Дно таких углублений выстлано утолщенной слизистой оболочкой, которая обильно снабжается кровью. У некоторых тропических костистых рыб имеется так называемый лабиринтовый аппарат, состоящий из системы складок слизистой оболочки, расположенной опять-таки в углублении жаберной полости; у индийского сома первая жаберная щель образует мешковидные выросты, идущие назад вдоль позвоночника до самого хвоста. Эти мешки наполняются водой, которая используется для смачивания жаберных лепестков.

У многих сомовых наблюдается кишечное дыхание (рыба заглатывает атмосферный воздух и пропускает его через кишечник наружу). Стенка же кишечника таких рыб обильно снабжается кровеносными сосудами капиллярного типа. Плавательный пузырь также может служить иногда в качестве добавочного органа воздушного дыхания, при этом внутренняя стенка плавательного пузыря принимает ячеистое строение. Плавательный пузырь снабжается кровью от наджаберной артерии и возвращает окисленную кровь непосредственно в венозную пазуху сердца.

Канал плавательного пузыря открывается щелевидным отверстием на брюшной стенке пищевода. Это отверстие очень напоминает гортанную щель наземных позвоночных, и вообще плавательный пузырь многих рыб сходен с легкими наземных позвоночных по строению и кровоснабжению.

У некоторых амфибий в качестве добавочного органа дыхания к легким сохраняются иногда жабры, кроме того, таким органам у них является кожа.

Происхождение и развитие легких

Сходство легких наземных позвоночных с плавательным пузырем некоторых рыб навело исследователей на мысль о гомологии этих образований. У многоперых ганноидов плавательный пузырь даже парный, как и легкие, и имеет аналогичное легким наземных позвоночных кровоснабжение: как и легкие, плавательный пузырь снабжается кровью от жаберных артерий и отдает ее прямо в сердце. Плавательный пузырь в процессе эмбриогенеза возникает путем преобразования задних жаберных мешков. Легкие у наземных позвоночных в эмбриогенезе также развиваются в связи с последним жаберным мешком, т.е. плавательный пузырь и легкие имеют одинаковое происхождение. Таким образом, легкие наземных позвоночных представляют собой специализированный парный плавательный пузырь. Возникновение плавательного пузыря и легких в филогенезе очевидно происходило следующим образом: в задних жаберных мешках задерживался заглатываемый атмосферный воздух. И так как это было связано с известными выгодами (облегчался удельный вес рыбы и вместе с тем добавлялся известный запас кислорода), то в этих местах постепенно образовались мешковидные выросты, служившие уже специально для заглатывания воздуха. Такие мешковидные выросты имели сразу значение добавочных органов дыхания. Затем в результате дальнейшей специализации и в связи с изменившимися условиями среды на их месте возникли легкие. В самом простом варианте легкие у наземных позвоночных в высшей степени сходны с парным плавательным пузырем кистеперых ганноидов и двудышащих рыб. Легкие позвоночных представляют собой парные мешки, переходящие в канал, открывающийся на брюшной стенке глотки гортанной щелью (в процессе эмбриогенеза закладывается позади последнего жаберного мешка). Затем эти зачатки растут назад в виде мешков. Парные мешки врастают в брюшную полость, покрываются брюшинной выстилкой (плеврой), внутренняя же поверхность мешков

постепенно увеличивается за счет большого количества возникающих ячеек. Одновременно участок глотки, соединяющий оба зачатка, обособляется и в будущем дает начало дыхательным путям — трахее и бронхам.

У высших позвоночных в процессе эмбриогенеза вначале закладывается дыхательные пути (трахея, гортань), а потом легкие. И при развитии легкого также вначале развивается бронх, а потом уже система альвеол. Легочные мешки при помощи канала соединяются гортанной щелью с полостью глотки. Уже у амфибий этот канал дифференцируется на два отдела: передний с гортанными хрящами — гортань и задний — трахею с небольшими хрящами в стенке.

У рептилий трахея разделяется на две ветви — бронхи, которые подходят соответственно к каждому легкому.

Преобразования дыхательных путей в ряду позвоночных

Гортань — опорой для нее является гортанные хрящи, являющиеся преобразованными жаберными дугами.

У некоторых хвостатых амфибий имеется лишь пара хрящей, которые лежат по бокам гортанной щели. У других — имеется две пары хрящей: передняя пара — черпаловидные хрящи, ограничивающие гортанную щель, вторая пара тянется вдоль трахеи. У бесхвостых амфибий задняя пара образует один кольцевидный — "перстневидный" хрящ, черпаловидные хрящи у них поддерживают "голосовые" связки — складки слизистой оболочки.

У рептилий гортань содержит те же самые хрящи. У гекконов и хамелеонов кроме того имеются голосовые связки.

У птиц и рептилий гортань имеет сходное строение.

У плекокпитающих, кроме черпаловидного и перстневидного, имеется еще щитовидный хрящ, на котором, в свою очередь, располагается надгортанный, в виде вала, на который, в свою очередь, располагается гортанную щель опереди во время акта глотания. Гортань является голосовым аппаратом.

Между щитовидным хрящом с одной стороны и черпаловидным — с другой — тянутся складки слизистой оболочки — это голосовые связки, которые при передвижении хрящей могут колебаться — натягиваться и ослабевать, в зависимости от чего меняется высота тона звуков.

Трахея. У хвостатых амфибий трахея имеет вид длинной трубки, стенка которой укреплена неравномерно разбросанными хрящами.

У рептилий стенка трахеи поддерживается неполными, незамкнутыми хрящевыми трахейными кольцами. Уже у них виден конец трахеи

разветвляется на два коротких бронха, ведущие в легкие.

У птиц трахея очень длинная в связи с удлинением шеи. У лебедей, журавлей, цапель трахея образует сложные изгибы, помещающиеся под кожей туловища. Такая длинная трахея играет у птиц роль резонатора.

У млекопитающих трахея значительно длинная, стенка трахеи поддерживается неполными хрящевыми кольцами, делится на два бронха, состоящие из таких же хрящевых колец.

Преобразование легких в ряду позвоночных

Легкие двудышащих рыб являются лишь добавочным органом дыхания, т.е. в норме они дышат жабрами. Только в период засухи, когда животное зарывается в ил, легочное дыхание становится первостепенным. У постоянножаберных амфибий (у которых жабры сохраняются и у взрослых форм) внутренняя поверхность легких гладкая, т.е. легочное дыхание имеет еще ничтожное значение. Во многих случаях у амфибий преобладающую роль играет диффузное кожное дыхание, а также дыхание посредством слизистой ротовой полости и глотки. У непостояннотаберных амфибий легкие имеют вид мешков, внутренняя поверхность их состоит из перекладин, внутри которых развивается система из перекладин или ячеек меньшего размера, несущих название легочных пузырьков или альвеол. Таким образом стенка легочного мешка у амфибий принимает своеобразный губчатый характер.

У высших наземных позвоночных, у амфиот с полным переходом на сушу и с развитием рогового покрова, легкие приобретают значение единственного органа дыхания и, естественно, дифференцированы заметно выше. Легкие разрастаются вперед в виде выступов по бокам от бронхов. В самих легочных мешках происходит дифференцировка на две части: воздухоносные пути, которые являются продолжением дыхательных путей, в частности, бронхов, и особенно дыхательную или респираторную часть, представленную легочными пузырьками или альвеолами. Итак, эволюция легких у высших позвоночных шла, прежде всего, по пути обособления дыхательных путей внутри самого легочного.

У рептилий, в частности, у ящериц, уже появляются внутри самого легочного перекладина, отходящие от внутренней поверхности и делящие легкое на отделы. У высших форм перекладина глубоко вдаются в полость легкого, свободным остается только центральный ход, он является продолжением бронха, таким образом возникает внутрileгочный воздухоносный путь — бронх первого порядка, который сообщается

отверстиями с целой системой отдельных камер легкого - с внутрилегочными бронхами второго порядка. Бронхи второго порядка ведут в более мелкие подразделения - бронхи третьего порядка и т.д. Таким образом у высших форм раптилий возникает целая система внутрилегочных дыхательных путей - внутрилегочных бронхов. Постепенно бронхи самого мелкого калибра переходят в респираторную часть легкого, представленную совокупностью ячеек, т.е. легкие раптилий имеют губчатый характер.

У высших наземных позвоночных обособление дыхательных путей внутри легкого идет еще дальше, в результате чего образуется целая система бронхов разного порядка.

Легкие птиц также являются губчатыми органами. Крупные бронхи входят в каждое легкое и продолжаются в виде внутрилегочного бронха крупного или среднего калибра до заднего конца легкого в полости воздушного мешка. Между бронхами различного калибра существуют еще анастомозы в виде поперечных бронхов, так называемые парабронхи. Воздушные мешки разрастаются во все части тела, ветвятся и проникают внутрь костей, т.е. происходит их пневматизация. Различают следующие воздушные мешки птиц: пара шейных мешков, пара переднегрудных, пара заднегрудных, пара брюшных.

При спокойном положении птицы дыхательные движения состоят в периодическом сжатии и растяжении грудной полости, что вызывает растяжение и сжатие воздушных мешков, благодаря чему воздух просасывается через легкие.

При полете поднятие и опускание крыла вызывает растяжение и сжатие подмышечных мешков, и таким образом автоматически происходит непрерывное вентилирование легких. Воздушные мешки при дыхании птиц играют роль мехов, благодаря чему в легких происходит гораздо более совершенная вентиляция, чем у других позвоночных, т.е. процессы окисления проходят энергичнее и освобождают большее количество тепла. Поэтому птицы обладают более высокой постоянной температурой, превышающей температуру тела млекопитающих.

В легких млекопитающих происходит дальнейшее развитие и обособление внутрилегочных дыхательных путей. Бронхи первого порядка делятся на бронхи второго порядка, потом на третьего, четвертого и т.д., пока система их не закончится терминальными или конечными бронхиолами. На этом воздухоносная часть легкого млекопитающих заканчивается и начинается собственно дыхательная или респираторная часть. Морфофункциональной единицей респираторного отдела легкого является альвеола или ацинус - замкнутый пузырек, образованный осо-

бymi эпителиальными клетками. В стенке альвеол проходит большое количество кровеносных капилляров, т.е. она представляет из себя биологический барьер, при помощи которого происходит газообмен между атмосферным воздухом и газами крови животного.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЕЕ У РАЗЛИЧНЫХ КЛАССОВ ПОЗВОНОЧНЫХ

Дифференцировка пищеварительного тракта у наземных позвоночных происходит уже в эмбриональном периоде и начинается с обособления широкого переднего отдела - глотки (фаринкс). Причем, тут же боковые участки стенки глотки дают парные карманообразные выросты, т.е. жабрные мешки. У амниот зачатки жабрных мешков не получают дальнейшего развития, а преобразуются в зачатки зубной железы, цитовидной в околомозжечковой железе. Часть кишечника, лежащая впереди глотки, представляет собой ротовую полость, остальная часть носит у наземных позвоночных название заднего отдела.

В эмбриональном периоде такая брюшная стенка заднего отдела кишки у амниот образует колбасовидное выпячивание - аллантоис, который у взрослого животного преобразуется в мочевой пузырь. В заднюю часть кишки открываются выводные протоки эмбриональных почек. Этот участок получил название клоаки. Следовательно, часть заднего отдела кишки, лежащего между глоткой и клоакой, является у наземных позвоночных специально пищеварительным органом. Он дифференцируется на несколько отделов, различающихся как морфологически так и функционально.

В процессе эмбриогенеза у наземных позвоночных закладывается и развивается система пищеварительных желез. В ротовой полости развиваются слюнные железы, а в начальном отделе кишки - печень в виде полого непарного выступа; из нескольких зачатков в этой же области кишечника развивается поджелудочная железа. У некоторых рыб в области задней кишки развивается особая парная железа, а также железистые выросты тонкой кишки - так называемые пилорические придатки. Таким образом, у наземных позвоночных дифференцировка пищеварительного канала начинается уже в эмбриогенезе. Закладываются и обособляются следующие отделы пищеварительного тракта: ротовая полость, глотка, пищевод, желудок, кишка и пищеварительные железы.

Преобразования отделов пищеварительного тракта в филогенетическом ряду позвоночных

Ротовая полость. Ротовое отверстие позвоночных ограничено кожными складками или губами, которые, как правило, у большинства представителей позвоночных неподвижны. И только у млекопитающих губы становятся подвижными за счет развития губной мускулатуры. У таких форм, челюсти которых покрыты роговым покровом, например, у птиц, черепах, губы, естественно, не развиваются.

У млекопитающих между губами и зубами развивается полость - преддверие рта, которое у грызунов и многих обезьян расширяется по бокам в защитные мешки.

Крыша ротовой полости у рыб и амфибий образуется основанием черепа (первичное небо). У амниот начинает развиваться вторичное небо. Начало этого процесса наблюдается у ящериц, у которых появляются впереди и по бокам горизонтальные складки слизистой, отходящие от верхней челюсти. Эти складки частично прикрывают хоаны. Это и есть зачаток вторичного неба. Развивающееся вторичное небо у амниот разделяет ротовую полость на верхний - дыхательный отдел, или носоглоточный ход, и нижний отдел - или вторичную ротовую полость. У ящериц и птиц при спокойном положении языка его стелка ложится между складками вторичного неба и отделяет носоглоточный ход от собственно ротовой полости.

На твердом небе млекопитающих имеется плотные поперечные валики - это небные пластинки. Эпителий небных пластинок нередко обладает толстым роговым слоем, который разрастается и образует, например, роговые пластинки у сирен, китовый ус у беззубых китов, представляющий своеобразную щетилку. Роговые пластинки помогают перетиранию пищи языком. У человека они также закладываются и хорошо видны у новорожденных, но затем редуцируются.

У млекопитающих твердое небо продолжается в мягкое, которое представляет двойную складку слизистой оболочки, отграничивающую ротовую полость от глотки.

В ротовой полости позвоночных развивается целый ряд ее производных специального значения: зубы, язык и железы.

Зубы. В сформированном зубе различают очень твердый поверхностный слой эмали, состоящий из волокон, расположенных вертикально к поверхности зуба, и покрытый тонким слоем явугулы. Основную массу зуба составляет дентин, также очень твердая, минерализованная ткань с ветвистыми внутренними канальцами.

У млекопитающих основание зуба покрывается еще снаружи слоем цемента. Внутри зуба располагается зубная мякоть (пульпа), содержащая нервы и сосуды. Эмаль развита слабо (у рыб и рептилий) и даже может отсутствовать совсем (некоторые рыбы и немногие млекопитающие).

Форма зубов в простейшем случае коническая. Но уже у салахий наблюдаются очень разнообразные формы зубов — в виде гребней, трехзубцев. В некоторых случаях они превращаются в плоские дробящие пластинки (например, у скатов). У других рыб и у низших наземных позвоночных имеются простые конические зубы.

На смену износившихся и выпавших зубов развиваются новые. У низших позвоночных смена и развитие новых зубов происходит в течение всей жизни. Такая неограниченная смена зубов носит название полифиодонтизма. У млекопитающих число смен зубов ограничено, у них только две последовательные зубные системы (молочная и постоянная), а в некоторых случаях даже имеется лишь одна, никогда не сменяющееся поколение зубов, что называется монофиодонтизмом.

У салахий зубная система на наружных краях челюстей связана непрерывно с общим покровом из плакоидных чешуй. Это обстоятельство, а также большое сходство развития и строения зубов со строением и развитием плакоидной чешуи является доказательством того, что зуб представляет собой не что иное, как расположенные в ротовой полости видоизмененные плакоидные чешуи, которые лишь выше дифференцированы соответственно новой функции. Отсюда становится понятным факт, почему зубы первоначально у низших позвоночных располагаются на различных участках ротовой полости, хотя наибольшего развития достигают на челюстях. Например, у некоторых акул почти вся слизистая ротовой полости и глотки покрыты зубами. У высших рыб все кости ротовой полости могут быть снабжены зубами, они могут быть на небе, на языке, а также в глотке. Остатки такого общего зубного покрова наблюдаются иногда у амфибий. В некоторых случаях зубная система может совсем редуцироваться, вместо нее развивается функционально ее заменяющий роговой клык или другие образования (это наблюдается у черепаха, птиц, беззубых китов и некоторых других животных).

Преобразования зубной системы в ряду позвоночных

К круглоротых постоянных зубов нет, имеются лишь бугорки орогового эпителия.

У рыб имеются многочисленные мелкие зубы. У салахий, в част-

ности, они к тому же имеют самую разнообразную форму: ланцетовидные, зазубренные, в виде пластинки и довольно крупны. У ганоидных и костистых рыб зубы располагаются на челюстях, а иногда и на всех костях ротовой полости.

У амфибий зубы только конической формы, т.е. возникает так называемая гомодонтная зубная система. У амфибий зубы располагаются на челюстях, на сошнике и нередко на небных костях. У бесхвостых же амфибий большинство зубов уже редуцируется и сохраняются они обычно только на верхней челюсти и на сошниках. У некоторых жаб зубов нет совсем.

У рептилий зубы у большинства видов конической формы, располагаются только на челюстях, но иногда имеются и на других костях. Рептилиям в некоторой степени свойственна дифференцировка на зубы различной формы: передние зубы слегка напоминают резцы, следующие большие, похожие на клыки, и задние - бугорчатые или трехзубчатые. Зубы рептилий также могут прирастать обочу в внутренней поверхности челюстных костей (плевродонтные зубы), или в край челюстей (аэродонтные зубы), или, наконец, могут располагаться в ячейках (текодонтные зубы). Это наблюдается у крокодилов и некоторых ископаемых рептилий. Таким образом происходит своеобразная дифференцировка зубов также по признаку их положения по отношению к челюсти.

У ядовитых змей произошла своеобразная специализация на отдельные "ядовитые" зубы. У черепах зубов нет, хотя в эмбриогенезе они закладываются.

У современных птиц зубная система также редуцирована и заменена роговым клювом.

У млекопитающих зубы сидят в челюстях в отдельных ячейках (текодонтные зубы) и высоко дифференцированы морфологически и функционально (гетеродонтная зубная система). Передние зубы - резцы - приобрели в процессе эволюции долотовидную форму и приспособлены для захватывания и разрезания пищи. Следующие за ними зубы сохраняют свою первоначальную коническую форму, но нередко имеют значительные размеры - это клыки, служащие для разрывания пищи. Задние зубы приобретают более сложную бугорчатую или складчатую форму и служат для перетирания пищи - коренные зубы, из которых передние называются ложнокоренными, а задние - истинными коренными зубами (имеют более сложную форму). В процессе эволюции происходило постепенное усложнение формы коренных зубов млекопитающих: первоначально имелся ряд конических зубов, затем развилась трехзубчатая форма, которая дала трехбугорчатые зубы, те - остробугорчатые, за-

тем четырехбугорчатые - осладчатые и, наконец, возникли лунчатые по форме зубы.

С дифференцировкой и прогрессивным развитием отдельных зубов общее число их у млекопитающих уменьшается и сокращается также число их смен. Исходное для большинства млекопитающих число зубов = 44, в вышестоящих группах постепенно сокращается и у многих обезьян и человека падает до 32.

У млекопитающих одновратной смене подлежат не все зубы, например, истинные коренные не имеют молочных предшественников (закладываются сразу и навсегда). Дифидонтизм (молочная и постоянная системы зубов) развился из полифидонтизма являющихся позвоночных. Доказательством этого являются обнаруженные у млекопитающих зачатки лишних поколений зубов, которые не прорезываются.

Эволюция зубной системы находится, конечно, в связи с приобретением способности предварительно разжевивать пищу, что привело в свою очередь к быстрому ее усваиванию; характеризующему более энергичный обмен веществ, и более интенсивную жизнедеятельность, какие наблюдаются у млекопитающих.

Язык. В наиболее простом виде имеется у рыб, где является складной слизистой оболочкой и поддерживается всем висцеральным скелетом.

У наземных позвоночных приобрел значение органа, служащего для захватывания, испытывания, измельчения, глотания пищи. В языке амфибий начинается обособление собственной мускулатуры. Наибольшего развития мускулатура языка достигает у млекопитающих, поэтому у них язык особенно подвижен и несет разнообразие функций: участвует в акте глотания и является вкусовым органом.

Ротовые железы. У рыб и водных амфибий ротовых желез нет. У наземных амфибий имеется непарная слизистая железа и набные, выделяющие слизь.

У рептилий, кроме таких же желез, как и у амфибий, имеются еще подъязычные, губные - верхние и нижние, и зубные, вырабатывающие уже пищеварительные ферменты. У змей имеются еще адодделительные железы.

Птицы обладают также набными, подъязычными железами, вырабатывающими слизь.

У млекопитающих ротовые железы достигают наивысшего развития. Кроме многочисленных мелких слизистых желез, у них имеется еще несколько крупных слюнных желез: подъязычная (слизистая), подчелюстная (смешанная), околоушная (серозная). Первые две являются результа-

том дифференцировки подъязычной железы рептилий, а окружающая — новое приобретение млекопитающих, развившаяся из печеночной железы.

Глотка. У рыб в глотке относится область жаберных щелей. У наземных позвоночных в области глотки происходит соединение двух путей: пищеварительного и дыхательного. Стенка глотки выстлана многослойным эпителием, под которым залегает мощные пучки поперечно-полосатой мускулатуры.

Пищевод. У большинства птиц пищевод образует расширение — зоб, обильно снабженный железами, секрет которых служит для предварительного размачивания пищи.

Желудок. У рыб ограничен неясно, хотя иногда принимает форму довольно объемистого мешка. У амфибий и рептилий желудок обособляется гораздо яснее, а у млекопитающих в пределах уже самого желудка наблюдается дальнейшая дифференцировка: на кардинальную и пилорическую части.

У птиц происходит дальнейшая дифференцировка, что приводит к полному обособлению двух отделов: переднего — железистого и отделенного от него ясной перетяжкой мускульного отдела. Внутренняя поверхность мускульного желудка образует рогоподобную твердую выстилку. Твердая выстилка вместе с заглатываемыми камешками служит для перетирания пищи (что очень важно при отсутствии зубов у птиц). Наибольшего развития мускульный желудок достигает у зерноядных птиц.

Желудок млекопитающих характеризуется значительным развитием и дифференцировкой желез. Различает кардинальные, фундальные и пилорические железы. Соответственно этим железам, расположенным участками, желудок дифференцирован на три отдела: кардинальный, дно желудка, пилорический. Наибольшей дифференцировки достигает желудок у жвачных, у которых он поделен на четыре отдела: объемистый рубец с многочисленными сосочками, сетка с ячеистой внутренней поверхностью, книжка — с листовидными продольными складками слизистой, сычуг, в котором располагаются фундальные и пилорические железы.

Кишка. В кишечном отделе пищеварительного тракта происходит окончательное переваривание пищи, а также ее всасывание. Эволюция кишечного отдела пищеварительного тракта позвоночных шла прежде всего в направлении увеличения пути, проходимого пищей, а во-вторых, по пути увеличения всасывающей поверхности. Рассмотрим эволюцию каждого пути в отдельности.

У наземных позвоночных увеличение пути, проходимого пищей, достигается образованием одной большой складки, которая идет по сли-

рали вдоль кишки и называется спиральным клапаном. Спиральный клапан напоминает витую лестницу. У таких представителей сама кишка имеет незначительную длину, но пища, проходя вдоль спирального клапана по виткам, совершает довольно значительный путь. Спиральный клапан еще слабо развит у круглоротых, но особенного развития достигает у сельхей, ганодов и двудышащих рыб.

У высших рыб, а также у наземных позвоночных вместо спирального клапана наблюдается удлинение самой кишки, которая образует в тому же многочисленныя извивы. Различная длина кишки у позвоночных находится в прямой связи с характером пищи. Отсюда особенной длиной отличается кишечник растительноядных форм.

Увеличение всасывающей поверхности достигалось образованием складок и ворсин слизистой кишечника.

У низших рыб наблюдаются продольные складки слизистой.

У высших рыб, амфибий, рептилий на внутренней поверхности кишки образуется система перекладок, придающих кишке ячеистое строение. Края перекладок зазубрены и выступают в виде сосочков. Это есть первые зачатки кишечных ворсинок, которые покрывают всю поверхность слизистой кишечника птиц и млекопитающих.

У млекопитающих кишечник достигает значительной длины и четко дифференцирован на отделы: среднюю кишку (включающую двенадцатиперстную и собственно тонкую) и заднюю (включающую толстую и прямую).

Слизистая среднего отдела кишечника несет громадное количество желез слизистого характера, очень сложных по своему строению. Внутренняя поверхность задней кишки сложных желез не содержит, но зато в эпителии, выстилающем слизистую, имеется громадное количество одноклеточных желез — так называемых бокаловидных клеток, выделяющих слизь, способствующую передвижению пищевых масс. В высшей степени характерен для млекопитающих хорошо развитый слепой вырост в начале толстой кишки — так называемая слепая кишка, достигающая максимального развития у травоядных сумчатых и у некоторых грызунов. От слепой кишки отходит вырост, также слепой, — червеобразный придаток — аппендикс, который является рудиментом дистальной части слепой кишки, испытавшей сокращения в процессе эволюции.

Печень. У двудышащих печень как органа в собственном смысле этого слова еще нет, но имеется железистый выступ брюшной стенки кишки. Он представляет зачаточную печень позвоночных. У миноги простой выступ превращается в ветвистую трубчатую железу. У всех вышестоящих позвоночных она постепенно принимает вид сложно устроенной дольчатой железы. У взрослого животного — это многолопастной орган, структур-

ной единицей которого является долька. Долька состоит из совокупности печеночных клеток. Между печеночными клетками проходят желчные капилляры, собирающиеся в желчные протоки, которые впадают в желчный пузырь. Узкая шейка пузыря носит название желчного протока.

Поджелудочная железа. Функция заключается в выработке сложного по химическому составу пищеварительного сока, поступающего в двенадцатиперстную кишку. Кроме того, она является и эндокринным органом, вырабатывающим ряд гормонов, главными из которых являются инсулин и глюкагон. В процессе эмбриогенеза закладывается так же, как и печень, - в виде выступа брюшной стенки кишки, т.е. тоже является энтодермальной по своему происхождению.

У птиц и млекопитающих поджелудочная железа располагается в петле начального отдела средней кишки, у многих и дышащих сырты в стенках кишечника или внедрена в ткань печени (млекопитающие и некоторые костистые рыбы). У других костистых рыб рассеяна в виде мелких долек в спяном мезентерии.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ОРГАНОВ ЧУВСТВ ПОЗВОНОЧНЫХ

Передняя часть нервной трубки с самого момента возникновения оказывается расширенной. Эта часть носит название первичного мозгового пузыря, который представляет из себя зачаток головного мозга. Вся остальная часть нервной трубки представляет из себя зачаток спинного мозга. Условно различают две последовательные стадии расчлененная эмбрионального головного мозга или первичного мозгового пузыря: первая стадия трех мозговых пузырей (первичный передний мозг, первичный средний, первичный задний мозг). Волею за этой стадией дальнейшая дифференцировка приводит к образованию пяти дефинитивных отделов головного мозга. Передний первичный пузырь делится на собственно передний, который у большинства позвоночных обрывает полушария большого мозга и полости которых получают названия боковых желудочков, а задняя часть первичного переднего пузыря образует промежуточный мозг. Задний первичный пузырь делится также на два пузыря, передняя часть пузыря дает задний мозг крыша которого получает название мозжечка, а задняя часть первичного заднего пузыря дает продолговатый мозг, непосредственно переходящий в канал спинного мозга.

С этого момента разные отделы головного мозга начинают расти с различной скоростью, что приводит к образованию характерных изгибов. Наиболее значителен передний или тачеиной изгиб, который развивается в области переднего мозга вследствие быстрого роста его крыши. В этом месте эмбриональный мозг как бы складывается пополам своей брюшной стенкой, причем передний мозг оказывается подогнутым. Слабее выражен затылочный изгиб, который развивается в задней части продолговатого мозга и имеет ту же вогнутость на брюшную сторону. Третий изгиб располагается между обоими предыдущими в области заднего мозга и имеет обратное направление, т.е. образует на брюшной стороне выпуклость — это срединный изгиб или изгиб моста. Такие изгибы характерны только для высших позвоночных.

Стенки эмбрионального мозга утолщаются также неравномерно: передняя стенка мозга остается очень тонкой и образует концевую пластинку. По обеим сторонам от пластинки у большинства позвоночных развиваются полушария переднего мозга. Утолщается также нижняя часть переднего мозга, причем утолщения парные — это обонятельные доли. Образуются также парные утолщения для переднего мозга, т.е. возникают полосатые тела. У высших позвоночных утолщается также крыша переднего мозга, которая носит название мантк.

В промежуточном мозге развивается сначала парные выросты — это глазные пузыри, зачатки глаз, затем происходит утолщение боковых стенок промежуточного мозга. Эти утолщения образуют зрительные бугры. Крыша же промежуточного мозга остается тонкой.

Образуются парные утолщения крыши среднего мозга — зрительные доли, а также значительное утолщение крыши заднего мозга, которое представляет зачаток мозжечка.

В продолговатом мозге утолщаются главным образом боковые стенки, крыша же остается тонкой.

И, наконец, в области спинного мозга разрастаются боковые стенки, вследствие чего спинномозговой канал вытягивается первоначально в вертикальную щель. Параллельно идет созревание внутренней структуры мозга на уровне клеток.

Периферическая нервная система в процессе эмбриогенеза развивается из ганглиозной пластинки. Часть клеток выселяется из ганглиозной пластинки, мигрирует в дорзо-латеральном направлении и образует симпатические паравертебральные узлы, которые составляют симпатический ствол, а также пигментные клетки кожи. Другая часть клеток, выселяющаяся из ганглиозной пластинки, мигрирует вентролатерально, в область перичной почки, где образует мозговое вещество над-

почечников. Наибольшее количество клеток ганглиозной пластинки образует спинальные ганглии, расположенные по ходу задних корешков спинного мозга.

Обзор строения головного мозга у представителей различных классов позвоночных

Все отделы головного мозга круглоротых лежат в одной плоскости и не налегают друг на друга. Слабо развит передний мозг, в котором хорошо развиты полосатые тела. Обонятельные доли крупные. Промежуточный мозг представлен двумя глазоподобными органами: теменным и пинеальным, последний в процессе эволюции у высших позвоночных превращается в эпифиз. Средний мозг также плохо развит. Мозжечок находится в зачаточном состоянии.

У рыб головной мозг также невелик по размерам в целом, и, в частности, очень небольшими размерами характеризуется передний мозг, крыша которого содержит небольшое количество нервных клеток, являясь в основном эпителиальной. Главная масса переднего мозга представлена полосатыми телами. Полость переднего мозга не разделена. Для рыб характерно сильное развитие среднего мозга. Хорошо развит мозжечок. Продолговатый мозг также развит и превышает по своим размерам все другие отделы мозга. Это связано с распространением органов вкуса в покровах всего тела, особенно у костистых рыб.

У амфибий передний мозг имеет крупные размеры. Полушария обособлены друг от друга и содержат полости боковых желудочков. Изгибы головного мозга выражены пока еще слабо. Промежуточный мозг хорошо виден вследствие некоторого налегания на него соседних отделов. Средний мозг начинает терять свое значение зрительного центра. Мозжечок находится в зачаточном состоянии. Хорошо развит продолговатый мозг.

У рептилий имеются уже хорошо развитые полушария большого мозга, причем поверхностный слой полушарий образован серым веществом, которое образует уже настоящую кору. Мозговые изгибы выражены четко. Промежуточный мозг по существу представлен эпифизом и теменным органом. Средний мозг развит так же хорошо. Мозжечок тоже уже значительно развит и отчасти прикрывает продолговатый мозг.

У птиц передний мозг достигает огромных размеров за счет сильного развития полосатых тел. Обонятельные доли очень малы, что связано со слабым развитием органов обоняния.

Мозговые изгибы выражены очень резко. Средний мозг развит соответственно высокому развитию органа зрения. Мозжечок велик и прикрывает значительную часть продолговатого мозга и приобретает сложное строение.

Головной мозг млекопитающих характеризуется чрезвычайным развитием полушарий переднего мозга, причем это обусловлено уже разрастанием крыш, а не полосатых тел. Полосатые тела по размерам незначительны. Образовавшаяся крыша переднего мозга представляет собой главным образом неопаллиум, развившийся из боковых частей мантии нижестоящих форм организмов, и содержит зрительные, слуховые, осязательные, двигательные и ассоциативные центры, связывающие периферию с головным мозгом. Первичная же мантия вытеснена внутрь мозга и дала гипокамп, будучи частично сдвинутой в основании мозга.

Поверхность полушарий большого мозга у низших форм гладкая, но постепенно с появлением и развитием борозд — усложняется. Раньше всех развивается глубокая Sylvius-ва борозда, которая отделяет переднюю, лобную долю полушарий от нижней — височной. У обезьян развивается еще одна, так называемая поперечная борозда, отделяющая позади небольшую затылочную долю. Кроме этих наиболее важных борозд, у многих млекопитающих с развитым интеллектом (копытные, хищные, приматы и особенно китообразные) развивается большое число других борозд. Обособляются лобная, височная и затылочная доля. Обособляются также части боковых желудочков, получившие названия переднего, нижнего и заднего рогов.

Изгибы мозга ясно выражены. Промежуточный мозг сверху не виден. Эпифиз и гипофиз еще недостаточно развиты.

Средний мозг очень незначителен и подразделяется поперечной бороздой на четыре бугра, образующие четверохолмия. Мозжечок очень велик и дифференцирован на среднюю часть — червячок и боковые полушария. Оба полушария мозжечка связаны между собой поперечными волокнами и образуют веролиев мост. В продолговатом мозге обособляются пучки волокон, продолжающиеся затем в задние ножки мозжечка — веревочные тела.

Преобразования спинного мозга

У рыб спинной мозг обычно развит равномерно. И только в некоторых случаях сильное развитие периферических нервов вызывает местные утолщения стенок мозга. Так, у морского петуха развиваются пять парных вздутый передней части спинного мозга соответственно отходу

пять нервов, идущих в передние лучи грудного плавника.

Усиление парных конечностей у наземных позвоночных ведет к образованию утолщений спинного мозга в области отхода нервов, входящих в состав плечевого и поясничного сплетений. Такие утолщения особенно значительны у птиц, причем, наиболее развитой у них является крестцовая область спинного мозга.

Имеются расширения и у млекопитающих — в шейном и поясничном отделах позвоночника. У бесхвостых амфибий задний конец спинного мозга редуцируется. У млекопитающих редукция спинного мозга начинается уже в поясничном отделе.

Серое вещество спинного мозга лежит в центре и представлено нервными и нейроглиальными клетками, выполняющими опорную функцию. В состав серого вещества входят нейроны, выполняющие ассоциативную и двигательную функции. Чувствительные нейроны вынесены за пределы спинного мозга. Уже у рыб серое вещество образует парные выступы — это задние рога. У наземных позвоночных развиваются также парные выступы со спинной поверхности спинного мозга — передние рога. У млекопитающих развиваются еще боковые выступы.

Белое вещество образовано нервными волокнами, покрытыми мягкой миелиновой оболочкой (за исключением круглоротых). В белом веществе также соответственно развиваются передние, задние и боковые столбы.

Периферическая нервная система представлена нервными проводниками, связывающими головной и спинной мозг с периферией. По ходу нервных проводников располагаются нервные периферические узлы или ганглии. По месту отхода различают спинномозговые нервы и головные. Спинномозговые нервы отходят от спинного мозга в виде двух корешков: заднего (чувствительного) и переднего (двигательного). У лягушки эти корешки отходят от мозга поочередно и идут независимо друг от друга на периферию. У всех же позвоночных, за исключением миагов, оба спинномозговых корешка при выходе на периферию сливаются и идут дальше единым смешанным нервом.

Спинномозговые нервы имеют правильное метамерное расположение, соответствуя мускульным сегментам и отделам позвоночника.

У рыб спинномозговые нервы, дойдя до парных плавников, образуют сложные нервные сплетения. У высших позвоночных также развиваются два крупных нервных сплетения спинномозговых нервов, служащих для иннервации парных конечностей: плечевое сплетение в области передней конечности и пояснично-крестцовое в области задней.

Головные нервы отходят от боковых частей головного мозга иногда сразу несколькими корешками. У низших позвоночных имеется 10 пар

головных нервов, у высших позвоночных - 12 пар.

Органы чувств позвоночных многочисленны и разнообразны. В органах, воспринимающим механические раздражения, относятся многочисленные кожные органы чувств. Наиболее простыми из них являются у позвоночных свободные окончания нервов, которые располагаются по всей коже. Кроме свободных окончаний нервов, в коже позвоночных могут располагаться скопления специальных осязательных клеток, они носят названия тельца Меркеля и располагаются в эпидермисе. Имеются уже у хрящевых рыб, хотя максимум их содержится у наземных животных.

У млекопитающих в коже имеются тельца Краузе и тельца Мейсона-ра, представляющие из себя тончайшее разветвление нерва, образующего спутанный клубочек. Наиболее сложными кожными органами чувств у амфиб являются фетер-пачкаевы тельца, также представляющие из себя окончания нерва, окруженного сложной устроенной капсулой. Роль органов осязания у млекопитающих выполняют также волосы, в сумке которых имеются осязательные клетки. К таким совершенным органам осязания относятся "усы" хищных - вибриссы.

Органы боковой линии у рыб также являются специализированными кожными органами. Они представляют из себя скопления чувствующих клеток. У круглоротых и у амфибий эти органы лежат на поверхности или погружаются в неглубокие ямки, у рыб они также погружаются в ямки, желоба или каналы. Функциональное значение органов боковой линии состоит в восприятии колебаний, благодаря чему животное может ориентироваться в скорости и направлении токов воды, а также может воспринимать отражения водяных токов от посторонних предметов и тем самым ориентироваться в пространстве.

Слуховой орган позвоночных представляет из себя новое приобретение позвоночных. Внутреннее ухо представляет собой комплекс сейсмоэсенсорных органов. Новую функцию органов равновесия они приобрели с образованием кристалликов извести в полости. Образование более крупных статолитов, по-видимому, послужило толчком к приобретению еще новой функции - органов слуха собственно. Но эта функция могла приобрести большое значение только у наземных позвоночных, у которых благодаря упругой воздушной среде, оказалось возможным выработать более совершенный слуховой орган.

Постепенное усовершенствование улавливающего и передающего аппарата (наружное и среднее ухо), а также усовершенствование собственно воспринимающего звук аппарата внутреннего уха, - характеризует наземных позвоночных. Эти усовершенствования в основном

выражаются в преобразовании выступа мешочка в канал улитки с кортиевым органом.

Органы зрения позвоночных закладываются еще на стадии нервной пластинки, в виде пары пигментных пятен, которые затем углубляются, образуя пару ямок. Глаза позвоночных таким образом возникают путем дифференцировки центральной нервной системы. О том, что такая дифференцировка возможна, говорит факт нахождения светочувствительных клеток в мозге дождевых червей и лягушек. У лягушки нервная система уже имеет вид трубки, но все еще является светочувствительной. В эволюции позвоночных некоторые участки мозга с большим количеством светочувствительных элементов стали выпячиваться в виде пузырей, приближаясь к покровам, которые в этих местах усилили свою прозрачность. Утолщения эпидермы образуют светопреломляющее тело — хрусталик. Так как главные пузыри развивались от мозга, то наибольшее значение для восприятия световых раздражений имела близкая к покровам наружная стенка глазных пузырей. Выпуклая форма этой стенки была неблагоприятна для образного зрения, т.е. хрусталик отбрасывал внутрь сферическое вогнутое изображение, вогнутость которого увеличивалась вместе с ростом кривизны хрусталика, т.е. по мере приближения глазных пузырей к наружным покровам. Поэтому передняя (наружная) стенка глазных пузырей вдавливалась внутрь, и таким образом развивались глазные бокалы, внутренняя (передняя) стенка которых представляет собой сетчатку.

Светочувствительные клетки мозга развились из поверхностного эпителия нервной пластинки, и их чувствительные выросты были направлены наружу. С развитием нервной трубки они оказались внутри ее, в эпителии, выстилающем внутреннюю полость. При образовании глазных пузырей чувствующие клетки сохранили свое положение, и в передней их стенке, давшей начало сетчатке, чувствующие выросты были направлены внутрь полости пузырей, т.е. от света.

Дальнейшая эволюция парных органов зрения сводится к совершенствованию светопреломляющих сред, развитию скелетной оболочки и приобретению мускулатуры, которая служит для движения глазного яблока. У ряда позвоночных происходит также постепенное совершенствование аккомодации и наблюдается приобретение подвижных век, слезных желез и т.п.

Органы вкуса позвоночных — вкусовые почки. У рыб они первоначально возникают в пищеводе, глотке и в некоторых участках ротовой полости, у костистых — располагаются ближе к поверхности эпителия и могут встречаться в различных местах тела: в ротовой полости, в

глотке, на жаберных дугах, в покрывах всего тела, на плавниках, на губах и усиках. У наземных позвоночных вкусовые почки располагаются только в ротовой полости и отчасти в глотке. У млекопитающих они располагаются главным образом на сосочках языка, отчасти на небе, в зеве и на надгортаннике.

Орган обоняния у позвоночных возникает в виде пары обонятельных ямок, выстланных первичночувствующими клетками. Он является самым древним органом чувств у позвоночных и первоначально имел вид чувствующей пластинки. С образованием углублений понадобились приспособления для смены воды в этих органах, и у рыб они сводятся к образованию отдельных входных и выведенных отверстий. Таким образом возникает две пары ноздрей.

Увеличение обонятельной поверхности приводит у рыб к образованию многочисленных мелких радиальных складок, а у наземных позвоночных развиваются более крупные складки, которые поддерживаются скелетными выростами стенок обонятельной раковины. Наибольшего развития обонятельная раковина достигает у млекопитающих. В нижней части обонятельной раковины у них обособляется добавочный обонятельный отдел — яacobsonов орган, кроме того развиваются многочисленные железы, увлажняющие слизистую оболочку.

МОЧЕПОЛОВАЯ СИСТЕМА. СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ТРЕХ ТИПОВ ПОЧЕК. ОРГАНЫ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

Выделительная система низших позвоночных представлена почками. Эти примитивные почки состоят из комплекса извитых канальцев, открывающихся в общую полость мерцательными воронками. В эмбриогенезе зачатки таких почек у низших позвоночных располагаются метамерно.

Почки низших наземных позвоночных представлены большим количеством извитых выделительных канальцев, впадающих в общей выводной проток, открывающийся в клоаку. У высших же наземных позвоночных почки лежат в тазовой области, а почечные канальцы, а также клубочки, построены очень сложно.

В эмбриональном развитии высших позвоночных наблюдается последовательная смена трех различных выделительных органов: закладки предпочки или головной почки, первичной или туловищной и вторичной или тазовой почки.

У взрослых форм круглоротых орган выделения сходен с эмбрио-

нальной предпочтой высших позвоночных, а у низших позвоночных постоянным органом выделения является орган, сходный с временной первичной почкой высших позвоночных. Таким образом смена трех поколений почек соответствует филогенетическая смена этих органов в ряду позвоночных.

Эволюция почек в ряду позвоночных. В целом она выражалась в прогрессивном развитии только каких-то определенных участков почки и, главным образом, в прогрессивном развитии почечных канальцев.

В наиболее простом виде, например, у круглоротых, каждый почечный каналец состоит из извитой трубки, открывающейся нефростомом в полость тела, а другим концом впадающей в продольный выводной канал. Т.е. такой почечный каналец сходен с метанефримальным канальцем кольчатых червей и отличается только тем, что этот почечный каналец открывается не наружу, а в особый выводной канал. Около почечного канальца у круглоротых уже наблюдается сплетение кровеносных сосудов вроде клубочка — так называемый наружный сосудистый клубочек. Сосудистый клубочек является фильтрационным аппаратом. Такие примитивные почечные канальцы характерны для предпочай.

Прогрессивное усложнение почечного канальца шло по пути удлинения самого канальца, а также по пути развития связей его с фильтрационным аппаратом, т.е. с сосудистым клубочком. В процессе дальнейшего филогенетического развития каналец образует выступ, в который начинает вдаваться сосудистое сплетение. На этой стадии развития сосудистый клубочек носит название мальпигиева тельца. Нефростом еще имеется. Вот такие канальцы с мальпигиевым тельцем характерны для первичной почки низших позвоночных.

Дальнейшая эволюция почечного канальца заключается в исчезновении нефростома (малпигиевой воронки). Довольно длинный и извитой каналец теперь начинается мальпигиевым тельцем. Такие канальцы могут редко еще встречаться в первичной почке, а главным образом характерны для вторичной почки (у наземных позвоночных).

Все дальнейшие преобразования почки связаны с дифференцировкой самих канальцев. Каналец дифференцируется на извитую часть первого порядка, которая идет сразу же за мальпигиевым тельцем; тонкую петлю Генле, состоящую из двух отделов; извитую часть второго порядка; прямую трубку, впадающую в мочеточник. Эта самая сложная форма канальца встречается только во вторичной почке млекопитающих. В таком почечном канальце сосудистый клубочек выполняет функцию фильтрации, все же остальные отделы выполняют функцию обратного

всасывания глюкозы, воды, хлоридов и т.д.

Почки круглоротых. У некоторых представителей имеется предпочка, ее канальцы сохраняют нефростомы, открывающиеся в околосердечную полость. У других представителей имеется первичная почка. Во взрослом состоянии почечные канальцы круглоротых теряют свои нефростомы и начинаются прямо мальпигиевыми тельцами.

У хрящевых рыб предпочка дегенерирует рано, и органом выделения является первичная почка. У костистых рыб в личиночной стадии выделительным органом является предпочка. Выделительным органом взрослой рыбы является первичная почка, причем задняя часть первичной почки по своему строению несколько напоминает тазовую. У костистых рыб уже развивается мочевой пузырь.

У амфибий предпочка является также выделительным органом в личиночной стадии. Такая предпочка функционирует вплоть до метанефроса. Органом выделения взрослого животного является первичная почка, которая сохраняет свои нефростомы в течение всей жизни.

Как у бесхвостых, так и у хвостатых амфибий в почке обнаруживаются различные приспособления, которые ведут к обособлению половых выводных каналов от мочевых. Вольфов канал служит у самца многих амфибий одновременно и мочевым протоком и семяпроводом. У тритонов уже наступает полное обособление мочевого протока и семяпровода. У амфибий также развивается мочевой пузырь.

У рептилий и птиц предпочка является чисто эмбриональным органом и развита очень слабо. И даже первичная почка представляет собой эмбриональный орган, который у многих ящериц функционирует после вылупления, у молодого животного. Затем первичная почка редуцируется и от нее остается лишь передний половой отдел, который у самца сохраняется в виде придатка семяника, вместе с его вольфовым протоком, служащим теперь уже специально семяпроводом.

У рептилий почка начинает приобретать дольчатое строение, например, у змей таких долей уже достаточно много.

У млекопитающих предпочка является только рудиментарным образованием. Первичная же почка функционирует только в эмбриогенезе, а у клячных и сумчатых животных функционирует и в молодом возрасте, но затем редуцируется.

Органы внутренней секреции

сюда относятся органы, вырабатывающие физиологически активные вещества, называемые гормонами, поступающие в кровь. Все эндокрин-

ные органы по признаку происхождения делятся на две группы: органы, в процессе эволюции развившиеся из эпителия глотки, так называемые производные эпителия глотки; эндокринные органы смешанного происхождения.

Эндокринные органы — производные эпителия глотки. К ним относятся щитовидная и околотитовидные железы.

Щитовидная железа располагается с брюшной стороны глотки. В процессе эмбриогенеза развивается в виде выпяточного выступа брюшной стенки глотки и является результатом преобразования поджаберного железистого желобка (эндостила) низших хордовых. У личинки млекопитающего эта закладка занимает довольно большую область (от 2 до 4 щелей) и имеет вид желобка, стенка которого выстлана мерцательным эпителием и содержит четыре ряда железистых клеток. Затем во время метаморфоза желобок отщуровывается от эпителия глотки и превращается в замкнутый пузырек, эпителий которого преобразуется в группу отдельных фолликулов.

Щитовидная железа есть, следовательно, результат преобразования железистого желобка (эндостила) низших хордовых, который у позвоночных изменил свои функции и превратился в железу внутренней секреции.

Щитовидной железой выделяется два гормона: трийодтиронин и тетраиодтиронин, регулирующие основной обмен в организме.

У сельдевой щитовидная железа располагается впереди брюшной аорты, между ветвями нижней челюсти.

У костистых рыб располагается в области передних дуг.

У двудышащих намечается разделение ее на две половины.

У амфибий щитовидная железа является парной и лежит в области подъязычного аппарата. У рептилий располагается под трахеей, у птиц — у основания бронхов, у млекопитающих — в области гортанных щелей.

Зобная железа. Тимус лежит у рыб в жаберной области, а у наземных позвоночных — по бокам шеи. В процессе эмбриогенеза развивается в виде плотных выступов одной части жаберных мешков. Эти выступы затем отщуровываются и сливаются на каждой стороне между собой. У рыб зобная железа развивается на всех жаберных мешках, у амфибий из меньшего числа зачатков, а иногда — только из одного.

У амфибий зобная железа лежит в области заднего угла нижней челюсти. У рептилий и птиц она развивается за счет 2–3 пар жабер-

ных мешков и лежит по бокам шеи, вытягиваясь у крокодилов, например, в длинный лентовидный орган.

У млекопитающих тимус развивается за счет трех пар жаберных мешков и располагается в грудной полости впереди от сердца, под грудной.

Долгое время считали, что тимус вырабатывает гормон, регулирующий половое созревание, но в последнее время пришла к выводу, что тимус — это центральный орган иммуногенеза.

Околощитовидные железы образуются также за счет эктодермального эпителия жаберных мешков. У наземных позвоночных развиваются за счет 2-3 жаберных мешков. У млекопитающих тесно прилежат к щитовидной железе и даже срастаются с ней. Вырабатывает паратгормон, который является антагонистом тиреокальцитонина и регулирует кальцевый обмен в организме.

Вторая группа эндокринных желез — железы, связанные с мозгом. Сюда прежде всего относится гипофиз. Распологается в воронке промежуточного мозга.

В процессе эмбриогенеза у круглоротых развивается в виде непарного выпячивания эктодермы над верхней губой. У других позвоночных гипофиз развивается в виде выпячивания эктодермального эпителия крыши ротовой полости, которое растет по направлению к основанию промежуточного мозга, одновременно от промежуточного мозга образуется выпячивание — зачаток воронки. Затем оба зачатка сливаются, образуя зачаток железы, одна часть которого эпителиального происхождения, другая — нервного. Эпителиальная часть гипофиза носит название аденогипофиза и в свою очередь у взрослого животного делится на переднюю, промежуточную и туберальную. Часть гипофиза нервного происхождения вместе с прилежащей к гипофизу ножкой носит название нейрогипофиза.

Гормоны передней доли: АКТГ, тиреотропный, соматотропный, группа гонадотропных гормонов. Промежуточная доля вырабатывает меланформный гормон. Задняя доля гипофиза гормонов не вырабатывает, но снабжает их — это вазопрессин и окситоцин.

Эпифиз развивается в виде выроста крыши промежуточного мозга. По своему происхождению это орган зрения круглоротых. Эпифиз до некоторой степени сохранил глазоподобное строение. В редуцированном состоянии он имеется под кожей головы у бесхвостых амфибий. У млекопитающих он превращается в железистый эндокринный орган. Вырабатывает физиологически активные вещества: серотонин и мелатонин, являющиеся производными аминокислот. Эпифиз угнетает в свое

очередь действия гипофиза, т.к. удаление эпифиза всегда приводит к преждевременному половому созреванию.

Надпочечные железы делятся на две различные в функциональном отношении части – корковую и мозговую. Корковая в процессе эмбриогенеза развивается из мезодермального эпителия брюшной, т.е. она эпителиального происхождения. Мозговое вещество нервного происхождения, т.к. в процессе эмбриогенеза развивается из зачатковых нервных клеток, которые впоследствии дифференцируются на так называемые хромаффинобласты и собственно нервные клетки в свою очередь дают начало хромаффинным клеткам, образующим мозговое вещество надпочечников.

У рыб надпочечники лежат вдоль спинной поверхности первичных почек в тесной связи с их сосудами, у амфибий без особого порядка прилежат к почкам, у амниот – тесно сливаются с почками, у рептилий в частности, лежат вблизи половых органов, у млекопитающих очень компактны и прилежат к переднему концу почки.

Богато снабжаются кровеносными сосудами. В строении характерно деление на зоны. Корковое вещество в клубочковой зоне вырабатывает минералокортикоиды – вещества, регулирующие водно-солевой обмен в организме. Почечная зона вырабатывает глюкокортикоиды (гидрокортизон, кортизон), ослабляющие воспалительные реакции и уменьшающие проницаемость капилляров. Андрогенные гормоны, близкие по составу к мужским и женским половым гормонам, вырабатываются сетчатой зоной коркового вещества. Мозговое вещество вырабатывает адреналин и норадреналин, которые функционально близки к действию симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предмет, задачи и методы сравнительной анатомии позвоночных	3
Основные понятия сравнительной анатомии. Метод сравнения и гомология органов	7
Сравнительная характеристика кожных покровов	11
Преобразование скелета	16
Череп	22
Скелет конечностей	28
Мускулатура позвоночных	31
Преобразование кровеносной системы в процессе эволюции	36
Преобразование органов дыхания в ряду позвоночных	42
Пищеварительная система. Дифференциация ее у различных классов позвоночных	49
Эволюционные преобразования нервной системы и органов чувств позвоночных	56
Мочеполовая система. Строение и развитие трех типов почек.	63
Органы внутренней секреции	63