

СИСТЕМАТИКА ТИПА ХОРДОВЫХ

Система той или иной группы животных или растений призвана не только «разложить по полочкам» виды данной группы, чтобы их можно было легко отыскать и определить, но в первую очередь объединить действительно родственные виды. Таким образом, систематика так или иначе связана с филогенетикой. Естественно, что систематические группы будут тем прочнее, а положение в них подчиненных категорий тем устойчивее, чем ближе оно к естественной филогении. В то же время появление новых фактов или новых объектов, включая и ископаемые формы, может коренным образом изменить взгляды на положение в системе той или иной группы. Следовательно, система животных не представляет собой что-то раз навсегда установленное и неизменное, а все время меняется и развивается. Эта изменчивость систематики может вызвать у человека, впервые сталкивающегося с ней, некоторое недоумение, особенно, если знакомство с системой проводится по трудам разных авторов или по разным руководствам. Основные разногласия в системах можно свести к следующим.

Во-первых, это увеличивающаяся дробность систематических подразделений. Наряду с такими традиционными систематическими категориями, как класс, отряд, семейство, в систематике некоторых групп появляются такие понятия, как подкласс, инфракласс, надотряд, надсемейство и т.д. Это объясняется понятным стремлением авторов подчеркнуть родство каких-то систематических группировок.

Во-вторых, это различная высота таксономического ранга той или иной группы. Здесь, как правило, можно отметить два варианта. Отсутствие четких критериев для систематических категорий (кроме вида) дает возможность

авторам в какой-то мере субъективно определять высоту их таксономического ранга. Так, рыбы в одних руководствах считаются классом, что подчеркивает их единство, в других — надклассом, в третьих понятие «рыбы» не имеет систематической категории. Такие различия, естественно, ведут и к изменениям таксономических рангов соподчиненных групп. В других случаях такое разночтение ранга связано и с развитием взглядов на филогению и эволюцию таксонов. Так, включение круглоротых в класс непарноноздревых подчеркивает их происхождение от этой группы, а выделение их в самостоятельный класс, наоборот, — их некоторую обособленность от ископаемых групп, говорящую о неясности их происхождения. Долгое время зайцеобразные считались подотрядом отряда грызунов. В последнее время они выделяются в самостоятельный отряд, что подчеркивает их обособленность от грызунов.

В-третьих, с изменением таксономического ранга часто меняется и положение группы в системе, что представляет значительный эволюционный интерес. Так, полухордовые (баланоглоссус) долгое время считались подтипом типа хордовых, т.е. уже хордовыми, правда примитивными. Объединение их с погонофорами и выделение в самостоятельный тип ставят их в особое положение одной из групп, претендующей на роль предков хордовых животных. То же самое можно сказать об оболочниках. Выделение их в самостоятельный тип и перемещение вниз по эволюционной лестнице одновременно делают эту группу предками хордовых, тогда как раньше они рассматривались как дегенерировавшая в результате специализации группа. Существующая в последнее время тенденция выделения хрящевых ганоидов (осетровых) в

самостоятельный класс не только придает этой группе самостоятельность, но и делает ее промежуточной между хрящевыми и костными рыбами.

Одной из трудностей, с которыми приходится сталкиваться при изучении систематики, является помещение той или иной группы в различные места системы. Это связано с неясностью происхождения, как правило, в связи с отсутствием палеонтологических материалов. Например, в системе рыб многоперые в разных системах представлены различными таксонами — от самостоятельного подкласса, близкого к кистеперым, до надотряда, объединяемого вместе с костными и хрящевыми ганоидами, или как один из примитивных отрядов подкласса лучеперых.

Имеется еще одна трудность — это синонимы (s.). Некоторые старые названия групп давно уже не употребляются в систематике, но встречаются во многих руководствах по анатомии, физиологии и т.д. Это вызывает большие неудобства при чтении специальной литературы, поэтому в данном руководстве наряду с современными названиями групп животных приводятся и «устаревшие».

В системе современных хордовых животных особый интерес представляют так называемые реликтовые группы — формы, дожившие до настоящего времени и сохранившие в своей организации значительное количество примитивных (первичных) черт строения.

Исходя из всего сказанного, принятая нами система не претендует на особую новизну или безусловность. В ней делается акцент в первую очередь на те систематические категории, которые представляют интерес при изучении особенностей морфологии различных групп хордовых. Отсюда — неодинаковая степень подробности описания разных таксонов. Кроме современных приводятся и ископаемые формы, отмеченные знаком $\oplus$, без которых иногда трудно бывает понять филогенетические отношения тех или иных систематических категорий.

ТИП CHORDATA — ХОРДОВЫЕ

ПОДТИП UROCHORDATA s. TUNICATA — ЛИЧИНОЧНОХОРДОВЫЕ, или ОБОЛОЧНИКИ

Некоторые авторы исключают этот подтип из типа хордовых, возводя его в ранг типа.

КЛАСС APPENDICULARIAE — АППЕНДИКУЛЯРИИ

В старых руководствах носит название хвостатых, или личиночных, — Copelata s. Larvaciae.

КЛАСС ASCIDIAE — АСЦИДИИ

КЛАСС SALPAE — САЛЬПЫ

ПОДТИП ACRANIA — БЕСЧЕРЕПНЫЕ

КЛАСС CEPHALOCHORDATA — ГОЛОВОХОРДОВЫЕ

Поскольку класс содержит только один отряд, то название последнего трубкосердечные — Leptocardi, или Ланцетники — Amphioxi, может употребляться в качестве названия всего класса.

ПОДТИП CRANIATA (CRANIOTA) s. VERTEBRATA — ЧЕРЕПНЫЕ, или ПОЗВОНОЧНЫЕ

Некоторые авторы объединяют два последних подтипа в тип позвоночные, соответственно именуя подтипы бесчерепными и черепными.

Позвоночные делятся на *Anamnia* и *Amniota*. В группу *Anamnia* входят все водные формы, а также земноводные. Большинство авторов не придают этой группе никакого систематического ранга или вообще ее не упоминают, но в некоторых руководствах она получает ранг надкласса. Ей противопоставляется группа *Amniota*, включающая всех настоящих наземных позвоночных (подробнее см. в разделе «Анамнии и амниоты»).

Кроме того, подтип черепных, или позвоночных, обычно разделяют на две различные по количеству представителей ветви: бесчелюстные — *Agnatha* и челюстные, или челюстноротые, — *Gnathostomata*. К первой принадлежат в большинстве своем ископаемые формы, ротовой аппарат которых лишен челюстей. Ко второй относятся все остальные позвоночные, начиная с рыб, которые в процессе эволюции приобрели челюстной аппарат, способствующий активному захвату добычи.

ГРУППА ANAMNIA — АНАМНИИ

Ветвь *Agnatha* s. *Entobranchiata* — бесчелюстные, или внутреннежаберные. Эта ветвь позвоночных, лишенная настоящих челюстей, как правило, не имеет систематического ранга, а рассматривается как раздел, подраздел, группа и

т.д. Однако некоторые авторы придают ей ранг надкласса. Ветвь разделяется на два класса.

КЛАСС DIPLORHINI s.
PTERASPIDOMORPHI –
ПАРНОНОЗДРЕВЫЕ ⊕

КЛАСС MONORHINI s.
SERIALASPIDOMORPHI –
НЕПАРНОНОЗДРЕВЫЕ

При такой системе в класс непарноноздревых в качестве подкласса входят современные круглоротые, или мешкожаберные, — Cyclostomata s. Marsupibranchii. Однако некоторые авторы делят бесчелюстных на три класса, выделяя круглоротых в самостоятельный класс.

Ветвь Gnathostomata s. Ectobranchiata — челюстноротые, или наружножаберные. О таксономическом ранге этой группы можно сказать то же, что и о бесчелюстных.

НАДКЛАСС PISCES — РЫБЫ

В отношении систематического положения категории «Рыбы» мнения сильно расходятся. Одни авторы придают ей ранг надкласса, противопоставляя тем самым водных позвоночных надклассу наземных (четвероногих). Другие оставляют за рыбами ранг класса, подчеркивая большую общность водных позвоночных. От высоты ранга этой группы зависит систематический ранг подчиненных групп.

КЛАСС PLACODERMI –
ПЛАСТИНОКОЖИЕ

КЛАСС ACANTHODII s.
ARHETONYOIDEA – АКАНТОДИИ, или
ЧЕЛЮСТНОЖАБЕРНЫЕ ⊕

КЛАСС CHONDRICHTHYES –
ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ

ПОДКЛАСС CLADOSELACHII –
КЛАДОСЕЛЯХИИ ⊕

ПОДКЛАСС XENACANTHI –
КСЕНАКАНТЫ ⊕

ПОДКЛАСС ELASMOBRANCHII –
ПЛАСТИНОЖАБЕРНЫЕ

ПОДКЛАСС HOLOSERIALI –
ЦЕЛЬНОГОЛОВЫЕ

В некоторых системах хрящевые рыбы выделяются в качестве надкласса рыб, и тогда пластиножаберные, цельноголовые, ксенаканты и кладоселяхии рассматриваются как самостоятельные классы.

КЛАСС OSTEICHTHYES –
КОСТНЫЕ РЫБЫ

ПОДКЛАСС SARCOPTERYGII –
МЯСИСТОЛОПАСТНЫЕ
(ЛОПАСТЕПЕРЫЕ)

НАДОТРЯД CROSSOPTERYGII — КИСТЕПЕРЫЕ

НАДОТРЯД DIPNOI — ДВОЯКОДЫШАЩИЕ

Этот надотряд часто выделяют из класса костных рыб (из-за отсутствия у его представителей некоторых покровных костей в верхней и нижней челюсти), придавая ему ранг класса, а всех остальных костных рыб объединяют в особый класс — Teleostomi — совершенноротые.

ПОДКЛАСС ACTINOPTERYGII –
ЛУЧЕПЕРЫЕ

НАДОТРЯД PALAEONISCI — ПАЛЕОНИСКИ

НАДОТРЯД GANOIDOMORPHA — ГАНОИДНЫЕ

Выделение надотряда ганоидных не является общепринятым в системе рыб. Обычно их разделяют на два самостоятельных надотряда: хрящевые ганоиды (осетровые) и костные ганоиды (амия и панцирники). В этом случае многоперым присваивается также ранг надотряда или даже подкласса.

ОТРЯД ACIPENSERIFORMES –
ОСЕТРООБРАЗНЫЕ

ОТРЯД POLYPTERIFORMES –
МНОГОПЕРООБРАЗНЫЕ

ОТРЯД AMIIFORMES — АМИЕОБРАЗНЫЕ

ОТРЯД LEPISOSTEIFORMES –
ПАНЦИРНИКООБРАЗНЫЕ

НАДОТРЯД TELEOSTEI — КОСТИСТЫЕ РЫБЫ

В некоторых руководствах костистые рыбы являются не единой таксономической группой, а разделены на 8–10 самостоятельных надотрядов. Большинство же систематиков разделяют этот надотряд, включающий около 20 тыс. современных видов, на 30–40 отрядов, из которых здесь следует упомянуть только некоторые.

ОТРЯД CLUPEIFORMES s. MALACOPTERYGII –
СЕЛЬДЕОБРАЗНЫЕ, или МЯГКОПЕРЫЕ, который
включает семейства сельдевых и лососевых.

ОТРЯД CYPRINIFORMES s. OSTARIOPHYSI —
КАРПООБРАЗНЫЕ, или КОСТНОПУЗЫРНЫЕ,
с семействами карповых и сомовых
ОТРЯД ANGULLIFORMES — УГРИ
ОТРЯД ESOCIFORMES — ЩУКООБРАЗНЫЕ
ОТРЯД PERCESOCES — ОКУНЕСЩУКОВЫЕ
с семействами кефалевидных, саргановид-
ных, лабиринтовых и карпозубых
ОТРЯД GASTEROSTEIFORMES —
КОЛЮШКООБРАЗНЫЕ
ОТРЯД LORHOBRANCHII s.
SYNGNATHIFORMES — ПУЧКОЖАБЕРНЫЕ
(морские иглы и морские коньки)
ОТРЯД PERCIFORMES — ОКУНЕОБРАЗНЫЕ
(окуневые, скумбриевые, тунцы, бычки)
ОТРЯД PLEURONECTIFORMES —
КАМБАЛОВЫЕ
ОТРЯД GADIFORMES — ТРЕСКООБРАЗНЫЕ
ОТРЯД PLECTOGNATHI s.
TETRODONTIFORMES — СРОСТНОЧЕЛЮСТНЫЕ
(кузовок, иглобрюх, луна-рыба)
ОТРЯД PEDICULATA s. LORNIIFORMES —
НОГОПЕРЫЕ (морской черт)

НАДКЛАСС TETRAPODA s.
QUADRUPEDA — ЧЕТВЕРОНОГИЕ
(НАЗЕМНЫЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ)

КЛАСС AMPHIBIA — ЗЕМНОВОДНЫЕ

В старых руководствах по зоологии этот класс делится на подкласс панцирных, или покрытоголовых, — Stegocephalia, в который входят все ископаемые формы, и на подкласс голых амфибий — Lissamphibia, представленный тремя современными отрядами. В настоящее время в большинстве случаев этот класс делят на два подкласса: дугопозвонковые и тонкопозвонковые. Количество входящих в них систематических категорий и их таксономический ранг, особенно среди ископаемых групп, не всегда идентично у разных авторов, поэтому здесь приводится одна из употребляемых в настоящее время систем.

ПОДКЛАСС APSIDOSPONDYLI —
ДУГОПОЗВОНКОВЫЕ

НАДОТРЯД LABYRINTHODONTIA —
ЛАБИРИНТОДОНТЫ ⊕
ОТРЯД ICHTHYOSTEGALIA — ИХТИОСТЕГИ ⊕
ОТРЯД RACHITOMI — РАХИТОМОВЫЕ ⊕

ОТРЯД STEREOSPONDYLI —
СТЕРЕОСПОНДИЛЬНЫЕ ⊕
ОТРЯД ANTHRACOSAURIA —
АНТРАКОЗАВРЫ ⊕
НАДОТРЯД SALIENTIA — ПРЫГАЮЩИЕ
ОТРЯД PROANURA —
ПРИМИТИВНЫЕ БЕСХВОСТЫЕ ⊕
ОТРЯД ANURA s. ECAUDATA — БЕСХВОСТЫЕ

ПОДКЛАСС LEPOSPONDYLI —
ТОНКОПОЗВОНКОВЫЕ
ОТРЯД NECTRIDIA — НЕКТРИДИИ ⊕
ОТРЯД AISTOPODA — АИСТОПОДЫ ⊕
ОТРЯД LYSOROPHA — ЛИЗОРОФЫ ⊕
ОТРЯД URODELA — ХВОСТАТЫЕ
ОТРЯД APODA s. GYMNOPIHIONAS — БЕЗНОГИЕ
ОТРЯД MICROSAURIA — МИКРОЗАВРЫ ⊕

ГРУППА AMNIOTA — АМНИОТЫ

Внутри амниот выделяют группу Sauropsida — ящерицеобразные. В эту группу включают близких по строению пресмыкающихся и птиц. В некоторых руководствах она получает ранг надкласса.

КЛАСС REPTILIA —
ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

В систематике этого самого многочисленного класса наземных позвоночных (включая ископаемые группы) большое значение придавалось строению черепа, поэтому у старых авторов мы находим такие систематические группы, как Anapsida, Diapsida и Synapsida. В настоящее время установлено, что формы с одинаковым строением черепа могут принадлежать к разным таксономическим группам, поэтому система рептилий сейчас строится по другим признакам, но старые систематические названия сохранились за отдельными группами. Несмотря на некоторые противоречия у разных авторов, современную систему рептилий можно представить следующим образом.

ПОДКЛАСС BATRACHOSAURIA —
БАТРАХОЗАВРЫ ⊕
ОТРЯД SEYMURIAMORPHA —
СЕЙМУРИАМОРФЫ ⊕

Эта группа занимает промежуточное положение между амфибиями и рептилиями, поэтому ее или выделяют в самостоятельный подкласс рептилий, или включают в качестве отряда в подкласс Anapsida, или относят к амфибиям.

ПОДКЛАСС ANAPSIDA — АНАПСИДЫ

ОТРЯД COTYLOSAURIA — КОТИЛОЗАВРЫ ⊕

Некоторые авторы считают этот отряд сборным и возводят его в ранг самостоятельного подкласса.

ОТРЯД CHELONIA s. TESTUDINATA — ЧЕРЕПАХИ

Учитывая, что строение черепа этой группы рептилий нельзя рассматривать как чисто анапсидное, поскольку редукция сплошной крыши черепа идет за счет большой ушной вырезки, эта группа может быть выделена в самостоятельный подкласс.

ПОДКЛАСС PROGANOSAURIA — ПРОГАНОЗАВРЫ ⊕

ОТРЯД MESOSAURIA — МЕЗОЗАВРЫ ⊕

ПОДКЛАСС ICHTHYOPTERYGIA — ИХТИОПТЕРИГИИ ⊕

ОТРЯД ICHTHYOSAURIA — ИХТИОЗАВРЫ (РЫБОЯЩЕРЫ) ⊕

ПОДКЛАСС SYNAPTOSAURIA — СИНАПТОЗАВРЫ ⊕

ОТРЯД PROTOROSAURIA — ПРОТОРОЗАВРЫ ⊕

ОТРЯД SAUROPTERYGIA — ЗАУРОПТЕРИГИИ ⊕

ПОДКЛАСС LEPIDOSAURIA — ЛЕПИДОЗАВРЫ, или ЧЕШУЙЧАТЫЕ

ОТРЯД EOSUCHIA — ЭОЗУХИИ

ОТРЯД RHYNCHOSERIALIA — КЛЮВООБРАЗНЫЕ

Некоторые авторы выделяют клювообразных в самостоятельный подкласс группы Diapsida.

ОТРЯД SQUAMATA — ЧЕШУЙЧАТЫЕ

На русском языке название подкласса и отряда звучит одинаково, поэтому первый лучше называть латинским названием — лепидозавры.

ПОДКЛАСС ARCHOSAURIA — АРХОЗАВРЫ

ОТРЯД TECODONTIA — ТЕКОДОНТЫ, или ПСЕВДОЗУХИИ ⊕

ОТРЯД CROCODILIA — КРОКОДИЛЫ

ОТРЯД PTEROSAURIA — ПТЕРОЗАВРЫ, или ЛЕТАЮЩИЕ ЯЩЕРЫ

ОТРЯД SAURISCHIA — ЯЩЕРОТАЗОВЫЕ ДИНОЗАВРЫ

ОТРЯД ORNITHISCHIA — ПТИЦЕТАЗОВЫЕ ДИНОЗАВРЫ

В некоторых системах два последних отряда объединяют в один надотряд Dinosauria, тогда все остальные отряды этого подкласса получают ранг надотрядов.

ПОДКЛАСС SYNAPSIDA s. THEROMORPHA — СИНАПСИДЫ, или ЗВЕРООБРАЗНЫЕ ⊕

ОТРЯД PELYCOSAURIA — ПЕЛИКОЗАВРЫ ⊕

ОТРЯД THERIODONTIA — ЗВЕРОЗУБЫЕ ⊕

КЛАСС AVES — ПТИЦЫ

ПОДКЛАСС SAURURAE s.

ARCHAEORNITHES — ЯЩЕРОХВОСТЫЕ, или ДРЕВНИЕ ПТИЦЫ ⊕

ПОДКЛАСС ORNITHURAE s.

NEORNITHES — ВЕЕРОХВОСТЫЕ, или НАСТОЯЩИЕ ПТИЦЫ ⊕

Поскольку пневматичные кости птиц плохо сохраняются в ископаемом состоянии, то палеонтологические данные, которые могли бы пролить свет на истинные отношения между отдельными группами птиц, практически отсутствуют. Поэтому система птиц базируется в первую очередь на изучении современных форм. Отсюда разнообразие систем в разных руководствах. Так, настоящие птицы делились на древнейших, или древненёбных, птиц — Palaeognathae, куда относились бескилевые, и новонёбных птиц — Neognathae, включавших все остальные отряды, вместе с зубастыми птицами из мелового периода. Позднее подкласс делили на четыре отряда: зубастые птицы, бескилевые, пингвины и килевые. В последних руководствах по орнитологии система подкласса веерохвостых птиц выглядит следующим образом¹.

НАДОТРЯД ODONTOGNATHAE — ЗУБАСТЫЕ ПТИЦЫ ⊕

НАДОТРЯД ICHTHYORNITHES — ИХТИОРНИСЫ ⊕

НАДОТРЯД IMPENNES — ПЛАВАЮЩИЕ

ОТРЯД SPHENISCIFORMES —

ПИНГВИНООБРАЗНЫЕ

НАДОТРЯД NEOGNATHAE — ТИПИЧНЫЕ, или НОВОНЁБНЫЕ ПТИЦЫ

ОТРЯД STRUTHIONIFORMES —

СТРАУСООБРАЗНЫЕ

¹Автор приводит один из широко распространенных раньше вариантов системы класса птиц. В используемых в наше время системах современных птиц (например, Sibley, Monroe, 1990) отсутствует выделение новонёбных птиц, а пингвинам придан статус отряда, равноценного всем остальным отрядам класса. Кроме того, нет никаких оснований считать новонёбными птицами страусообразных, нандуобразных, казуарообразных, кивиобразных и тинамуобразных, поскольку по морфологическим признакам они являются древненёбными (примеч. ред.).

ОТРЯД RHEIFORMES — НАНДУОБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД CASUARIIFORMES —
 КАЗУАРООБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД AERYORNITHIFORMES —
 ЭПИОРНИСООБРАЗНЫЕ ⊕
 ОТРЯД DINORNITHIFORMES —
 МОАОБРАЗНЫЕ ⊕
 ОТРЯД ARTERYGIFORMES — КИВИОБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД TINAMIFORMES — ТИНАМУОБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД GAVIIFORMES — ГАГАРООБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД PODICIPEDIFORMES —
 ПОГАНКООБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД PROCELLARIIFORMES —
 ТРУБКОНОСЫЕ, или БУРЕВЕСТНИКИ
 ОТРЯД PELECANIFORMES —
 ПЕЛИКАНООБРАЗНЫЕ, или ВЕСЛОНОГИЕ
 ОТРЯД CICONIIFORMES — АИСТООБРАЗНЫЕ,
 или ГОЛЕНАСТЫЕ
 ОТРЯД ANSERIFORMES — ГУСЕОБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД FALCONIFORMES — СОКОЛООБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД GALLIFORMES — КУРООБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД GRUIFORMES — ЖУРАВЛЕОБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД DIATRYMIFORMES —
 ДИАТРИМООБРАЗНЫЕ ⊕
 ОТРЯД CHARADRIIFORMES —
 РЖАНКООБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД COLUMBIFORMES —
 ГОЛУБЕОБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД PSITTACIFORMES —
 ПОПУГАЕОБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД CUCULIFORMES —
 КУКУШКООБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД STRIGIFORMES — СОВООБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД CAPRIMULGIFORMES —
 КОЗОДОЕОБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД APODIFORMES — СТРИЖЕОБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД COLIIFORMES — ПТИЦЫ-МЫШИ
 ОТРЯД TRONGONIFORMES —
 ТРОНГООБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД SARACIIFORMES — РАКШЕОБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД PICIFORMES — ДЯТЛООБРАЗНЫЕ
 ОТРЯД PASSERIFORMES —
 ВОРОБЬИНООБРАЗНЫЕ

КЛАСС MAMMALIA — МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Происхождение различных групп млекопитающих от тех или иных групп зверообразных рептилий до сих пор остается еще не вполне ясным. Отсюда и некоторый разнобой в систематике этого класса. В части руководств подчеркивается большая самостоятельность современных

групп, и тогда весь класс распадается на пять подклассов: три современных (однопроходные, сумчатые и плацентарные) и два, включающих ископаемые формы. В последнее время наблюдается тенденция к объединению ископаемых форм с современными на основании предполагаемого родства в два подкласса: первозвери и звери. Систему класса млекопитающих тогда можно представить следующим образом.

ПОДКЛАСС PROTOTHERIA — ПЕРВОЗВЕРИ

ИНФРАКЛАСС ATHERIA — АТЕРИИ

ОТРЯД MONOTREMATA — ОДНОПРОХОДНЫЕ

ИНФРАКЛАСС ALLOTHERIA — АЛЛОТЕРИИ

ОТРЯД TRICONODONTA — ТРИКОНОДОНТЫ

ОТРЯД MULTITUBERCULATA —

МНОГООБУРЧАТЫЕ ⊕

ОТРЯД SYMMETRODONTI —

СИММЕТРОДОНТЫ ⊕

ОТРЯД TRITUBERCULATA —

ТРЕХБУРЧАТЫЕ ⊕

ОТРЯД DOCODONTA — ДОКОДОНТЫ ⊕

ПОДКЛАСС THERIA — ЗВЕРИ

ИНФРАКЛАСС PANTOTHERIA —

ПАНТОТЕРИИ ⊕

ИНФРАКЛАСС METATHERIA —

НИЗШИЕ ЗВЕРИ

ОТРЯД MARSUPIALIA — СУМЧАТЫЕ

ИНФРАКЛАСС EUTHERIA s. PLACENTALIA — ВЫСШИЕ ЗВЕРИ, или ПЛАЦЕНТАРНЫЕ

ОТРЯД INSECTIVORA — НАСЕКОМОЯДНЫЕ

ОТРЯД DERMOPTERA — ШЕРСТОКРЫЛЫ

ОТРЯД CHIROPTERA — РУКОКРЫЛЫЕ

ОТРЯД PRIMATES — ПРИМАТЫ

ОТРЯД EDENTATA — НЕПОЛНОЗУБЫЕ

ОТРЯД RHOLIDOTA — ЯЩЕРЫ

ОТРЯД LAGOMORPHA — ЗАЙЦЕОБРАЗНЫЕ

ОТРЯД RODENTIA — ГРЫЗУНЫ

ОТРЯД CETACEA — КИТООБРАЗНЫЕ

ОТРЯД CARNIVORA — ХИЩНЫЕ

ОТРЯД PINNIPEDIA — ЛАСТОНОГИЕ

ОТРЯД TUBULIDENTATA — ТРУБКОЗУБЫЕ

ОТРЯД HYRACOIDEA — ДАМАНЫ

ОТРЯД PROBOSCIDEA — ХОБОТНЫЕ

ОТРЯД SIRENIA — СИРЕНОВЫЕ

ОТРЯД PERISSODACTYLA — НЕПАРНОКОПЫТНЫЕ

ОТРЯД ARTIODACTYLA — ПАРНОКОПЫТНЫЕ

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ОРГАНИЗАЦИИ ХОРДОВЫХ

Глава 1

КОЖНЫЕ ПОКРОВЫ

Кожные покровы являются той системой органов, которая отграничивает животное от внешней среды. Непосредственно контактирующие с внешней средой покровы в первую очередь реагируют на ее изменения, поэтому строение и функции кожи и ее производных у хордовых чрезвычайно разнообразны. Так, покровы несут механическую и осморегуляторную защитные функции. Они препятствуют также проникновению других организмов в тело животного. Окраска животного, а во многих случаях и форма тела обеспечиваются покровами. Кожа может выполнять функции газообмена и выделения. У теплокровных она участвует в поддержании постоянной температуры тела. Для некоторых форм секреты специфических кожных желез являются важным средством общения животных друг с другом и т. д.

Несмотря на столь различные функции, покровы всех позвоночных построены по общему плану. Они состоят из двух слоев. Наружный — эпидермис, со всеми его производными (некоторые органы чувств, железы, роговые образования и т. д.) развивается из эктодермы. Внутренний соединительнотканый слой покровов — кориум, или собственно кожа, — развивается за счет мезодермы из кожного листка мезотома — дерматомы (табл. X, рис. 71).

Первоначально покровы состояли из однослойного эпидермиса и кориума, представленного неоформленной студенистой тканью. Такой кожный покров имеется у ланцетника (табл. X, рис. 72), личинок и зародышей позвоночных (табл. X, рис. 73). У оболочников собст-

венно кожа входит в состав стенки тела — *мантии*, а однослойный эпидермальный покров выделяет наружную оболочку — *тунику*, близкую по своему составу к растительной клетчатке (табл. X, рис. 74).

У позвоночных *эпидермис* многослойный (табл. X, рис. 75). Самый нижний, или *герминативный*, слой состоит из цилиндрических клеток, сохраняющих способность к делению в течение всей жизни. Он все время пополняет клетками вышележащие слои. Средний слой представлен *многоугольными клетками*, сохраняющими связь друг с другом и окруженными тканевой жидкостью, которая обеспечивает поступление в них питательных веществ и вывод продуктов обмена. Верхний слой эпидермиса состоит из нескольких рядов *уплощенных клеток*, наружный ряд которых по мере снашивания заменяется следующим. У водных позвоночных клетки верхнего ряда остаются живыми, а у наземных форм они ороговевают: в плазме клеток появляются зерна рогового вещества (кератогиалина), которые постепенно заполняют всю клетку.

Кориум у позвоночных не остается бесструктурным, а состоит из *эластических и коллагеновых волокон*. У низших позвоночных они лежат упорядочено — параллельными поверхности кожи слоями, у птиц и млекопитающих расположены беспорядочно (табл. X, рис. 75).

Многочисленные и разнообразные *кожные железы* позвоночных являются производными эпидермиса, в них превращается часть его клеток. У водных позвоночных железы, как правило, *одноклеточные* и лежат в эпидермисе (табл. X, рис. 75). Одни из них содержат секрет слизистого характера, другие — белкового. Последние имеют на срезах зернистую структуру,

откуда и получили название *зернистых*, или *ядовитых*. По мере созревания железы выталкиваются на поверхность, где и изливают свой секрет, благодаря разрыву стенок клетки.

У наземных позвоночных, в связи с появлением рогового слоя, такой тип секреции невозможен, и скопления железистых клеток погружаются в кориум, оставаясь связанными с поверхностью кожи протоком (табл. X, рис. 75). Так образуются *многоклеточные железы*, для которых, в отличие от скоплений железистых клеток у рыб, характерно наличие выводного протока.

Многоклеточные железы делятся на две группы. Железы первой группы отличаются однослойным расположением железистых клеток на стенке железы и наружной оболочкой из мышечных клеток, имеющих эпителиальное происхождение (табл. X, рис. 75). Клетки таких желез чаще всего функционируют по *мерокриновому* или *апокриновому* типу секреции. В первом случае секрет выделяется через стенки клетки, во втором — путем разрушения ее части, тогда как оставшаяся часть клетки с ядром может снова накапливать секрет. В сложных железах второй группы секреторные клетки расположены в несколько слоев (табл. X, рис. 75). Такие железы функционируют в основном по *голокриновому* типу секреции, т.е. переполненная секретом клетка разрушается и не восстанавливается. Такой тип секреции напоминает шелушение ороговеющего эпидермиса. Вероятно, железы этих двух групп имеют разное происхождение.

Твердые образования кожи у всех позвоночных связаны в своем формировании с границей эпидермиса и кориума, которые на ранних стадиях развития этих образований принимают в них равноценное участие. Однако в дальнейшем наблюдаются значительные расхождения. Твердые образования кожи водных позвоночных образуются за счет кориума, в который они остаются погруженными в течение всей жизни. У наземных позвоночных твердые образования имеют исключительно эпидермальное происхождение (табл. X, рис. 76).

Первичным твердым образованием покровов водных позвоночных являлась *примитивная чешуйка — лепидоморий*. Она имела форму конуса, поверхность которого была покрыта слоем плотного *дуродентина*, практически лишенного канальцев. Основная часть лепидомория была образована *дентином* и содержала по-

лость с кровеносными сосудами — *пульпу*. Основание было представлено близким к кости *изопедином* (табл. XI, рис. 77). Сложные чешуи рыб образовались двумя способами. *Цикломориальный способ* — путем постепенного прирастания по краю вновь образовавшихся лепидомориев в процессе роста чешуи (табл. XI, рис. 78). Для *синхромориального способа* характерно образование чешуи путем одновременной закладки и срастания лепидомориев (табл. XI, рис. 79). Синхромориальным способом образовалась плакоидная чешуя современных хрящевых рыб, а цикломориальным — сложные чешуи рыб. При этом верхний твердый слой дал начало ганоину, дентиновая часть с пульпой — *космину*, изопедин — *кости* (табл. XI, рис. 80). Путем редукции одного или нескольких слоев образуются свойственные рыбам *ганоидная* и *космоидная* чешуи.

Кожа современных бесчелюстных — круглоротых — голая, покрытая мощным слоем слизи. Последняя выделяется практически всеми клетками эпидермиса, поскольку по мере продвижения к периферии они все больше переполняются слизью, которую и изливают на поверхность. Обильное выделение слизи вообще характерно для тех водных позвоночных, кожа которых лишена или почти лишена твердых образований. Кроме слизистых клеток имеются также отдельные зернистые железы и особые, свойственные только круглоротым, одноклеточные *колбовидные железы* (табл. XI, рис. 81). Они связаны с базальной мембраной и обычно содержат два ядра.

У наиболее примитивных ископаемых бесчелюстных *Telodus* (см. табл. III, рис. 11) в коже имелись отдельные зубчики, верхняя часть которых состояла из дентина, а нижняя — из особого костеподобного вещества — *аспидина* (табл. XI, рис. 82). Вероятно, эти образования не гомологичны чешуям рыб. Путем увеличения высоты и слияния из отдельных зубчиков образуются мощные пластинки панциря (см. табл. III, рис. 10) с полостями внутри.

У хрящевых рыб в эпидермисе имеются одноклеточные слизистые и зернистые железы. Твердые образования представлены *плакоидными чешуями* (производными лепидомориев); каждая чешуйка состоит из основной дентиновой пластинки и сидящего на ней направленного назад зубчика. Основу последнего также составляет пронизанный канальцами и окружающий пульпу дентин (*ортодентин*), покры-

такой сверху эмалеобразным дуродентином (табл. XI, рис. 83). Следует отметить, что плакоидные чешуи близки по строению с зубами позвоночных, которые, несомненно, происходят от чешуи.

Ганоидная чешуя отличается тем, что сверху покрыта слоями ганоина. Наиболее примитивный тип такой чешуи содержит еще все три слоя, причем в слое космина могут сохраняться хорошо развитые полости. Такой тип чешуи характерен для ископаемых палеонисцид (табл. XI, рис. 84 и табл. V, рис. 30), а из современных форм сходное строение чешуи имеется у многопера (см. табл. V, рис. 31), правда здесь слой изопедина сильно редуцирован. У ископаемых акантодий (см. табл. IV, рис. 18) слой космина еще различим благодаря многочисленным канальцам (табл. XI, рис. 85). Наконец, слой космина может совсем редуцироваться, как это имеет место у панцирной щуки (табл. XI, рис. 86). У других современных ганоидов (амии и осетровые рыбы) редуцируется и слой ганоина, так что чешуя у них чисто костная, но она имеет ганоидное происхождение.

В *космоидной чешуе* ганоидный слой редуцируется и слой космина лежит на поверхности (табл. XI, рис. 87). Нарастающие по периферии новые кольца чешуи закладываются как более мощные и, разрастаясь, могут вытеснять и замещать редуцирующиеся ее средние части. Такие чешуи были характерны для ископаемых кистеперых и двоякодышащих рыб. У современных кистеперых (латимерия) чешуи следует относить к космоидным, хотя их строение сильно изменено. У современных двоякодышащих слой космина редуцирован, так что имеются чисто костные чешуи, но космоидного происхождения.

Большинство современных костистых рыб имеет чисто костные чешуи, которые подразделяются на округлые — *циклоидные* (табл. XI, рис. 88), и несущие по наружному краю гребенку из зубчиков — *ктеноидные* (табл. XI, рис. 89). Считается, что образующие структуру поверхности тела выступающие края костных чешуй играют большую роль в гидродинамике, в частности в снижении сопротивления потока, омывающего рыбу. Медленно плавающие рыбы имеют циклоидную чешую, с увеличением скорости плавания или на местах срыва водного потока (за спинным плавником, в задней части тела) она заменяется ктеноидной, обеспечивающей мелкие завихрения при значительной

скорости потока. Очень медленно плавающие рыбы или имеют мелкую чешую, или она может совсем редуцироваться. Здесь в ламинаризации потока принимает участие слизь, обильно выделяемая крупными одноклеточными железами (табл. XII, рис. 90).

У современных амфибий (табл. XII, рис. 91) кожа голая, однако у взрослых форм верхний слой клеток обязательно ороговеет. Например, у жаб, у чисто водной саламандры *Megalobatrachus* роговое покрытие может состоять из нескольких слоев клеток.

Одноклеточные железы, лежащие в многослойном эпителии, имеются только у водных личинок. После метаморфоза они исчезают, заменяясь погруженными в кориум и связанными с поверхностью кожи особым протоком многоклеточными слизистыми и зернистыми железами (табл. XII, рис. 91). Волокна кориума имеют еще упорядоченное расположение.

Из современных амфибий остатки кориумных окостенений в виде тонких вертикальных пластинок имеются только у червяг, тогда как некоторые ископаемые формы нередко имели еще и *брюшные ребра*, образованные сросшимися костными чешуями (табл. VI, рис. 38).

У рептилий, птиц и млекопитающих, благодаря постепенному ороговению и отмиранию клеток, верхний слой эпидермиса превращается в роговой. Кориум состоит из сложно переплетенных коллагеновых и эластических волокон.

Из всех амниот наиболее мощный роговой слой имеется у рептилий. В ороговевшей части эпидермиса рептилий можно различить несколько слоев (табл. XII, рис. 92). Непосредственно над *ростковым (герминативным) слоем* лежит *зернистый слой*, верхняя часть которого постепенно заполняется роговым белком кератином и образует *роговой слой*. Временами очередная генерация клеток росткового слоя формирует так называемый *промежуточный слой*, отличающийся особенностями кератогиалиновых ядер. Постепенно перемещаясь к поверхности кожи, промежуточный слой ороговеет неполностью, и именно по нему отслаивается старая кожа при *линьке*. Неравномерные утолщения рогового слоя вместе с вдающимися в них утолщениями кориума образуют у рептилий выпячивания кожи — чешуи, щитки и бугорки, хорошо защищающие животное от механических повреждений и от потерь влаги. Кроме роговых чешуй, у некоторых рептилий есть и

костные чешуи кориумного происхождения. Они подстилают роговую чешую, имея вид пластинок, как, например, у крокодилов. У черепаха такие пластинки образуют краевые щитки костного панциря.

Кожные железы у рептилий практически отсутствуют. Можно назвать только несколько специальных многоклеточных желез. Это *бедеренные поры* ящериц, *межжелюстная железа* крокодилов, железы на стыке пластрона и карапакса у черепах и некоторые другие.

Кожа птиц по своему строению очень близка к таковой рептилий, однако эпидермис на большей части тела очень тонок, и только на ногах имеются настоящие роговые чешуи. Настоящими роговыми чехлами одеты *надклювье* и *подклювье*. Кожные железы отсутствуют за исключением *копчиковой железы*.

Отличительной особенностью кожи птиц является *перьевой покров*. Начальные стадии развития пера очень схожи с таковыми чешуи рептилий (табл. X, рис. 76), что еще раз подчеркивает происхождение перьев от чешуевидных образований. Эмбриональный зачаток пера гомологичен зачатку роговой чешуи. Позже он превращается в роговой конус, нижняя часть которого остается трубчатой, а верхняя делится продольными вдавлениями на отдельные *бородки*. Так образуется *пуховое перо*, или пух, бородки которого сидят по верхнему краю цилиндра (табл. XII, рис. 94). При развитии дефинитивного пера один край цилиндра как бы вытягивается, образуя *стержень пера*, на котором последовательно сидят бородки (табл. XII, рис. 93). Дефинитивное перо, таким образом, имеет следующее строение (табл. XII, рис. 95). Нижняя часть стержня пера, лишенная бородок, называется *очином*. Часть его погружена в кожу и снизу имеет отверстие — *нижний пупок*. Полость очина содержит цепочку из нежных вставленных друг в друга роговых колпачков — *душку пера*, которая представляет собой омертвевший сосочек, питавший кровью растущее перо. На границе очина и стержня имеется отверстие — *верхний пупок*. Стержень несет на поверхности продольную борозду и содержит ячеистую сердцевину. С двух сторон к стержню прикрепляются опахала, каждое из которых состоит из бородок первого порядка, на которых сидят бородки второго порядка, или лучи. Сцепляясь *крючочками*, сидящими на части лучей, они создают плотное *опахало* (табл. XII, рис. 96). Пуховые перья крючочков не имеют.

У большинства птиц перья располагаются лишь на определенных участках кожи — *птерилиях*, между которыми имеются участки, лишенные перьев — *аптерии*.

Кожа млекопитающих, как и у рептилий, отличается значительной толщиной ороговевшего эпидермиса, особенно сильно развитого на подошвах и других подвергающихся механической нагрузке местах. Поскольку кровеносные сосуды не входят в эпидермис, для его питания кориум образует вдающиеся в глубь эпидермиса выросты — сосочки. Кроме того, для млекопитающих характерен и настоящий чешуйный покров, хорошо развитый в первую очередь на конечностях и хвосте некоторых видов, например у мышей. Присутствие на таких участках одновременно с чешуями и волос показывает, что волосы развились самостоятельно между роговыми чешуями, лишь позднее заменив их. Эмбриональное развитие *волоса* (табл. X, рис. 76) обнаруживает его сходство с зачатком чешуи только на самых ранних стадиях. Присущие лишь млекопитающим волосы являются чисто эпидермальными образованиями, и только в *луковице волоса* имеется маленький кориумный сосочек (табл. XII, рис. 97).

Кожа млекопитающих богата железами. Здесь имеются два типа *потовых желез* (связанные и не связанные с волосяными сумками) и всегда связанные с волосяной сумкой *сальные железы*. Производными потовых желез являются столь характерные для млекопитающих *млечные железы*. Наконец, измененные сальные или потовые железы, а также их комбинации дают специфические *кожные железы*, выделяющие пахучий секрет и играющие большую роль в общении представителей этого класса.

Для позвоночных характерны и специализированные *ороговения кожи*. Так, у круглоротых имеются роговые зубцы. У некоторых амфибий развиваются роговые чехлы на кончиках пальцев. Наконец, у амниот пальцы защищены специальными роговыми образованиями — *когтями*, *ногтями* и *копытами*. Роговыми чехлами одеты клюв птиц и рога полорогих копытных.

Глава 2

СКЕЛЕТ

Опорная система позвоночных делится на несколько отделов: основная опорная часть те-

— осевой скелет, или позвоночник, скелет непарных конечностей (спинные и хвостовой плавники), скелет парных конечностей (передние и задние с их поясами), скелет головы, представляющийся на черепную коробку (осевой скелет), защищающую головной мозг и органы чувств, и висцеральный скелет, связанный с пищеварительной и дыхательной системами.

В эволюции опорной системы намечается такая последовательность: соединительнотканная опорная система, хорда, хрящевой скелет, костный скелет. Кости могут быть замещающими, т.е. развиваться на месте хряща, или покровными, формирующимися самостоятельно, независимо от хрящевых закладок. Предполагается, что они являются производными покровных чешуй.

Осевой скелет туловища в течение эволюционного развития претерпевает ряд изменений в связи с дифференциацией функций. Наиболее просто, только в виде хорды, представлен осевой скелет у ланцетника (табл. XIII, рис. 98). Хорда состоит из сильно вакуолизированных клеток, создающих тургорное давление и стягивающих наружную эластическую оболочку, которая их окружает. Последняя, как и у остальных хордовых, выделяется мелкими, отнесенными к периферии клетками хорды. Слой из этих клеток, расположенный непосредственно под наружной оболочкой, носит название эпителии хорды. В дополнение к этому хорда окружена соединительнотканной оболочкой, связанной через миосенты с соединительнотканным слоем кожи (кориумом). У круглоротых, хрящевых рыб, хрящевых ганоидов и двоякодышащих хорда укрепляется за счет образования мощной волокнистой оболочки (табл. XIII, рис. 99).

Уже у миног в области прикрепления миомеров к хорде соединительнотканная оболочка укрепляется за счет образования в этих местах небольших хрящевых дужек (табл. XIII, рис. 99) — нижних основных и верхних вставочных пластинок. У акул и рыб имеют настоящие хрящевые позвонки (табл. XIII, рис. 100). Каждый позвонок состоит из тела позвонка и расположенных над ним, но в одном сегменте, верхней основной пластинки, связанной с выходом спинного корешка спинномозгового нерва, и нижней вставочной пластинки, связанной со спинным корешком. Такие же пластинки (нижняя основная и вставочная) лежат и снизу от тела позвонка.

Несмотря на то что развитие тел позвонков у хрящевых рыб несколько отличается от всех остальных позвоночных, в принципе тело позвонка, как и у остальных, развивается вокруг хорды, постепенно вытесняя ее своей средней частью, так что хорда остается между позвонками, а сами позвонки имеют двояковогнутую — амфицельную — форму. Такого же типа тела позвонков (если они развиваются) имеются у костных рыб, только здесь они, как правило, костные. Амфицельные позвонки соединены между собой, в основном, при помощи остаточного участка хорды.

У наземных позвоночных развитие позвонков идет несколько по-другому: между закладывающимися костными телами позвонков образуются хрящевые прослойки, вытесняющие хорду, так что она остается только внутри позвонка (табл. XIII, рис. 101). В том случае, когда хрящи остаются неизменными, образуется амфицельный позвонок, но только в своей костной части (стегоцефалы, безногие амфибии, гаттерия, гекконы). Хрящевые прослойки сами по себе уже обеспечивают большую подвижность позвоночника, но, как правило, между позвонками образуются суставы. При этом межпозвонковая хрящевая прослойка окостеневает, но предварительно в ней образуется щель, отделяющая один позвонок от другого (табл. XIII, рис. 101). В зависимости от формы щели образуются передневогнутые — процельные позвонки (бесхвостые амфибии, рептилии), задневогнутые — опистоцельные (некоторые хвостатые амфибии), седлообразные — гетероцельные (птицы). У млекопитающих позвонки платицельные, уплощенные; между ними вставлены эластичные диски без щелей.

Как уже указывалось, в осевом скелете круглоротых, примитивных хрящевых и костных рыб присутствует хорда, которая у остальных позвоночных остается только в эмбриональном состоянии, а у взрослых вытесняется позвонками. В связи с различными функциями деление позвоночника на отделы у разных классов различно. У рыб, как правило, мы наблюдаем только два отдела — туловищный и хвостовой. В хвостовом отделе позвонки обладают значительной подвижностью. Верхние дуги образуют канал, где проходит спинной мозг, нижние дуги — гемальный канал для хвостовой артерии и вены (табл. XIII, рис. 102). Дуги позвонков здесь оканчиваются верхними и нижними остистыми отростками. В туловищном отделе верхние

дуги также образуют *спинномозговой канал*, нижние дуги дают *боковые отростки* (табл. XIII, рис. 103). Как защита внутренних органов и усиление мест прикрепления мышц возникают *ребра*, являющиеся окостенением миосептальных перегородок. Ребра, лежащие в горизонтальной септе, называются *верхними ребрами*, а близ границы брюшной полости — *нижними* (табл. XIII, рис. 104). У рыб нижние ребра прикрепляются к боковым отросткам. Позвонки туловищного отдела у рыб увеличены, довольно прочно сочленены между собой, спереди позвонки неподвижно соединены с черепом.

У наземных позвоночных, начиная с амфибий, осевой скелет дифференцируется на большее количество отделов. Для придания подвижности голове у амфибий выделяется один шейный позвонок (не гомологичный первому шейному позвонку амниот). В туловищной области дифференцируется один крестцовый позвонок, к которому прикрепляется тазовый пояс. Начиная с рептилий в позвоночнике можно выделить пять отделов: *шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой*. В шейном отделе два первых позвонка — *атлант (атлас)* и *эпистрофей* — имеют сильно измененное строение и обеспечивают особо подвижное сочленение черепа с позвоночником. Позвонки грудного отдела имеют два отростка — боковой и *поперечный*, к которым причленяются двухголовчатые ребра. Нижние концы последних сочленяются с *грудиной*, так что образуется замкнутая *грудная клетка*, обеспечивающая новый, более активный тип дыхания благодаря ее расширению и сжатию за счет межреберных мышц.

У птиц шейный отдел длинный и очень подвижный благодаря своеобразной форме гетероцельных позвонков. В грудном отделе позвонки могут срастаться друг с другом. В крестцовой области появляется *сложный крестец* — *синсакрум*, за счет срастания с тазовым поясом последнего грудного, поясничных, крестцовых и части хвостовых позвонков.

У млекопитающих в шейном отделе постоянное число позвонков (7), в остальных отделах оно менее постоянно. Среднее число позвонков составляет: 13 в грудном, 6 в поясничном, 4 в крестцовом и разное число хвостовых.

Непарные плавники первоначально были представлены сплошной непарной складкой, окаймляющей тело (ланцетник). В процессе эволюции складка распалась на *спинные, хвостовой и подхвостовой плавники* (табл. XIV,

рис. 105). У ланцетника *плавниковая складка* поддерживается специальными *плавниковыми камерами*. У круглоротых и рыб плавники имеют самостоятельную мускулатуру и скелет. У рыб внутренний скелет состоит из расчлененных на три отдела *радиалий*. Наружный кожный скелет представлен у акуловых *эластиновыми лучами (эластотрихиями)* (табл. XIV, рис. 106), у костных рыб *лепидотрихиями* (табл. XIV, рис. 106). У личинок рыб и водных амфибий непарные плавники — простая кожная складка.

Хвостовой плавник, в отличие от других непарных плавников, может поддерживаться осевым скелетом, заходящим в его лопасти. Различают следующие типы хвостовых плавников. *Первичноравнолопастной* — *протоцеркальный* (современных животных не встречается), в котором ось тела делит плавник на две равные части. *Неравнолопастной* — *гетероцеркальный*, в котором ось тела заходит в верхнюю лопасть, называется *эпибатическим*, например плавники у осетровых и акул (табл. IV, рис. 20 и табл. V, рис. 28). Если ось тела заходит в нижнюю лопасть, как у биркении (табл. III, рис. 13), он называется *гипобатическим*. У костистых рыб хвостовой плавник *гомоцеркальный*. Внешне он равнолопастной, но скелет его асимметричный, так как рудиментарный конечный отдел позвоночника (*уростиль*) отклонен вверх (табл. XIV, рис. 107). *Вторичноравнолопастной плавник*, например у химер и двоякодышащих рыб (табл. IV, рис. 22 и табл. V, рис. 29), называется *дифицеркальным*. Он образуется из эпибатического путем обратного отклонения осевого скелета к средней линии тела.

Парные конечности у водных форм представлены *плавниками* — *грудными и брюшными*, которые отличаются от непарных наличием *поясов конечностей*, лежащих в мускулатуре туловища. Существует несколько теорий происхождения парных плавников позвоночных животных. Одни авторы производят парные плавники и жаберных перегородок (табл. XIV, рис. 108). В таком случае соответствующие дуги принимают на себя роль поясов конечностей, а один разросшийся жаберный луч становится опорной осью конечности, что ведет к образованию плавника по типу *биссерияльного архиптериgia* (табл. XIV, рис. 108, а). Эта теория подтверждается строением скелета передней конечности ксенакантуса (табл. XIV, рис. 109), где в строении пояса еще можно различить четырехчленную жаберную дугу, а в свободной конеч-

ности — измененные жаберные лучи. Из биссерального архиптеригия легко выводится унисеральный (табл. XIV, рис. 108, б), характерный для ископаемых кистеперых рыб. Другие авторы, исходя из строения непарных плавников, поддерживаемых радиалиями и имеющих мускульные почки, предполагают, что такое же строение имели и парные боковые складки. В результате редукции их средней части (табл. XIV, рис. 105) и слияния отдельных радиалий в комплексы образовались парные конечности с их поясами (табл. XIV, рис. 110). Подтверждением этой теории служит строение скелета грудных плавников у ископаемых акул — *стадоселяхий* (табл. XIV, рис. 111), брюшных плавников плащеносной акулы (табл. XIV, рис. 112) и современных осетровых (табл. XIV, рис. 113). Другим подтверждением служит эмбриональное развитие, в процессе которого сегментальные мускульные почки вырастают в плавник от миотомов.

Грудные и брюшные плавники впервые встречаются лишь у древних хрящевых рыб. Выросты по бокам головы у некоторых ископаемых бесчелюстных, вероятно, не имели внутреннего скелета. Скелет передних конечностей хрящевых рыб поддерживается хрящевым *плечевым поясом*, состоящим из лопаточной и коракоидной частей. В свободной конечности имеются три крупных базальных элемента и многочисленные хрящевые *радиалии* (табл. XV, рис. 114). *Тазовый пояс*, как правило, имеет более простую форму и состоит из хрящевой пластинки и уменьшенного количества базальных радиальных элементов.

У костных рыб скелет свободных конечностей может сохранять хорошо развитые базальные элементы, как у многопера (табл. XV, рис. 115). Он может быть построен по типу биссерального архиптеригия, когда мелкие лучи отходят в обе стороны от основного луча, как у современных двоякодышащих (табл. XV, рис. 116), или по типу унисерального архиптеригия (табл. XIV, рис. 108, б), когда лучи отходят в одном направлении от главной оси, как у ископаемых кистеперых (табл. XV, рис. 117). У костистых рыб, как и у всех костных, на окостеневшие элементы первичного плечевого пояса — *ключицу* и *коракоид* — накладывается ряд дополнительных покровных костей: *ключица*, *клеитор* и другие (табл. XV, рис. 118), которые, в частности, соединяют пояс с черепом. В то же время строение скелета свободной конечности

упрощается. В нем исчезают базальные элементы и немногочисленные радиалии причленяются непосредственно к плечевому поясу. Скелет свободного брюшного плавника у рыб может повторять скелет передней конечности, но парный тазовый пояс обычно несет только один хрящевой или костный элемент.

Сравнительно-эмбриологические исследования, сопоставленные с палеонтологическими данными о строении конечностей древнейших земноводных — стегоцефалов и их предков, дают возможность восстановить следующую картину происхождения *пятипалой конечности* наземных позвоночных. Предками наземных позвоночных были костные рыбы, занимавшие промежуточное положение между древними кистеперыми и двоякодышащими. Они имели многолучевые парные плавники с сильно расчлененным скелетом, обладавшим в основном одним базальным элементом. При помощи этих плавников рыбы опирались на дно. Такие конечности имели ископаемые кистеперые рыбы (табл. XV, рис. 117 и 119, а), и именно из такой конечности выводят конечность примитивных наземных позвоночных — стегоцефалов (табл. XV, рис. 119, б).

В основу строения конечностей наземных позвоночных может быть положена схема, общая как для передних, так и для задних конечностей (табл. XV, рис. 120). Три основные кости *плечевого пояса* — *лопатку*, *коракоид* и *прокоракоид* — следует считать гомологичными *подвздошной*, *седалищной* и *лобковой* костям *тазового пояса*. Кроме того, с прокоракоидом обычно бывает связана покровная кость — *ключица*. В свободной конечности основные проксимальные элементы непарные, это соответственно *плечевая* и *бедренная* кости. *Предплечье* и *голень* содержат по две кости: *лучевую* и *локтевую* в передней конечности и *большую* и *малую берцовые* — в задней. Кисть и стопа в исходной схеме состоят из трех отделов:

Кисть	Стопа
Запястье (карпус)	Предплюсна (тарзус)
Пясть (метакарпус)	Плюсна (метатарзус)
Фаланги пальцев	Фаланги пальцев

Мелкие косточки в *запястье* и *предплюсне* лежат в три ряда. Пять косточек *пясти* и *плюсны* удлинены. Далее идут *фаланги* отдельных пальцев, число которых может быть различным.

Первичные наземные позвоночные имели не пять, а семь пальцев. Эти пальцы первоначально были соединены плавательной перепонкой, а затем, в связи с приспособлением к ползанию, они постепенно обособились. При выходе на сушу крайние пальцы редуцировались, и от них остались только рудименты в виде *предпервых пальцев* на передней и задней конечностях, сбоку от первого пальца. Прочные соединения между скелетными элементами, имевшиеся у рыб, замещены у наземных форм подвижными суставными сочленениями между различными отделами конечности. Таким образом конечность дифференцируется в целую систему подвижно соединенных друг с другом рычагов вместо единого эластичного плавника рыб. Вторая важная особенность при переходе к движению на суше заключается в приобретении конечностями прочной опоры в туловище за счет сочленения тазового пояса с позвоночником и прикрепления плечевого пояса к груди-не через коракоид и ключицу.

Пояс передних конечностей амфибий в связи с отсутствием ребер не связан с позвоночником. Ключица имеется у бесхвостых, но отсутствует у хвостатых амфибий. Свободная конечность у хвостатых очень близка к исходному типу (табл. XV, рис. 122), а у бесхвостых в связи с прыгающим способом передвижения изменена: кости предплечья слиты в одну, сокращено количество элементов в кисти (табл. XV, рис. 121). Тазовый пояс у хвостатых построен типично и образует кольцо из слившихся лобковых и седалищных элементов правой и левой стороны и вертикально стоящих подвздошных костей, которые замыкаются крестцовым позвонком. У хвостатых задние и передние конечности близки к исходному типу (табл. XV, рис. 124). У бесхвостых подвздошные кости сильно вытянуты вперед, так что весь таз в плане имеет форму вилки, а места прикрепления конечностей к тазовому поясу сближены, т. е. сдвинуты к средней линии. Задние конечности удлинены, кости голени слиты в одну, часть костей в предплюсне редуцируется, а другие удлиняются, образуя дополнительное звено конечности. Пальцы так же сильно удлинены, как и кости плюсны (табл. XV, рис. 123). Все это, безусловно, связано с передвижением при помощи прыжков.

У рептилий плечевой пояс через коракоид, ключицу и надгрудинник связан с грудиной, а через нес и ребра — с позвоночником. Передняя

конечность только в деталях отличается от исходной схемы (табл. XVI, рис. 125). Тазовый пояс устроен типично. В задней конечности четыре проксимальных элемента предплюсны сливаются в одну крупную таранную кость, связанную с костями голени. В дистальном отделе остаются только две косточки, связанные с костями плюсны (табл. XVI, рис. 126), т. е. образуется *межпредплюсневое (интертарзальное) сочленение*. В коленном суставе появляется особая, образованная из сухожилий кость — *чашечка*.

У птиц плечевой пояс связан с грудиной мощным коракоидом. Передняя конечность преобразована в *крыло*, в связи с чем в запястье остаются только две свободные косточки (результат слияния четырех проксимальных элементов), относительно малоподвижно связанные с костями предплечья. Подвижный сустав (*интеркарпальный*) расположен между ними и остальными косточками запястья, которые сливаются с костями пясти в единое образование — *пряжку (карпо-метакарпус)*. Остаются только три редуцированных пальца (табл. XVI, рис. 127).

Таз у птиц в связи с откладкой крупных яиц открытый, здесь отсутствует связь между лобковыми и седалищными костями двух сторон. Для придания прочности подвздошная кость каждой стороны сливается со сложным крестцом. В коленном суставе имеется коленная чашечка. Малая берцовая кость редуцирована, проксимальный ряд костей предплюсны сливается с большой берцовой. Остальные косточки предплюсны и плюсны образуют цевку, сочленение *интертарзальное* (табл. XVI, рис. 128).

Разнообразие строения конечностей млекопитающих обусловлено образом жизни. Связанные с этим преобразования можно свести к явлениям срастания отдельных элементов друг с другом, к различной степени редукции боковых пальцев и прогрессивному росту остальных. Пояс передних конечностей представлен только лопаткой, к которой в виде небольшого отростка прирастает коракоид (табл. XVI, рис. 129). Ключица присутствует не у всех групп. У слабо специализированных форм в кисти довольно полный набор косточек (табл. XVI, рис. 129). Тазовый пояс построен типично. В задней конечности (табл. XVI, рис. 130) особого развития достигают пяточная и таранная кости (другое название костей проксимального ряда предплюсны).

Скелет головы на первых стадиях эволюции позвоночных животных развивался двумя независимыми частями. *Осевой череп* — *нейрокраниум*, или *черепная коробка*, — появился как защита прогрессивно развивающегося головного мозга и органов чувств. *Висцеральный скелет*, или *спланхнокраниум*, развился в стенках переднего отдела пищеварительной трубки в связи с дифференцировкой здесь рта и ротовой полости, а также глотки, где расположены органы дыхания — жабры. Как правило, ротовая полость и глотка рассматриваются как общая *ротоглоточная полость*.

Как показывают данные эмбрионального развития, хрящевой *осевой череп* складывается из *хордального отдела* — развивающихся по бокам хорды *парахордалий*, сохраняющих в онтогенезе следы расчленения на отдельные сегменты, и *прехордального* — развивающихся впереди хорды самостоятельных *трабекул*. К этим первичным элементам прирастают защитные *капсулы органов слуха и обоняния*, тогда как капсула органа зрения остается самостоятельной, образуя склеру глазного яблока (табл. XVII, рис. 131).

Примерно на такой стадии находится открытая сверху черепная коробка круглоротых (табл. XVII, рис. 132).

У хрящевых рыб черепная коробка еще хрящевая, но уже закрытая сверху (табл. XVII, рис. 133) и может быть разделена на отделы: *затылочный*, *слуховой*, *глазничный*, *обонятельный* и *рострум*. Дальнейшее развитие черепа идет по пути его окостенения, причем это окостенение происходит в результате двух разных процессов. С одной стороны, отдельные костные образования возникают внутри хрящевого черепа. Это так называемые *замещающие* (синоним: *основные*, или *первичные*) кости. С другой стороны, черепная коробка усиливается *дермокранием* — панцирем из *покровных* (синоним: *кожные*, или *вторичные*) костей, возникающих из разросшихся чешуй. Подобные же покровные кости развиваются в ротовой полости, на дне черепа и на челюстях. У осетровых рыб хрящевой и покровный черепа существуют еще самостоятельно (табл. XVII, рис. 134 и 135).

У костных рыб кости дермокрания входят в состав черепной коробки, поэтому череп рыб имеет большое количество костей, которые, правда, могут быть приведены к простой схеме (табл. XVII, рис. 136). Из основных костей в затылочной области имеются четыре (*затылочные*), в ушной — пять (*ушные*), две-три в глазни-

чной (*клиновидные*) и три в обонятельной (*этомидные*). Крыша представлена тремя парными покровными костями (*носовые*, *лобные*, *теменные*), дно подстилают две покровные кости (*сошник* и *парасфеноид*).

У современных амфибий череп значительно упрощен за счет малого количества окостенений и значительных остатков хрящевых областей. У ископаемых форм черепная коробка была мала, и сплошной дермокранием своими боковыми частями далеко выступал за ее пределы (табл. XVIII, рис. 137). В состав этого мощного образования, помимо перечисленных выше, входило много других покровных костей: скуловая, квадратноскуловая, чешуйчатая, заглазничная, предглазничная, слезная, заднетеменная, предлобная, заднелобная, межвисочная. Сходным типом черепа, называемым *стегальным*, обладали и древнейшие рептилии — котилозавры. Такой череп, имеющий только отверстия для ноздрей, глаз и теменного органа, а сзади небольшую *ушную вырезку*, относится к *анапсидному*, т.е. *бездужному* типу (табл. XVIII, рис. 138, а). В дальнейшем, в связи с облегчением черепа и необходимостью помещения мускулатуры челюстного аппарата, боковые части крыши черепа у амниот претерпевают *редукцию* за счет появления в них отверстий — *височных ям*, между которыми остаются костные мостики — *скуловые (височные) дуги*. Эта редукция шла несколькими путями. В первую очередь облегчение могло идти за счет увеличения вырезки заднего края. Из современных форм таким типом черепа (в принципе анапсидным) обладают черепахи (табл. XVIII, рис. 140). *Дипапсидный* тип черепа характеризуется наличием двух височных ям (боковой и верхней) и двух скуловых дуг (табл. XVIII, рис. 138, б). Нижняя скуловая дуга состоит из скуловой и квадратноскуловой костей, верхняя — из заглазничной и чешуйчатой. *Синапсидный* тип черепа (табл. XVIII, рис. 138, в) отличается наличием только одной височной ямы и одной скуловой дуги, в состав которой входят скуловая и чешуйчатая кости. В несколько измененном виде такой тип черепа из современных форм сохраняется у млекопитающих (табл. XVIII, рис. 141).

У современных пресмыкающихся и птиц редукция крыши черепа проходила разными путями. У гаттерии и крокодилов сохранились обе височные дуги (табл. XVIII, рис. 139 и 142), у некоторых ящериц (варан) — только верхняя (табл. XVIII, рис. 143), у птиц — только нижняя

дуга (табл. XVIII, рис. 145), у змей и некоторых ящериц редуцировались обе дуги (табл. XVIII, рис. 144).

Кроме того, для птиц, как и для млекопитающих, характерно значительное развитие черепной коробки в связи с крупными размерами головного мозга. У птиц передняя часть черепа превращена в клюв. У млекопитающих этот отдел довольно велик в связи с развитием мощных челюстей с дифференцированной зубной системой и этмоидной области, где помещается сложно устроенный орган обоняния.

Как уже указывалось, у рыб черепная коробка соединяется с позвоночником неподвижно. Наземные позвоночные обладают подвижным сочленением черепа с первым шейным позвонком с помощью специальных выростов на черепе — *затылочных мыщелков*. У амфибий они парные и образованы боковыми затылочными костями. У рептилий и птиц *мышцелок* непарный. В его состав входит, кроме боковых затылочных, и основная затылочная кость. Парные мыщелки млекопитающих, вероятно, происходят из непарного мыщелка рептилий.

Висцеральный череп (скелет) первоначально развивается как образование, поддерживающее переднюю часть пищеварительной трубки. У ланцетника череп отсутствует, но имеются опорные соединительнотканые элементы, лежащие в межжаберных перегородках и поддерживающие глотку в расправленном состоянии, что необходимо при пассивном способе питания. С активизацией функций питания и дыхания и разделением передней части пищеварительной трубки на ротовую полость и глотку специализировался и висцеральный скелет: передняя часть — в захватывании пищи, задняя — в дыхании.

У современных круглоротых жаберная часть висцерального скелета состоит из еще нерасчлененных жаберных дужек, связанных продольными *комиссурами*. В передней части в связи с паразитическим образом жизни образовалось значительное количество хрящей, связанных со сложным присасывательным аппаратом. Это кольцевой хрящ, поддерживающий предротовую воронку, хрящи стенок ротовой полости и языка (табл. XVII, рис. 132).

У хрящевых рыб каждая *висцеральная дуга* расчленяется на четыре отдела, что обеспечивает их подвижность (табл. XVII, рис. 133). Пять задних дуг связаны с органами дыхания — жабрами, а четыре передних, каждая из которых

состоит только из двух центральных смежных элементов, связаны с захватом пищи. Две первые, сильно редуцированные, представлены губными хрящами. Третья — *челюстная дуга* — превращается в челюстной аппарат (первичные челюсти), состоящий из хрящевых верхней (*нёбно-квадратный хрящ*) и нижней (*меккелев хрящ*) челюстей. Четвертая дуга — *подъязычная*, или *гиоидная* (*гиомандибуляре* и *гиоид*), как правило, участвует в причленении челюстей к черепной коробке, однако роль ее в этом сочленении различна. Так, при *амфистилии* верхняя челюсть, кроме сочленения через гиомандибуляре, крепится к черепу еще в двух местах (древние акулы и костные ганоиды) (табл. XIX, рис. 146, а, б). При *гиостилии* единственное сочленение идет через гиомандибуляре — подвесок (высшие акулы и большинство костных рыб) (табл. XIX, рис. 146, в и 147, а, б). Наконец, при *аутостилии* нёбно-квадратный хрящ срастается с черепом (табл. XIX, рис. 146, г и 147, в). В связи с особенностями питания аутостилия имеется и у рыб (химеры, двоякодышащие), но по-настоящему характерной она является только для наземных позвоночных.

Висцеральный скелет у костных рыб усложнен за счет замещающих и покровных окостенений (табл. XVII, рис. 136 и табл. XIX, рис. 147, б). Это, прежде всего, *первичная верхняя челюсть*, образованная на месте нёбно-квадратного хряща окостенениями, возникающими в нем и на нем: смешанная нёбная кость, замещающие квадратная и задняя крыловидная и покровные наружная и внутренняя крыловидные. *Вторичная верхняя челюсть* состоит из покровных верхнечелюстной и предчелюстной костей. И, наконец, единая *нижняя челюсть*, в которой покровные зубная и угловая кости налегают на замещающую сочленовную. Сочленение верхней и нижней челюсти идет, как и у акул, через квадратную и сочленовную (окостеневший меккелев хрящ) кости. Связь с черепной коробкой осуществляется через гиомандибуляре.

У наземных позвоночных жаберные дуги редуцируются, превращаясь в подъязычный аппарат. Набор костей в верхней и нижней челюстях значителен, но причленение нижней челюсти идет только через квадратную кость. Потерявшая функцию подвеска *гиомандибуляре* переходит в среднее ухо в качестве слуховой косточки и носит здесь название *стремечка*.

(табл. XIX, рис. 147, в). У млекопитающих в нижней челюсти остается одна покровная зубная кость, которая сочленяется непосредственно с отростком чешуйчатой кости, в результате чего *квадратная кость* верхней челюсти превращается в слуховую косточку — *наковальню*, а *сочленовная кость* нижней челюсти — в *молоточек* (табл. XIX, рис. 147, е).

Глава 3

МУСКУЛАТУРА

Каждое мышечное волокно связано с определенным нервным волокном и образует вместе с ним единую физиологическую единицу. Таким образом, целая мышца неразрывно связана с определенным нервом. Усиление мышцы ведет к усилению нерва, редукция — к редукции. Зная иннервацию мускула, можно легко определить его гомологию в разных группах животных, даже если мускул меняет свою форму и положение.

Мускулатуру позвоночных делят на *соматическую* и *висцеральную* (табл. XIX, рис. 148).

Соматическая мускулатура всегда *поперечно-полосатая*, произвольная и иннервируется в туловище двигательными (брюшными) корешками спинномозговых нервов и двигательными компонентами черепно-мозговых нервов. Развивается она из миотома (табл. X, рис. 71). Это в первую очередь мускулатура туловища.

Висцеральная мускулатура первично *гладкая* (но может изменяться в поперечно-полосатую), непроизвольная и иннервируется либо двигательными волокнами спинномозговых нервов, либо смешанными головными нервами. В первую очередь висцеральная мускулатура связана с пищеварительной трубкой и развивается за счет боковой пластинки (табл. X, рис. 71). Кроме того, висцеральная мускулатура лежит в коже и тогда развивается за счет элементов кожного листка миотома (дерматома). Мускулатура кровеносных сосудов и сердца развивается за счет мезенхимы боковых пластинок.

Особого развития и дифференциации висцеральная мускулатура достигает в области ротовой полости и глотки (табл. XIX, рис. 148), где она становится поперечно-полосатой. Первоначально она представляет собой *общий*

жаберный сжиматель, который в области подъязычной и челюстной дуги дифференцируется на отдельные мышцы. В области челюстей выделяется мощный мускул, приводящий нижнюю челюсть в движение. Начиная с земноводных, он распадается на *жевательную* и *височную* мышцы. Задняя часть общего сжимателя, уже у рыб связанная с плечевым поясом, выделяется в *трапецевидную* мышцу, которая у наземных позвоночных полностью теряет связь с висцеральным скелетом. У млекопитающих она иннервируется особым нервом и, отходя от черепа, шейного и грудного отделов позвоночника, прикрепляется к лопатке, ключице и даже груди. Мышцы собственно жаберного аппарата у наземных позвоночных редуцируются, частично сохраняясь в виде мускулатуры подъязычного аппарата, глотки и гортани.

Соматическая мускулатура лежит не только в туловищной области, но двумя полосами по спинной и брюшной стороне переходит в голову. В частности, глазные мышцы имеют соматическое происхождение. Брюшная часть соматической мускулатуры у рыб связывает плечевой пояс с висцеральными дугами. У наземных позвоночных эти мышцы остаются связанными с плечевым поясом и подъязычным аппаратом. Часть из них обособляется в мускулатуру, втягивающую и вытягивающую язык. В туловищной части у водных позвоночных соматическая мускулатура еще сохраняет сегментарное строение и уже у акул делится продольной горизонтальной перегородкой на спинную и брюшную. В плавниках образуются дорсальные (отводящие) и вентральные (приводящие) мышцы. В дальнейшем идет дифференцировка туловищной мускулатуры, особенно заметная у амниот в грудной области в связи с подвижностью грудной клетки. Начиная с амфибий, идет процесс срастания отдельных миотомов друг с другом, так что туловищная мускулатура теряет сегментарное строение. Значительной дифференцировки достигает и мускулатура конечностей наземных позвоночных, состоящая из мускулатуры поясов и мускулатуры свободной конечности. Поскольку плечевой пояс у наземных позвоночных непосредственно не связан с позвоночником, из туловищной мускулатуры выделяется группа мышц (вторичная мускулатура плечевого пояса), усиливающая эту связь. У млекопитающих появляется мускульная грудобрюшная преграда — диафрагма.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система позвоночных разделяется на *центральную нервную систему*, куда входят *спинной и головной мозг, периферическую*, состоящую из многочисленных нервов, отходящих от центральной нервной системы, и *автономную*. Последняя делится на *парасимпатическую* и *симпатическую*. Симпатическая нервная система представлена двумя большими нервами, которые тянутся по бокам позвоночника и имеют многочисленные нервные узлы.

Центральная нервная система развивается из эктодермы, в спинной области которой сначала обособляется *нервная пластинка* (табл. XX, рис. 149, а). Она погружается вглубь и сворачивается в трубку (табл. XX, рис. 149, г), отшнуровываясь от эктодермы. Таким образом возникает характерная для хордовых *трубчатая нервная система* с полостью — *невроцелем*. У зародышей *нервная трубка* спереди сообщается с внешней средой отверстием — *невропором*, а сзади — с кишечником с помощью *нервно-кишечного канала* (табл. XX, рис. 151).

У ланцетника центральная нервная система имеет вид трубки, которая на большей части своего протяжения сохраняет сверху щель — след замыкания (табл. XX, рис. 150).

Вид трубки с узкой внутренней полостью — *невроцелем* — имеет спинной мозг всех позвоночных животных. Внутренние части его представлены серым мозговым веществом, а наружные — белым. Первое состоит из нервных клеток и безмякотных нервных волокон, второе — из одних мякотных нервных отростков (табл. XX, рис. 152). У позвоночных развивается головной мозг из пяти отделов. На ранних стадиях эмбрионального развития головной мозг имеет вид трех расположенных друг за другом вздутий нервной трубки: *передний, средний и задний мозговые пузыри* (табл. XX, рис. 153, а). Вскоре передний пузырь поперечной перетяжкой разделяется на два: собственно передний мозг и промежуточный мозг. Первый продольной бороздой делится на правую и левую половины. Передняя часть крыши заднего мозгового пузыря образует выпячивание — *мозжечок* (табл. XX, рис. 153, б). Таким образом возникают *пять отделов головного мозга* (табл. XX, рис. 153, в), так или иначе связанных с высшими органами чувств. Это *передний* мозг,

состоящий из двух *полушарий* (орган обоняния), *промежуточный, средний* (зрение), *продолговатый мозг* (статоакустические органы и органы боковой линии) и *мозжечок* (табл. XX, рис. 154). Полость мозга соответственно дифференцируется на *желудочки*. Два боковых являются полостями полушарий, третий — полостью промежуточного мозга. Мозговой (*сильвиев*) *водопровод* представляет собой узкую внутреннюю щель в среднем мозге, четвертый, открытый сверху, почему и называется также *ромбовидной ямкой*, принадлежит продолговатому мозгу. С передним мозгом связаны обонятельные луковицы. С крышей промежуточного мозга с помощью ножек связаны парietальный и pineальный (*эпифиз*) органы, а с его дном — перекрест зрительных нервов и лежащая позади него воронка с примыкающей к ней нижней мозговой железой — *гипофизом* (табл. XX, рис. 153, в). Крыша среднего мозга имеет два боковых вздутия — зрительные доли. От головного мозга отходят 10–12 пар черепно-мозговых нервов.

У ланцетника, в связи с отсутствием специализированных органов чувств, головной мозг не дифференцируется. Некоторые авторы считают, что имеющееся на переднем конце спинного мозга небольшое расширение с полостью внутри соответствует переднему мозговому пузырю.

Современные круглоротые, как и их предки, — бесчелюстные, отличаются примитивным головным мозгом. Все его отделы лежат в одной плоскости и не налегают друг на друга. Передний мозг представлен крупными *обонятельными долями*. Они имеют внутри полость и слабо отграничены от небольших полушарий. Крыша промежуточного мозга в средней части еще чисто эпителиальная. На крыше хорошо видны два выроста — *габенулярные ганглии*, связанные ножками с *теменными органами*: парietальным и pineальным. Последний, судя по его строению и расположению под прозрачным участком кожи, несет светочувствительную функцию. На дне промежуточного мозга, как и у всех позвоночных, располагается крупная *воронка*, к которой прилегает нижняя мозговая железа — *гипофиз*. Крыша среднего мозга частично также остается эпителиальной. Мозжечок зачаточен и представлен передней стенкой ромбовидной ямки.

У хрящевых рыб (табл. XXI, рис. 155, а) передний мозг хорошо развит. Крыша его состоит из нервной ткани, хотя в средней части мозга

верхняя стенка может оставаться перепончатой. Передний мозг только внешне разделен на два полушария. Желудочек у них общий. Обонятельные доли хорошо развиты. Обонятельные луковицы могут прилегать к переднему мозгу, но могут быть вынесены далеко вперед, непосредственно к ноздрям. Тогда луковицы соединены с обонятельными долями полым внутри выростом переднего мозга — *обонятельным трактом*. От крыши промежуточного мозга отходит тонкий стебелек, на котором сидит верхняя мозговая железа — эпифиз. На нижней стороне промежуточного мозга хорошо развиты нижние доли и сосудистый мешок, к которому прилегает гипофиз. Средний мозг разделен на два полушария — зрительные доли. Мозжечок развит очень сильно, так, что прикрывает часть продолговатого и часть среднего мозга.

Головной мозг многочисленных костных рыб устроен разнообразно. Так, у кистеперых, многоперов и двоякодышащих рыб полушария переднего мозга хорошо развиты. У последних каждое полушарие имеет собственную полость — первый и второй желудочки, а стенки полушарий состоят из нервной ткани. Мозжечок у них, наоборот, развит слабо.

У костистых рыб (табл. XXI, рис. 155, б) бросаются в глаза относительно небольшие размеры головного мозга. Передний мозг также невелик. Основная масса его нервной вещества сосредоточена в лежащих на его брюшной стороне *полосатых телах*, тогда как крыша остается полностью эпителиальной. Промежуточный мозг имеет большие нижние доли и относительно крупный сосудистый мешок с прилежащим к нему гипофизом. Вырост крыши соответствует эпифизу. Средний мозг с его долями является самым крупным отделом мозга. Хорошо развитый мозжечок прикрывает переднюю часть продолговатого мозга. Мозжечок значительно увеличен за счет развития переднего *мозгового паруса*, который образует *клапан мозжечка*, вдающийся в полость среднего мозга.

Утолщения боковых стенок продолговатого *мозга* (особенно у карповых и сомовых) являются висцеральными долями, где лежат центры *VIII нерва*, связанного, в частности, с расположенными у рыб по всему телу органами химического чувства (*вкуса*).

У амфибий (табл. XXI, рис. 155, в) передний *мозг* продольной щелью разделен на два полушария, каждое из которых имеет самостоятельный желудочек. Не только дно боковых желу-

дочков, но их стенки и крыша состоят из нервной ткани, т.е. у земноводных появляется уже настоящий *мозговой свод* — *архипаллиум*. В архипаллиуме находятся не только обонятельные центры, но и центры координации других функций. Обонятельные луковицы слабо отграничены от переднего мозга. Промежуточный мозг имеет хорошо развитую воронку, но *сосудистый мешок редуцирован*. Сидящий на тонкой ножке эпифиз, вероятно, несет и светочувствительную функцию. Средний мозг хорошо развит, тогда как мозжечок развит очень слабо и представлен небольшим валиком на переднем крае ромбовидной ямки.

Передний мозг рептилий (табл. XXI, рис. 155, г) имеет хорошо развитые и отграниченные друг от друга полушария. Их особенностью является то, что нервные клетки располагаются в поверхностном, а не в глубоком слое *нервного вещества*, образуя пока еще тонкую, но уже настоящую *кору полушарий переднего мозга*. Основная масса переднего мозга все еще представлена полосатыми телами. Промежуточный мозг относительно небольшой. С его крышей связаны два образования: верхняя мозговая железа — эпифиз, и хорошо развитый у многих рептилий парietальный или теменной орган. У ящериц он имеет глазоподобное строение. Его верхняя стенка образует прозрачное утолщение в виде линзы, выполняющей роль хрусталика. Нижняя стенка похожа на сетчатку глаза. Этот орган несет светочувствительную функцию, отчего и получил название теменного глаза. *Теменной глаз* лежит в специальном отверстии на крыше черепа под прозрачным участком кожи. Средний мозг, как и мозжечок, развит, как правило, хорошо.

У птиц (табл. XXI, рис. 155, д) передний мозг достигает значительных размеров. Однако это связано не столько с развитием коры больших полушарий, сколько с необычайно сильным развитием полосатых тел. Обонятельные доли малы, так как орган обоняния развит слабо. Промежуточный мозг невелик. Эпифиз не выходит за пределы мозга. Громадного развития достигают зрительные доли среднего мозга. Они как бы вытеснены на бока мозга сильно разросшимися полушариями переднего мозга и мозжечком, который очень велик и имеет сложное строение. Крупная средняя часть — *червячок* — несет глубоко вдающиеся борозды, что увеличивает поверхность мозжечка. По бокам от червячка лежат небольшие выступы.

Увеличение объемов среднего мозга связывают с прогрессивным развитием зрения у птиц, а мозжечка — с необходимостью тончайшей координации движений при полете. Продолговатый мозг почти полностью прикрыт задним отделом мозжечка.

Мозг млекопитающих (табл. XXI, рис. 155, е) характеризуется мощным развитием полушарий, в крыше которых развиваются новые мозговые центры — кора полушарий, состоящая из серого вещества и образующая вторичный мозговой свод — *неопаллиум*. В коре полушарий располагаются новые чувствующие и двигательные мозговые центры высшей нервной деятельности, которые, помимо мозговых центров в стволовой части головного мозга, обеспечивают координацию чувственных восприятий с рефлекторными актами. Увеличение объема коры ведет к появлению складчатости на поверхности мозга, т.е. борозд и лежащих между ними извилин. Кроме того, у подавляющего большинства млекопитающих (кроме китообразных, приматов и человека) остаются хорошо развитыми лежащие в дне переднего мозга обонятельные центры. Крупные луковицы непосредственно прилегают к переднему мозгу. Эпифиз промежуточного мозга представляет собой небольшой железистый орган. Гипофиз также невелик. Зрительные доли небольшого среднего мозга подразделяются поперечной бороздой на четыре бугра, образующих *четверохолмие*. Передние бугры — зрительные, задние — слуховые. Мозжечок достигает значительных размеров кроме средней части — червячка, соответствующего мозжечку других наземных позвоночных. Мозжечок имеет еще парные образования — *полушария мозжечка*, на которых сбоку и снизу могут сидеть небольшие придатки (флоккули). Оба полушария мозжечка связаны между собой мощной комиссурой поперечных волокон (*варолиев мост*), лежащей в нижней стенке заднего мозга. По бокам крыши четвертого желудочка обособляются продольные пучки волокон — веревочные тела.

Периферическая нервная система представлена в туловищном отделе спинномозговыми нервами. *Спинной корешок* нерва (чувствующий) содержит чувствующие волокна (компоненты), идущие от всех частей тела (соматические чувствующие), чувствующие и двигательные волокна от внутренних органов (висцеральные чувствующие и висцеральные двигательные) (табл. XXII, рис. 156). У млекопитающих

висцеральные двигательные компоненты выходят только через брюшной корешок, так что спинной корешок становится чисто чувствующим. Спинной корешок у своего основания образует *ганглий*, где лежат тела чувствующих нервных клеток, периферические отростки которых идут от иннервируемого органа, а аксоны — в спинной мозг. *Брюшной корешок* (двигательный) содержит аксоны клеток, идущие к иннервируемому органу. Тела этих клеток располагаются в сером веществе спинного мозга (табл. XXII, рис. 156).

У всех хордовых животных спинномозговые нервы сохраняют по сегментному отхождению, но у ланцетника спинные и брюшные корешки несколько сдвинуты друг относительно друга. У миног такое расположение наблюдается у личинок, а у взрослых оба корешка отходят в одной плоскости. У ланцетника и миног спинной и брюшной корешки не сливаются друг с другом, у остальных позвоночных они объединяются, обмениваются волокнами и затем разделяются на три ветви: спинную, брюшную и соединительную. Последняя идет к узлам симпатической нервной системы (табл. XXII, рис. 156). У низших водных позвоночных с их четко сегментированной мускулатурой все спинномозговые нервы развиты примерно одинаково. В связи с усилением и усложнением парных конечностей наземных позвоночных усиливаются и иннервирующие их нервы. Они, как правило, образуют *сплетения* — *плечевое* и *пояснично-крестцовое*. В этих областях утолщается и спинной мозг. Так, у двуногих динозавров утолщение спинного мозга в тазовой области превосходило по объему головной мозг.

У позвоночных имеется 12 пар *черепно-мозговых нервов*, которые связаны с определенными отделами головного мозга (табл. XXII, рис. 158). Нумерация их взята из анатомии человека и поэтому не всегда соответствует последовательности их отхождения у других позвоночных. У низших позвоночных последние нервы могут отходить еще от спинного мозга, т.е. за пределами черепа. Принято головные нервы обозначать римскими цифрами.

I. *Обонятельный* (nervus olfactorius). Отходит от переднего мозга.

II. *Зрительный* (n. opticus). Отходит от промежуточного мозга.

III. *Глазодвигательный* (n. oculomotorius). Отходит от среднего мозга.

IV. Блоковый (n. trochlearis). Отходит также от среднего мозга.

V. Тройничный (n. trigeminus). Этот нерв, так же как и все последующие, отходит от продолговатого мозга.

VI. Отводящий (n. abducens).

VII. Лицевой (n. facialis).

VIII. Слуховой (n. acusticus).

IX. Языкоглоточный (n. glossopharyngeus).

X. Блуждающий (n. vagus).

XI. Добавочный (n. accessorius). Как самостоятельный нерв выделяется только у млекопитающих.

XII. Подъязычный (n. hypoglossus).

Считается, что головные нервы первоначально располагались сегментарно и соответствовали передним спинномозговым нервам. Одни — спинным корешкам и поэтому имеют ганглии, другие — брюшным корешкам. В соответствии с этим головные нервы можно разделить на три группы. I, II и VIII нервы неомологичны спинномозговым нервам. Ко второй группе относятся нервы, соответствующие двигательным брюшным корешкам: III, IV, VI, XII, к третьей — соответствующие по функции спинным корешкам — V, VII, IX, X.

I — обонятельный нерв — у позвоночных имеет двойную природу. Как правило, он образован отростками специализированных чувствующих обонятельных клеток, которые тянутся к обонятельной луковице (табл. XXII, рис. 157), где происходит переключение на второй нейрон. Если обонятельная луковица далеко отстоит от обонятельной капсулы (костистые рыбы), то тяж можно считать обонятельным нервом, если луковица за счет выроста головного мозга приближается к капсуле, то тяж следует считать трактом (хрящевые рыбы).

II — зрительный нерв — представляет собой пучок волокон от сетчатки глаза, которая развивается как часть головного мозга; поэтому этот нерв, по сути дела, представляет собой тракт.

III — глазодвигательный нерв — соматически двигательный, соответствует брюшному корешку. Он отходит от брюшной поверхности среднего мозга и иннервирует четыре мышцы из шести, двигающих глаз (кроме верхней косой и задней прямой мышц). Имеющийся на нем ресничный ганглий относится к автономной нервной системе.

IV — блоковый нерв — отходит от мозга на границе между средним мозгом и мозжечком, иннервирует верхнюю косую мышцу глаза.

VI — отводящий нерв — двигательный. Иннервирует заднюю прямую мышцу глаза.

V — тройничный нерв — состоит из двух частей V_1 и V_2 . В эмбриональном развитии V_1 обнаруживает связь с III нервом, а V_2 — с IV. V_1 , или глубокий глазничный нерв, соматически чувствующий, имеет собственный глубокий ганглий и иннервирует кожу передней части головы. У большинства позвоночных он в начале слит с V_2 ветвью. V_2 — собственно тройничный нерв — обладает собственным терминальным ганглием и распадается на три ветви: поверхностную глазничную, иннервирующую верхнюю часть головы, верхнечелюстную и нижнечелюстную, т.е. является нервом челюстной дуги.

VII — лицевой нерв — имеет также двойственную природу, на что указывает и двойственность его ганглиев, так что у водных позвоночных следует различать нерв боковой линии и собственно лицевой нерв.

Нерв боковой линии — чувствующий. Он иннервирует каналы боковой линии и имеет несколько ветвей. Поверхностная глазничная ветвь идет вместе с одноименной ветвью пятого нерва и иннервирует надглазничный канал боковой линии. Волокна щечной ветви идут вместе с волокнами верхнечелюстной ветви пятого нерва и иннервируют подглазничный канал. Наружный нижнечелюстной нерв идет вместе с волокнами подъязычно-челюстной ветви — второй части седьмого нерва, а затем переходит на нижнюю челюсть и иннервирует нижнечелюстной канал. Наконец, боковая ветвь, имеющая собственный ганглий, выходит из черепной коробки вместе с блуждающим, но затем отделяется от него и иннервирует каналы органа боковой линии на теле.

Собственно лицевой нерв с лицевым или коленчатым ганглием служит нервом подъязычной дуги, которая, как говорилось выше, является измененной жаберной дугой. Поскольку любой *жаберный нерв* имеет, как правило, три ветви — *глоточную*, *преджаберную* (проходит перед жаберным отверстием) и *зажаберную* (проходит позади жаберного отверстия) (табл. XXII, рис. 159), мы находим эти ветви и в седьмом нерве. Глоточной ветви соответствует нёбная, от которой отходит небольшая, идущая перед брызгальцем, преджаберная ветвь, а зажаберная ветвь называется здесь подъязычно-челюстным нервом, который проходит по подъязычной дуге.

VIII — слуховой нерв — представляет собой обособившуюся часть чувствующего отдела лицевого нерва (системы бокового нерва). Он имеет собственный ганглий и иннервирует внутреннее ухо.

IX — языкоглоточный нерв — отходит от мозга несколькими корешками, имеет собственный каменистый ганглий, является нервом первой жаберной щели и соответственно распадается на три ветви — глоточную, преджаберную и зажаберную.

X — блуждающий нерв — имеет собственный ганглий и у водных форм является сложным нервом. Сначала он распадается на две ветви: ветвь боковой линии (см. VII нерв) и жаберно-внутренностную. Последняя тянется назад и по своему ходу отдает веточки к жаберным щелям, каждая из которых делится на три ветви: глоточную, преджаберную и зажаберную. После отхождения последней жаберной ветви нерв превращается в чисто внутренностный и идет к внутренним органам, которые и иннервирует.

XI — добавочный нерв — в виде самостоятельного нерва имеется только у млекопитающих (табл. XXII, рис. 160), но может быть дифференцирован и у амниот. Это ветвь X нерва, первоначально иннервирующая висцеральную трапециевидную мышцу, а затем ее производные.

XII — подъязычный нерв — является типичным головным нервом только у амниот. Особого развития он достигает у млекопитающих, у которых он иннервирует подъязычную мускулатуру и мускулатуру языка. У низших позвоночных он представлен первым и вторым спинномозговыми нервами.

Безусловно, что имеются значительные отклонения от вышеприведенной схемы, особенно у наземных позвоночных, у которых редуцируются ветви лицевого нерва, связанные с органами боковой линии, а также ветви блуждающего нерва, обслуживающие жаберный аппарат (табл. XXII, рис. 160).

Автономная нервная система (вегетативная) делится на *парасимпатическую* и *симпатическую* (табл. XXIII, рис. 161). Обе системы являются произвольными, т.е. не подчиняются волевым усилиям и регулируют деятельность внутренних органов. Волокна парасимпатической системы входят в состав некоторых головных и крестцовых нервов. Волокна симпатической системы выходят в составе брюшных корешков шейной и туловищной области спин-

ного мозга, дают затем особую соединительную ветвь (табл. XXII, рис. 156), идущую к цепочке ганглиев, лежащей вдоль позвоночного столба. Часть волокон связывает эти ганглии в цепочку и продолжается от них вперед и назад. Другие переключаются в ганглиях на следующие нейроны, которые или непосредственно подходят к иннервируемым органам, или проходят через крупные узлы и сплетения, такие как солнечное, передний брыжеечный узел и т. д.

Глава 5

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Воспринимающие клетки органов чувств могут быть двух типов. *Первичночувствующие клетки* являются первично лежащими на поверхности эпителия нервными клетками, которые сами воспринимают раздражение и сами передают его в центральную нервную систему. Если они отдаляются от иннервируемого органа, то отдают к нему периферические отростки. Такие первичночувствующие клетки характерны и для беспозвоночных животных. *Вторичночувствующие клетки* типичны только для позвоночных. Они только воспринимают раздражение. Отведение от них возбуждения осуществляется подходящими к ним отростками других нервных клеток.

Орган обоняния является высоко дифференцированным органом восприятия химического раздражения. Расположенные в обонятельном эпителии чувствующие клетки в наибольшей степени сохранили как положение, так и строение первичночувствующей клетки. Они имеют вытянутую форму с расширением в области ядра. Сами клетки расположены в один ряд, но поскольку ядра лежат на разном уровне, на разрезах эпителий кажется многорядным (табл. XXIV, рис. 162). На своем апикальном (наружном) конце чувствующие клетки несут жгутики и (или) микроворсинки, а от базальной части отходит аксон. Собираясь вместе, аксоны образуют обонятельный нерв, тянущийся к *обонятельной луковице*, где происходит переключение на второй нейрон. Если луковица приближена к обонятельной капсуле, то аксоны не образуют единого нерва, а входят в луковицу в виде многочисленных обонятельных нитей (хрящевые рыбы, млекопитающие). Обонятельные клетки поддерживаются располо-

женными в один слой опорными клетками, свободные поверхности которых также несут волосковидные выросты, а ядра образуют верхний ряд (табл. XXIV, рис. 162). Строение *обонятельного эпителия* практически не отличается у водных и наземных позвоночных. Различия заключаются лишь в том, что у водных он содержит многочисленные одноклеточные слизистые железы, а у наземных — погруженные под эпителий многоклеточные *боуменовы железы*. Кроме чувствующего эпителия, обонятельный орган выстлан однослойным *респираторным (мерцательным) эпителием*. У наземных позвоночных он несет реснички и имеет слизеобразующие одноклеточные колбовидные железы. Самая передняя часть носовой полости (преддверие) наземных позвоночных, как правило, выстлана переходящим с покровов многослойным ороговевающим эпителием.

Орган обоняния круглоротых, в противоположность другим классам позвоночных, представлен непарным *обонятельным мешком*, заключенным в хрящевую обонятельную капсулу. Вероятно, эта непарность вторична, поскольку обонятельные нервы парные. Боковые стенки мешка образуют складки, на средних частях которых располагаются участки обонятельного эпителия. Средняя складка увеличена, что делает мешок неполностью парным (табл. XXIV, рис. 163). Отверстием в своей передней части мешок сообщается с *питуитарным выростом*, открывающимся на поверхность непарной *ноздрей*. Обмен воды в органе происходит за счет изменения объема питуитарного выроста при дыхательных движениях. У миксин задний отдел выроста открывается в глотку (табл. XXIV, рис. 165).

У рыб органы обоняния представляют собой парные мешки, расположенные у хрящевых рыб на нижней поверхности рыла, а у остальных — на верхней поверхности головы. Дно мешка покрыто складками, в средних частях которых лежит обонятельный эпителий. Складки могут располагаться радиально или по сторонам продольной оси (табл. XXIV, рис. 164). Считается, что чувствительность органа повышается с увеличением поверхности обонятельного эпителия, что связано с увеличением количества складок. Так, у хорошо обоняющего угря их больше сотни, а у щуки они практически отсутствуют и эпителий сокращен до небольших участков в виде чувствующих почек. Единое отверстие мешка у хрящевых рыб

разделяется отходящей от его медиальной стороны складкой на два отверстия. У костных рыб эта перегородка костная, так что с каждой стороны имеется по две ноздри. Обмен воды происходит во время движения рыбы. Вода входит в переднее отверстие и выходит через заднее. У костных рыб этот процесс усиливается за счет появления различных выступов и выростов по краям ноздрей. Уже у двоякодышащих рыб образуются внутренние ноздри — *хоаны* — благодаря соединению обонятельного органа с ротовой полостью. Такое строение становится характерным для всех наземных позвоночных, у которых орган обоняния приобретает, кроме основной, дополнительную дыхательную функцию и разделяется на респираторную и обонятельную части. В первой различают преддверие, респираторную часть обонятельного мешка и носоглоточный проход (табл. XXIV, рис. 167). В респираторном отделе появляются респираторные раковины, в частности челюстная, играющая важную роль в фильтрации, увлажнении, а у теплокровных и в обогреве воздуха, поступающего в легкие. Обонятельный эпителий «уходит» из области прямого потока воздуха и располагается в задне-верхней части полости.

У амфибий обонятельная часть полости имеет гладкие стенки (табл. XXIV, рис. 166). Начиная с рептилий, идет увеличение поверхности этой части носовой полости за счет образования складок — обонятельных раковин. Поскольку у рептилий и птиц обоняние развито слабо, то этому соответствует и слабое развитие раковин. У млекопитающих орган обоняния является одним из ведущих в ориентации, отсюда и его сложное строение. Стоящая поперек и отделяющая *носовую полость* от черепной коробки часть этmoidной кости превращается в *решетчатую пластинку*, пронизанную многочисленными отверстиями для прохождения обонятельных нервов. Края решетчатой пластинки вырастают вперед, образуя как бы стенки стакана, дном которого является решетчатая пластинка. Внутри стакана от его стенок идут выросты — *обонятельные раковины*. Как правило, концы выростов закручиваются рулонообразно. Часть раковин почти достигает носовой перегородки, которая делит носовую полость на две симметричные части. Такие раковины называются внутренними, у млекопитающих их обычно четыре (табл. XXIV, рис. 168 и 169). Другая часть раковин располагается между ни-

ми и называется наружной (табл. XXIV, рис. 169).

Якобсонов, или вомероназальный, орган. Уже у акул рыб часть обонятельного мешка иннервируется особой ветвью обонятельного нерва и имеет самостоятельную луковицу. У амфибий якобсонов орган обособляется на латеральной стенке обонятельного мешка и постепенно перемещается к медиальной стороне (табл. XXIV, рис. 166). Особого развития вомероназальный орган достигает у рептилий, у которых это парное образование отшнуровывается от обонятельного мешка и открывается в ротовую полость самостоятельными отверстиями (табл. XXIV, рис. 167). Орган воспринимает пахучие вещества, приносимые сюда на кончике языка. У птиц, так же как и у некоторых рептилий, орган отсутствует. У млекопитающих он представлен двумя трубками, лежащими в основании носовой перегородки и так или иначе связанными с ротовой полостью через носовые отверстия. Внутренние стенки органа выстланы чувствующим эпителием, по строению сходным с обонятельным. Функция этого органа у млекопитающих еще недостаточно выяснена. У человека этот орган отсутствует.

Орган зрения. Боковые глаза позвоночных развиваются как полые выпячивания боковых стенок промежуточного мозга (табл. XXV, рис. 170), образующие *глазные пузыри*. Далее наружная стенка пузыря впячивается, полость пузыря сужается и образуется *глазной бокал* с двойной стенкой, соединенный с мозгом тонкой ножкой. После этого на уровне бокала от эктодермы отшнуровывается впячивание в виде пузырька. Затем этот пузырек уплотняется и образует *хрусталик*. Край глазного бокала обрастают хрусталик и превращаются в *радужную оболочку*. Внутренняя стенка глазного бокала дает начало *сетчатке*, а наружная — *пигментной оболочке*. Ножка бокала превращается в зрительный нерв. Вокруг глазного бокала из мезодермы образуются *сосудистая оболочка* и *склера*, передняя часть которой, срастаясь с покровами, приобретает прозрачность и превращается в *роговицу*.

Строение глаза всех позвоночных очень сходно (табл. XXV, рис. 171). Внутренний слой глазного бокала представлен сетчаткой, имеющей довольно сложное строение (табл. XXV, рис. 172). Ее светочувствительный слой состоит из *палочек* и *колбочек*, световоспринимающие концы которых обращены к пигментному

слою. Свет проходит через все слои сетчатки, прежде чем достигает рецепторного слоя (*инвертированные глаза*). На небольшом участке глаза эти слои истончаются, образуя область наилучшего зрения, во многих случаях она выделяется как вдавление сетчатки — *ямка*.

Колбочки по форме отличаются от палочек более вздутой световоспринимающей частью. Считается, что колбочки работают при сильном освещении (дневное зрение) (табл. XXV, рис. 173, а), а палочки — при слабом (ночное зрение) (табл. XXV, рис. 173, б). С колбочками связывают также развитие цветного зрения. Так, у многих позвоночных они содержат маслянистые капли обычно желтого цвета. У черепах имеются масляные шарики красного, оранжевого и желтого цвета. У птиц добавляются голубые и зеленые. Предполагается, что в цветном зрении они играют роль фильтров. У млекопитающих механизм цветного зрения другой и связан с различиями в пигментах.

Ядра чувствующих клеток образуют наружный ядерный слой. На проксимальном конце эти клетки несут разветвления, которые соединяются с дендритами биполярных клеток. Слой, где происходит соединение, называется наружным сетчатым, а содержащий биполярные клетки — внутренним зернистым (ядерным) слоем (табл. XXV, рис. 172). Биполярные клетки в области внутреннего сетчатого слоя синаптически связаны с дендритами крупных ганглиозных клеток, образующих ганглиозный слой (табл. XXV, рис. 172). Наконец, обращенный к полости глазного яблока слой содержит нервные волокна — аксоны ганглиозных клеток, которые, пройдя по сетчатке, в области *слепого пятна* собираются в зрительный нерв, выходящий на поверхность глазного яблока и идущий к головному мозгу. Такое строение сетчатки имеет в задней части глаза, где на нее проецируется изображение, создаваемое хрусталиком. В передней части она имеет несколько другое строение. Здесь различают *слепую зону*, которая тянется до ресничного тела, зону в области ресничного тела, создающую опору для него и, наконец, радужную часть, образующую внутреннюю поверхность радужины.

Снаружи сетчатку покрывает *пигментный эпителий* (табл. XXV, рис. 171), развивающийся из наружной стенки глазного бокала. Клетки этого слоя содержат много пигмента и вдаются между палочковыми и колбочковыми отростками клеток сетчатки. Палочки и колбочки мо-

гут перемещаться относительно пигментного эпителия таким образом, что при обилии света палочки погружаются в него (табл. XXV, рис. 173, а), а при недостатке — выходят (табл. XXV, рис. 173, б). Этот процесс осуществляется за счет сокращения внутреннего членика палочек (*миода*).

Кнаружи от сетчатки лежит *сосудистая оболочка глаза* (табл. XXV, рис. 171). Она богата снабжена кровеносными сосудами и в большинстве случаев сильно пигментирована. Эта оболочка является продолжением на глазном яблоке мягкой мозговой оболочки и служит для диффузного питания сетчатки. У многих рыб и млекопитающих она содержит небольшое количество поглощающего свет меланина, но богата отражающим свет гуанином. Этот слой отражает свет обратно на сетчатку и обуславливает свечение глаз в темноте.

На уровне хрусталика сосудистая оболочка, пигментный эпителий и однослойная сетчатка образуют кольцевой выступ — *ресничное тело* (табл. XXV, рис. 171), которое содержит массу меридианальных, радиальных и кольцевых мышечных волокон, образующих *ресничный мускул*. К его краю прикрепляется соединительнотканная капсула, одевающая хрусталик — *ресничная (циннова) связка*. Таким образом, мускул играет большую роль в аккомодации.

Впереди все три вышеназванные оболочки отходят от склеры и образуют радужину, ограничивающую своим свободным краем *зрачок* (табл. XXV, рис. 171). Лежащие в радужине концентрические мускулы сужают зрачок, а радиальные расширяют. Имеющийся в радужине пигмент определяет ее цвет.

Наружная оболочка глаза (склера) является производной твердой мозговой оболочки и образует защитную капсулу глаза, к которой крепятся глазные мышцы. Склера состоит из густо переплетенных коллагеновых и эластических волокон. В области ресничного тела склера может содержать кольцо из костных пластинок — *склеротик*. Количество их у разных представителей различно. Они имелись у древних кистеперых рыб и стегоцефалов. Из современных форм склеротики хорошо развиты у рептилий (кроме змей и крокодилов) и птиц. У современных амфибий и млекопитающих они отсутствуют. Перед хрусталиком склера образует прозрачную роговицу. У миног склера состоит только из роговицы, покрытой сверху прозрачной кожей, у остальных позвоночных этот участок кожи

входит в состав роговицы. Выпуклая форма роговицы позволяет ей выполнять роль линзы. У наземных позвоночных края кожи, окружающие глаз, образуют веки. У некоторых рептилий и, в первую очередь, у змей веки срастаются и становятся прозрачными, а между ними и роговицей остается полость. Хрусталик (табл. XXV, рис. 171) является важнейшей частью глаза. Он имеет форму линзы и создает изображение на сетчатке.

Полость глазного яблока разделяется на три части: лежащую между хрусталиком и роговицей, наполненную лимфой переднюю камеру глаза, также заполненную лимфой и расположенную между хрусталиком и радужиной заднюю камеру глаза и большую полость между хрусталиком и сетчаткой (табл. XXV, рис. 171). Эта полость заполнена прозрачным желеобразным веществом — стекловидным телом.

При сходстве общего строения глаза всех позвоночных отличия касаются в первую очередь формы хрусталика и способов аккомодации, т.е. установки фокуса зрительного изображения на сетчатке.

Глаз водных позвоночных имеет плоскую роговицу и шаровидный хрусталик. Так, у миног глаза настроены на близкое зрение. Их аккомодация осуществляется специальным мускулом, лежащим снаружи от глазного яблока. Сокращение мускула сжимает глазное яблоко, отодвигая назад роговицу, а вместе с ней и хрусталик. У хрящевых и некоторых костных рыб мускулы ресничного тела передвигают хрусталик вперед, настраивая глаз на близкое зрение. У остальных костных рыб существует особый мускул, связанный не с ресничным телом, а с особым выростом сосудистой оболочки — *серповидным отростком*. Мускул крепится к вентральной части хрусталика и оттягивает его внутрь. Сверху хрусталик подвешен на связке.

У амфибий мускулы ресничного тела перемещают хрусталик вперед, настраивая на близкое зрение.

У рептилий и птиц еще сохраняется способность к аккомодации на близкое зрение с помощью передвижения хрусталика, но уже появляется и другой способ — изменение кривизны хрусталика за счет действия мышц. У млекопитающих имеется только этот последний способ.

Особого внимания заслуживают дополнительные органы светоощущения, связанные с

крышей промежуточного мозга, — *париетальный* и *пинеальный* органы. У миноги они лежат под прозрачным слоем кожи и имеют вид двух пузырьков, расположенных друг под другом и связанных стебельками с ганглиями промежуточного мозга (табл. XXV, рис. 174). Оба пузырька имеют одинаковое строение. Проксимальная их часть является сетчаткой, а дистальная образует прозрачную оболочку — *пеллюциду* (*неинвертированные глаза*). У рептилий пеллюцида значительно утолщается и выполняет роль хрусталика.

В дальнейшем у всех челюстноротых пинеальный орган превращается в верхнюю мозговую железу — *эпифиз*. У костных рыб парие- тальный орган может сохраняться в отдельных случаях (амия, лососевые), но, как правило, он редуцируется. У амфибий парие- тальный орган также редуцируется, однако пинеальный состоит из двух частей. Например, у лягушки (табл. XXV, рис. 175) его дистальная часть имеет вид пузырька и лежит под свободным от пигмента участком кожи, тогда как базальная часть той же закладки превращается в эпифиз.

У большинства рептилий наряду с эпифизом хорошо выражен и парие- тальный орган, который несет светочувствительную функцию (табл. XXV, рис. 176). У гекконов, змей, черепах, птиц и млекопитающих парие- тальный орган отсутствует.

Основным воспринимающим элементом остальных органов чувств являются нервно-чув- ствующие клетки, расположенные в ганглиях вблизи центральной нервной системы (на спинных корешках и на основаниях чувствую- щих головных нервов). Простыми рецепторами являются свободные окончания перифериче- ских чувствующих нервных волокон в тканях. Во многих случаях свободные окончания обра- зуют сплетение, окружены общей соедини- тельнотканной капсулой. В этих случаях можно уже говорить об органах чувств.

Их строение у позвоночных очень разнообра- зно (табл. XXVI, рис. 177), о чем говорят уже их различные названия. Это инкапсулирован- ные *тельца Меркеля* («осязательные мениски»), *тельца Гербста* и *тельца Грандри* (также осяза- тельные), «*колбы Краузе*» (реагирующие на хо- лод) и т. д. Особым чувствующим комплексом являются осязательные волосы млекопитаю- щих — *вибриссы*. Каждый из органов, так же как и свободные нервные окончания, специализи- руется на восприятии определенных ощуше-

ний: давления, тепла, холода и т. д. Эти органы имеют эктодермальное происхождение и лишь вторично погружаются в глубь тела. В зависи- мости от их положения различают *внешние ре- цепторы* (*экстерорецепторы*) — чувствительные структуры кожи и специальных органов чувств, которые получают информацию из окружаю- щей среды; чувствительные окончания в мыш- цах — *рецепторы собственного тела* (*проприоре- цепторы*), которые обеспечивают ощущение положения тела и его движения; чувстви- тельные окончания во внутренних органах — *внут- ренние рецепторы* (*интерорецепторы*).

Органы боковой линии представляют собой специализированные кожные органы, воспри- нимающие колебания воды. Единичный орган возникает из эпидермального утолщения (*пла- коды*) и представляет собой чувствующий бугор- ок (*почку*), в котором имеются вторичночув- ствующие клетки, не достигающие до основания органа, и длинные опорные клетки, идущие че- рез весь орган (табл. XXVI, рис. 178). Чувствую- щая клетка несет на свободном конце жгутик, а ее основание оплетено конечными разветвле- ниями нервных волокон.

У миног и личинок амфибий такие почки чуть погружены в кожу и образуют ряды или линии, соответствующие *каналам боковой линии* рыб. У химер уже имеются настоящие каналы, открытые сверху и несколько расширенные в области чувствующих почек. У остальных хря- щевых рыб каналы погружены под кожу. У ко- стных рыб они могут проходить внутри костей черепа, что играет немаловажную роль для го- мологизации костей, так как покровные око- стения развиваются вокруг каналов. С внеш- ней средой каналы связаны трубочками, снару- жи открытыми или затянутыми тонкой пленкой.

Основная масса каналов располагается на голове (табл. XXVI, рис. 179). Главными среди них являются надглазничный, подглазничный и подъязычно-челюстной. В зависимости от образа жизни каналы у некоторых видов могут иметь дополнительные ветви. На туловище, кроме основного канала, проходящего по сред- ней линии боковой поверхности тела с каждой стороны, могут быть еще два. Один проходит вдоль основания спинных плавников, другой — по брюшной стороне. Так, в три ряда распо- ложены чувствующие почки у аксолотля, в два — у миноги, три или два канала могут иметь ко- стистые рыбы. У некоторых рыб боковая линия на теле может отсутствовать.

Органы боковой линии воспринимают легкие колебания воды, благодаря чему животное может ощущать не только скорость и направление течения и положение предметов, возбуждающих отраженные токи воды, но и движение собственного тела. У наземных позвоночных органы боковой линии редуцируются.

По принципу органов боковой линии устроены *лоринциевы ампулы* хрящевых рыб, где чувствующие почки лежат во вздутых слепых концах трубок, наружные отверстия которых концентрируются на определенных полях, лежащих на верхней и нижней сторонах рыла, а также на нижней челюсти. Ампулам приписывают самые различные функции, вплоть до восприятия электромагнитных колебаний.

Орган слуха в ряду позвоночных представлен тремя образованиями: свойственным всем позвоночным *внутренним ухом*, появляющимся у наземных позвоночных *средним ухом* и, наконец, хорошо развитым у млекопитающих *наружным ухом*. У водных позвоночных трудно говорить об органе слуха и правильнее говорить о внутреннем ухе как об *органе равновесия*.

Как показывает эмбриональное развитие (табл. XXVI, рис. 180), зачаток органа слуха гомологичен по своему происхождению органам боковой линии, а также органам, воспринимающим механическое раздражение. Зачаток внутреннего уха развивается из утолщения эктодермы (боковой плакоды) в задней части головы. Погружаясь вглубь, он превращается в слуховую ямку, а затем и в пузырек, который, как правило, отшнуровывается от эпидермиса, а затем путем выпячиваний и вдавлений, а также сращения стенок в определенных местах и образования здесь отверстий появляются все части *внутреннего уха* (табл. XXVI, рис. 180). В схеме у позвоночных оно выглядит следующим образом (табл. XXVI, рис. 181). Общий мешочек, носящий название преддверия, перетяжкой делится на верхнюю часть — *овальный мешочек*, и нижнюю — *круглый мешочек*. От овального мешочка отходят три расположенных во взаимно перпендикулярных плоскостях *полукружных канала*. Два вертикальных имеют общую ножку. Каждый канал несет на одном конце расширение — *ампулу*. У наземных позвоночных от круглого мешочка отходит полый вырост, который у млекопитающих превращается в сложно закрученную *улитку*. Чувствующие почки расположены не по всей поверхности внутреннего уха, а сосредоточены пятнами в

определенных местах, к которым подходят окончания ветвей слухового нерва. В полукружных каналах они лежат в ампулах и называются *гребнями*. *Гребни* имеют вид пластинок, их чувствующие клетки несут длинные волоски. Окончания в мешочках называются *слуховыми пятнами*. Чувствующие клетки в них имеют короткие волоски. В овальном мешочке находится одно такое пятно, в круглом, по крайней мере, — два и одно вытянутое пятно лежит в полном выросте.

Все это сложное образование носит название *перепончатого лабиринта* и является наиболее существенной частью органа слуха и равновесия. Внутренняя полость лабиринта заполнена *эндолимфой*, которая содержит мелкие кристаллики извести — *отоконии*. Всякое изменение положения тела вызывает перемещение эндолимфы и отокониев, раздражающих при этом чувствующие волоски слуховых пятен и гребешков. Таким образом, слуховой орган низших позвоночных и его полукружные каналы с ампулами являются, прежде всего, органом чувства равновесия. В овальном мешочке отоконии могут склеиваться органическим веществом в крупные *отолиты*, которые у рыб играют ту же роль, что песчинки в органе равновесия рака. Снаружи перепончатый лабиринт заключен в хрящевую или костную *слуховую капсулу*, внутренняя поверхность которой полностью повторяет форму перепончатого лабиринта. Пространство между лабиринтом и капсулой заполнено *перилимфой*. Перилимфатическая полость у наземных позвоночных связана с лимфатическими полостями головы.

Строение перепончатого лабиринта отличается от выше приведенной схемы у разных групп позвоночных (табл. XXVI, рис. 182). У миксин имеется только один полукружный канал, но с двумя ампулами. У миног два канала, но перепончатый лабиринт сильно усложнен из-за дополнительных вздутий. У хрящевых рыб от круглого мешочка отходит узкий проток, связывающий полость мешочка с внешней средой. Это *эндолимфатический канал*. Вероятно, через него в круглый мешочек попадают песчинки, которые играют роль отолитов. У остальных позвоночных эндолимфатический канал, если он имеется, заканчивается слепо, иногда образуя на конце небольшое вздутие — *эндолимфатический мешок*. У костных рыб в круглом мешочке лежат крупные отолиты (*статолиты*), растущие в течение всей жизни

за счет нарастания новых слоев снаружи, что позволяет определять по ним возраст. У некоторых костистых (карповые, сомовые) эндолимфатический мешок связан с плавательным пузырем через *веберов аппарат*, основу которого составляет Т-образная кость. Своей ножкой она опирается на позвоночник, одним плечом — на эндолимфатический мешок, другим — на плавательный пузырь. Изменение объема плавательного пузыря меняет давление косточки на эндолимфатический мешок. Считается, что с помощью этого аппарата рыба может определять глубину погружения. Вероятно, он может передавать и звуковые колебания.

Уже у амфибий от круглого мешочка отходит небольшой вырост, который увеличивается в ряду позвоночных, а у млекопитающих образует спирально закрученную улитку, где лежит сложно устроенный орган слуха — кортиев орган. У других наземных позвоночных он устроен проще.

Переход из водной среды, хорошо передающей колебательные движения, в воздушную, где волны быстро затухают, обусловил развитие у всех наземных позвоночных *среднего уха* (табл. XXVI, рис. 183). Полость среднего уха образовалась из брызгальца. Наружная его часть расширилась и затянута барабанной перепонкой, а внутренняя сузилась и превратилась в слуховую (*евстахиеву*) трубу. Ее внутренний конец, как и брызгальце, открывается в глотку. Колебания крупной барабанной перепонки через слуховую косточку — *стремечко*, производную гиомандибуляре (табл. XIX, рис. 147), передаются на перепонку овального окна. Оно представляет собой истонченный участок перегородки, разделяющей полости среднего и внутреннего уха. Евстахиева труба обеспечивает проведение наружного воздуха в полость среднего уха, что необходимо для выравнивания внутреннего и внешнего давления на барабанную перепонку.

Орган слуха рептилий и птиц имеет незначительные отличия от такового амфибий. Эти отличия выражаются в больших размерах улитки (внутреннее ухо) и в образовании второго перепончатого (круглого) окна в перегородке, разделяющей полости внутреннего и среднего уха. Благодаря этому эндолимфа приобрела большую подвижность, что улучшило передачу звуковых колебаний. Таким образом решается проблема несжимаемости жидкости, заполняющей полость внутреннего уха. Ухо рептилий

имеет более разнообразное строение, чем у птиц. У змей, хамелеонов и у гаттерии среднее ухо может частично редуцироваться. У хамелеонов, например, нет барабанной перепонки, у змей редуцируется среднее ухо, но сохраняется стремечко. Вероятно, такая частичная редукция среднего уха связана с восприятием колебаний всей поверхностью тела. У птиц и некоторых рептилий барабанная перепонка углубляется в кожу, так что образуется зачаточный наружный слуховой проход.

У млекопитающих орган слуха состоит уже из трех отделов. К внутреннему и среднему присоединяется *наружное ухо*, или наружный слуховой проход. Он представляет собой длинную трубку, наружный конец которой у большинства представителей снабжен *ушной раковиной*. Она имеет хрящевой скелет, приводится в движение специальными мышцами и служит для собирания звуковых волн.

Органы вкуса как органы химического чувства сохраняют примитивное строение простых *вкусовых почек*, похожих на почки органов боковой линии, однако в отличие от последних, чувствующие клетки здесь доходят до основания органа. У рыб они широко распространены по всему телу, у наземных позвоночных, как правило, сохраняются только в ротовой полости, концентрируясь на разной формы сосочках языка.

Глава 6

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Первичным зачатком пищеварительной системы является энтодермальная трубка, передний конец которой заканчивается слепо, а задний переходит в нервно-кишечный канал (табл. XX, рис. 151). В дальнейшем спереди образуется эктодермальное впячивание, которое соприкасается с передним концом трубки и прорывается в нее. Таким образом, из эктодермы образуется передняя часть ротовой полости (табл. XXVII, рис. 184), а место слияния эктодермального и энтодермального зачатков у низших хордовых (ланцетник, минога) остается в виде паруса (табл. II, рис. 8 и табл. III, рис. 16). Сзади имеется такое же эктодермальное впячивание, за счет которого образуется анальное отверстие, или задняя часть клоаки. Передняя часть пищеварительной трубки за

счет прорыва в ней отверстий превращается в глотку, несущую как пищеварительную, так и дыхательную функции. В этой области у водных позвоночных образуются жаберы. Кроме того, задняя часть глотки дает начало легким, щитовидной и зубной железам (табл. XXVII, рис. 184). Задняя часть пищеварительного тракта образует переднюю часть клоаки, а также зародышевый мочевой пузырь — аллантаис, а у некоторых позвоночных (лягушка) — и дефинитивный мочевой пузырь.

Остальная часть трубки является чисто пищеварительной. Располагаясь в полости тела, она одета висцеральным листком брюшины, развивающимся из боковой пластинки мезодермы, и первоначально крепится им к дорсальной и вентральной стенкам полости тела (табл. X, рис. 71). Позднее вентральная часть редуцируется, и трубка остается подвешенной только на дорсальной складке, называемой брыжейкой. Брыжейки, соединяющие петли кишечника между собой, получили название сальников. У подавляющего большинства хордовых этот отрезок пищеварительной системы подразделяется на отделы, специализирующиеся в проведении, переваривании и усвоении пищи. Это — пищевод, желудок и кишечник. В последнем различают двенадцатиперстную, тонкую, слепую, толстую и прямую кишки (табл. XXVII, рис. 184). В виде выпячивания пищеварительной трубки образуются две железы — печень и поджелудочная железа (табл. XXVII, рис. 184). Обе выполняют не только пищеварительные функции. Дополнительные функции печени очень разнообразны. Поджелудочная железа содержит островки Лангенгарса, являющиеся железами внутренней секреции.

У личинки миноги (пескоройки) передние отделы пищеварительной системы в некоторой мере сходны с таковыми ланцетника. У взрослых форм, ведущих паразитический образ жизни, их строение сильно отличается от остальных позвоночных. Предротовая воронка, имеющая особое происхождение, поддерживается кольцевым хрящом (табл. III, рис. 16). С помощью воронки минога присасывается к жертве. Расположенные в воронке роговые, а не дентинные, как у большинства позвоночных, зубы (табл. XXVII, рис. 185) помогают миноге удерживаться на теле жертвы. В предротовую воронку в основании языка открываются протоки слюнных желез, выделяющих пищева-

тельные ферменты в тело жертвы (наружное пищеварение). Ротовая полость узкая и вытянутая (табл. III, рис. 16). Мощный мускульный язык, действуя как поршень, обеспечивает насасывание пищевой кашицы в ротовую полость и проталкивание ее в пищевод. Сложная мускулатура языка миноги негомологична таковой других позвоночных.

У вышестоящих позвоночных появляется челюстной аппарат. С челюстями связаны зубы, безусловно являющиеся производными плакоидных чешуй, переместившихся вместе с эктодермой в ротовую полость. У всех позвоночных они состоят из дентина с полостью (пульпой) внутри и покрыты твердой эмалью. У млекопитающих добавляется еще костная прослойка (цемент). Зубы могут меняться многократно (полифиодонтия). Это характерно для рыб, амфибий и рептилий. У млекопитающих количество смен уменьшается до двух (дифиодонтия) или даже до одной (монофиодонтия). Зубы могут по-разному крепиться к челюстям: располагаться непосредственно на них (акродонтные), прикрепляться сбоку (плевродонтные) или сидеть в лунках — альвеолах (текодонтные) (табл. XXVII, рис. 186).

Форма зубов у животных очень разнообразна и зависит от характера пищи. Так, хищные рыбы имеют острые конические зубы (щука), у некоторых скатов зубы плоские, приспособленные к дроблению раковин. Разнообразны по форме зубы рептилий. У некоторых групп в силу разных причин зубы отсутствуют и заменены клювом. Режущие по принципу ножниц края челюстей образованы за счет рогового чехла, одевающего челюсти (черепахи, птицы). Для млекопитающих характерна гетеродонтная зубная система, т.е. зубы строго дифференцированы на резцы, клыки, предкоренные и коренные (табл. XXVII, рис. 187). Количественное соотношение этих типов зубов специфично для разных отрядов млекопитающих. Это является важным систематическим признаком, который принято описывать при помощи зубной формулы. При описании используют начальные буквы латинских названий типов зубов. Последовательность цифр обозначает количество резцов (incessivi), клыков (canini), предкоренных (premalares) и коренных (malares) соответственно для верхней и нижней половины челюсти. Например, зубная формула волка такова:

$$i \frac{3}{3}, c \frac{1}{1}, pm \frac{4}{4}, m \frac{2}{2} = 42,$$

у коровы:

$$i \frac{0}{3}, c \frac{0}{1}, pm \frac{3}{3}, m \frac{3}{3} = 32.$$

Особое значение имеют предкоренные и коренные зубы, которыми млекопитающие измельчают пищу. Длительная обработка пищи во рту привела у них к необходимости разделения начальных отделов пищеварительных и дыхательных путей. Такое разделение осуществляется за счет *твёрдого (вторичного) неба*, образованного горизонтальными отростками межчелюстных, верхнечелюстных и небных костей. Каудальным продолжением служит *мягкое небо*. Обе эти структуры отодвигают отверстия внутренних ноздрей — хоан — далеко назад, иногда до уровня гортани.

У наземных позвоночных в ротовую полость открываются многочисленные слюнные железы (межсосовые, губные, межчелюстные, подъязычные, подчелюстные, околоушные и т.д.). Первоначально их секрет служит только для смачивания заглатываемой добычи. У змей на основе околоушной железы развивается *ядовитая железа*. В секрете желез млекопитающих появляются ферменты — амилаза и мальтаза, расщепляющие полисахариды до моносахаридов. Таким образом, у млекопитающих пищеварение начинается уже в ротовой полости.

С дном ротовой полости связан *язык*. У рыб настоящий язык отсутствует. У них утолщение дна ротовой полости образовано нижними элементами подъязычной и жаберных дуг, одетыми слизистой оболочкой.

У большинства наземных позвоночных язык служит для проталкивания пищи из ротовой полости в пищевод. У бесхвостых амфибий язык прикрепляется передним концом к подбородочной кости нижней челюсти и забрасывает пищу в рот. Дальнейшее проталкивание добычи осуществляется за счет втягивания глазных яблок.

Своеобразная хеморецепторная функция языка рептилий была описана выше. У некоторых групп пища начинает обрабатываться во рту (черепахи, некоторые зерноядные птицы, млекопитающие). В этих случаях язык перемещает пищу внутри ротовой полости и поэтому становится мускулистым.

Глотка, как отдел пищеварительной системы играет важную роль у водных хордовых. У

ланцетника с его пассивным способом питания узкие жаберные щели играют роль фильтра. Количество их увеличено как за счет образования новых щелей в задней части глотки, так и за счет разделения каждой щели на две *вторичной межжаберной перегородкой* — выростом дорсальной стенки щели (табл. XXVII, рис. 188). Внутренняя стенка глотки покрыта мерцательным эпителием, обеспечивающим ток воды через глотку. Идущая по дну глотки *поджаберная бороздка (эндостиль)* выделяет слизь, на которой оседают пищевые частицы. Эндостиль же гонит слизь с пищей вперед, а затем по *наджаберной бороздке* она направляется в кишечник. Очень сходно устроена глотка и у оболочников.

У рыб зубы имеются не только на челюстях, но и на внутренних поверхностях жаберных дуг. Острые конусовидные зубы на жаберных дугах хищных рыб способствуют удержанию добычи. Аналогичным образом длинные жаберные тычинки «мирных» рыб образуют цедильный аппарат, препятствующий выходу мелких пищевых объектов через жаберные щели.

У некоторых костистых рыб имеются верхние и нижние глоточные зубы. Они располагаются на сохранившихся элементах редуцированной пятой жаберной дуги, лишенной жаберных лепестков. У карповых рыб нижние *глоточные зубы* достигают особого развития (табл. XXVII, рис. 189). Во время «жевания» зубы прижимаются к «жерновку» — роговой подушке, сидящей на вентральной стороне сильно удлинённой основной затылочной кости, и перетирают растительную пищу, поскольку у большинства карповых зубы на челюстях отсутствуют.

У наземных позвоночных глотка — это очень короткий отрезок пищеварительной трубки, где происходит перекрест пищеварительных и дыхательных путей.

Пищевод представляет собой короткий или удлинённый отрезок пищеварительной системы, соединяющий ротоглоточную полость с желудком. У костных рыб выростом переднего отдела пищеварительной трубки является *плавательный пузырь*. У рыб начало пищевода снабжено сфинктером, препятствующим попаданию излишнего количества воды в кишечник. В стенках пищевода много слизистых желез. У хрящевых рыб, змей и некоторых других позвоночных стенки пищевода могут ороговеть и даже образовывать конусовидные выросты.

ты, направленные вершинами назад. Они препятствуют обратному движению добычи. У многих птиц пищевод образует расширение — *зоб* — как место запасаения пищи, поскольку желудок в силу своего небольшого объема лишен этой функции.

Желудок является расширением пищеварительной трубки и несет две функции: накопления пищи и активной ее обработки. В связи с первой функцией он способен сильно растягиваться, особенно у форм, заглатывающих крупную добычу или большое ее количество единовременно, как, например, хищные рыбы, рептилии, млекопитающие. Расположенные в стенках желудка *трубчатые железы* выделяют пепсиноген. Под воздействием находящейся в желудочном соке соляной кислоты он переходит в пепсин, расщепляющий белки.

У ланцетника кишечник не подразделяется на отделы, хотя считается, что в его начальных отделах более активно идут процессы переваривания, а в задних — всасывания. У некоторых рыб в связи с особенностями питания желудок отсутствует (химеры, карповые). У костистых рыб на границе желудка и кишечника располагаются слепые выросты — *пилорические придатки*. Количество их может варьировать от трех, как у окуня (табл. XXVII, рис. 190), до нескольких десятков (лососевые, тресковые). Функция их недостаточно ясна.

У амфибий желудок представляет собой слабо обособленное расширение пищеварительного тракта. У рептилий желудок характеризуется толстыми мышечными стенками и более обособлен, чем у амфибий.

У птиц желудок разделен на два: передний (*железистый*) и задний (*мышечный*). Стенки первого богато снабжены железами, второго — мощной мускулатурой. Внутренняя поверхность небольшой полости мышечного желудка, как правило, ороговеет. Перетирание пищи происходит в этом отделе желудка за счет сокращения его стенок. Многие птицы заглатывают мелкие камешки, способствующие перетиранию пищи в мышечном желудке.

Строение желудка млекопитающих очень разнообразно. Во многих случаях усложнение желудка идет за счет развития его отделов из задних частей пищевода (табл. XXVII, рис. 191). Примером сложного желудка может служить желудок жвачных, почти все отделы которого, кроме сычуга, являются производными пищевода (табл. XXVII, рис. 191, е). Внут-

ренняя поверхность желудка выстлана железами, отличающимися по гистологическому строению и характеру выделяемого секрета. (табл. XXVII, рис. 191). Кардиальные железы выделяют щелочной секрет, донные — кислый, содержащий проферменты пепсиноген, прохимолин, фермент липазу и соляную кислоту. Пилорические железы выделяют также пепсиноген и прохимолин.

Двенадцатиперстная кишка — начальный отдел тонкого кишечника, в который открываются желчный проток (протоки) и протоки поджелудочной железы. Благодаря деятельности этих желез продолжается процесс переваривания пищи. Кроме того, в двенадцатиперстной кишке, как и во всем кишечнике, идут процессы всасывания. В связи с этим стенки ее имеют выросты — ворсинки, которые увеличивают площадь внутренней поверхности.

В *тонком кишечнике* идут процессы пищеварения и всасывания. Увеличение всасывающей поверхности идет, в первую очередь, за счет удлинения этого отдела пищеварительной трубки. Как правило, тонкий кишечник более длинный у растительноядных форм и более короткий у хищных.

Слепая кишка как отдел пищеварительной системы появляется у рептилий. У них она имеет вид небольшого слепого выроста. У птиц слепые кишки парные и в некоторых случаях достигают значительной длины (куриные). У млекопитающих слепая кишка развита по-разному: от небольшого ретортообразного выроста (крыса) до длинного, снабженного перетяжками, отдела кишечника (зайцеобразные). В слепой кишке, как и в толстом кишечнике, происходит дополнительная обработка пищи (с помощью особой развивающейся здесь микрофлоры), а также всасывание.

Основной функцией *толстого кишечника* является всасывание воды из пищевой массы, при этом продолжают всасывание питательных веществ и разложение клетчатки с помощью бактериальной флоры.

У многих рыб (хрящевые, осетровые, двоякодышащие) поверхность толстой кишки увеличивается за счет *спирального клапана* — выроста стенки кишечника. У миног он низкий, лежит вдоль всей кишки и делает не более трех витков. У акул складки клапана далеко вдаются в просвет утолщенного здесь кишечника и делают более десяти оборотов. Спиральный клапан увеличивает всасывающую поверхность кишечника.

Прямая кишка — последний отдел пищеварительного тракта, в котором окончательно формируются каловые массы. Пищеварительный тракт заканчивается *анальным отверстием*, открывающимся либо самостоятельно, либо в клоаку.

Печень представляет собой крупную пищеварительную железу, присутствующую у всех хордовых. У ланцетника она представлена печеночным выростом, выполняющим, кроме основных функций, функцию дополнительного отдела кишечника, поскольку в его просвет заходит пища.

Функции печени многообразны, одной из них является выделение желчи. Желчь собирается в *печеночные протоки*, которые сливаются в один или два *желчных протока*, открывающихся в двенадцатиперстную кишку. От желчного протока может отходить *проток желчного пузыря*, оканчивающийся расширением — *желчным пузырем*. Он служит для накопления желчи и выбрасывания ее в пищеварительный тракт при одноразовом поступлении большого количества пищи (хищные). При равномерном поступлении пищи желчный пузырь может отсутствовать. Выделяемая печенью желчь имеет щелочную реакцию. Она эмульгирует жир и усиливает действие липазы — фермента поджелудочной железы, расщепляющего жиры. У хрящевых рыб печень содержит большое количество жира, что уменьшает удельную массу тела этих водных позвоночных, лишенных плавательного пузыря.

Поджелудочная железа у всех позвоночных имеет двойную структуру. Это мелкие *островки Лангенгарса* и ткань собственно поджелудочной железы. Первые являются железами внутренней секреции, выделяющими в кровь инсулин, необходимый для усвоения организмом глюкозы. Пищеварительная часть выделяет секрет — панкреатический сок, содержащий много ферментов, из которых следует упомянуть трипсин, действующий на белки, амилазу, расщепляющую углеводы и липазу, переваривающую жиры. *Протоки поджелудочной железы* (один или несколько) могут открываться в двенадцатиперстную кишку самостоятельно или в конечный отдел желчного протока.

Сама поджелудочная железа у позвоночных выражена по-разному. Так, у миног и двоякодышащих она макроскопически неразличима, так как разбросана в стенках кишечника. У некоторых костистых рыб ее дольки лежат в

спинном мезентерии. У миксин, осетровых, карповых железа входит в состав вещества печени (гепатопанкреас). Иногда диффузные дольки железы располагаются в складках сальника.

Глава 7

ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ

Соответственно двум этапам в эволюции позвоночных — водному и наземному — имеется два типа дыхания: жаберное и легочное.

Жабры. Присутствие у низших хордовых, современных и ископаемых, большого количества жаберных щелей позволяет сделать вывод о том, что у предков позвоночных их количество доходило до 17, тогда как у современных рыб оно уменьшается до 7—5 и даже до 4. Редукция их шла и спереди и сзади. Спереди скелетные элементы, поддерживающие жабры, не редуцируются, а превращаются в челюстную и подъязычную дуги, между которыми остается рудиментарная жаберная щель — *брызгальце*.

У ланцетника нет специализированных органов дыхания — жабр, и, вероятно, поэтому происходит вторичное увеличение жаберных щелей до 150 и соответственно *межжаберных перегородок*, по которым проходят кровеносные сосуды. Такое увеличение идет как за счет прорыва новых, более каудальных отверстий, так и за счет появления вторичных жаберных перегородок в виде выроста от верхнего края жаберной щели (табл. XXVII, рис. 188).

Органы дыхания водных позвоночных представлены жабрами, расположенными рядами по краям жаберных щелей. *Жаберные щели* образуются из карманообразных выпячиваний стенок глотки и подобных впячиваний наружных покровов, которые растут навстречу друг другу (табл. XXVIII, рис. 192), и при сжатии своих вершин прорываются. Таким образом, края жаберных щелей имеют частично эктодермальное, а частично энтодермальное происхождение.

У круглоротых — боковой ветви позвоночных — органы дыхания представлены *жаберными мешками* с отходящими от их стенок направленными внутрь мешка *жаберными лепестками*. Они развиваются из энтодермы конутри от висцерального скелета. Отсюда название группы — *внутреннежаберные*. Поскольку жаберная

решетка миноги (табл. XVII, рис. 132) не расчленена, дыхание осуществляется за счет ее деформации специальными мускульными сжимателями, при расслаблении которых жаберная решетка расправляется и расширяет жаберные мешки.

Жабры рыб развиваются из эктодермы (*наружножаберные*), снаружи от висцерального скелета. Каждая жабра состоит из многочисленных жаберных лепестков, сидящих на отходящей от жаберной дуги *межжаберной перегородке*. В процессе эволюции перегородка, доходящая у хрящевых рыб до поверхности тела, постепенно редуцируется до полного исчезновения, освобождая всю поверхность жаберных лепестков для дыхательной функции, как это имеет место у костистых рыб (табл. XXVIII, рис. 193).

У хрящевых рыб обмен воды в жаберной полости осуществляется или за счет движения рыбы с открытым ртом, или за счет движения расчлененных жаберных дуг. У костных рыб появляется *жаберная крышка*, отходящая от гиоидной дуги и состоящая в полном виде из четырех покровных костей. У низших рыб крышка еще неполная и принимает слабое участие в акте дыхания. Как и у хрящевых рыб, он осуществляется за счет колебания дна ротовой полости, нередко укрепленного двумя или большим количеством *гулярных пластинок* (табл. XXVIII, рис. 194). У высших рыб (костистых) дыхание целиком осуществляется жаберной крышкой. При прижатии жаберной крышки специальным мускулом вода из подкрышечной полости выходит через жаберную щель, отгибая тонкую кожную складку, окаймляющую край жаберной крышки. При отведении жаберной крышки складка прижимается к стенке тела, препятствуя току воды через жаберную щель. Вода сквозь узкие щели между жаберными лепестками поступает в подкрышечную полость из ротовой полости (табл. XXVIII, рис. 195).

У личинок рыб и амфибий часто развиваются *наружные жабры* — выросты верхней части межжаберной перегородки (табл. XXVIII, рис. 196). Преимущество этого органа заключается в том, что для его функционирования не нужен специальный дыхательный механизм. Омывание жабр происходит при движении воды или при движении самого животного.

Легкие. У костных ганоидов, многоперов и двоякодышащих рыб имеются парные и непар-

ные выросты пищеварительной трубки, функционирующие как легкие. Эмбриональные данные говорят о том, что эти выросты развиваются из энтодермальных зачатков рудиментарных жаберных мешков (табл. XXVIII, рис. 197). У высших рыб эти выросты превращаются в плавательный пузырь, не несущий дыхательной функции, а у наземных позвоночных — в легкие. Жаберные щели сохраняются у наземных позвоночных только в эмбриональном состоянии (табл. XXVIII, рис. 198).

У примитивных амфибий (хвостатые) легкие имеют вид тонкостенных мешков (табл. XXVIII, рис. 201, а, б), которые у бесхвостых несколько усложняются за счет внутренних складок, увеличивающих их поверхность (табл. XXVIII, рис. 201, в). Такое примитивное строение легких, вероятно, связано с большой ролью кожного дыхания. В связи с отсутствием ребер, акт дыхания осуществляется по рыбьему типу: воздух проталкивается в легкие движением дна ротовой полости при закрытых клапанами ноздрях. Выдох происходит за счет эластичности стенок легких. У всех остальных наземных позвоночных акт дыхания осуществляется расширением и сжатием грудной клетки.

У рептилий полностью отсутствует жаберное дыхание даже на личиночной стадии. В связи с ороговением кожных покровов кожное дыхание, характерное для амфибий, для них становится невозможным. Единственным органом дыхания у них являются легкие. Строение легких у разных групп рептилий довольно разнообразно. Наиболее просто устроены легкие гаттерий, многих ящериц и змей. У этих форм на внутренней поверхности верхней части мешковидного легкого появляются перегородки, увеличивающие «рабочую» поверхность. Складки стенок легких усложняются, в результате чего внутри легкого обособляется сеть воздухоносных каналов, не имеющих хрящевых или костных колец (табл. XXVIII, рис. 201, г). У безногих ящериц и змей в связи с особенностями строения тела остается только одно легкое, обычно правое. Особой сложности достигают легкие крокодилов и черепах: ткань легких у них становится губчатой (табл. XXVIII, рис. 201, д). У некоторых ящериц и хамелеонов легкие имеют своим продолжением тонкие длинные выросты — легочные мешки (табл. XXVIII, рис. 201, е). В связи с развитием шеи у рептилий появляются длинная *трахея* и *бронхи*, связывающие глотку с легкими.

У птиц имеется сложная система бронхов (табл. XXVIII, рис. 201, е). От лежащих на поверхности легких бронхов второго порядка отходят тонкие *парабронхи*; в их губчатых стенках расположены бесчисленные воздушные капилляры, которые тесно примыкают к сети кровеносных сосудов (табл. XXVIII, рис. 199). Такое строение легких сильно увеличивает их поверхность, но делает слабо растяжимыми. Обмен воздуха в легких идет за счет расположенных между внутренними органами и отходящих от крупных бронхов *воздушных мешков*, действующих как меха. Особая анатомия бронхов создает возможность прохождения свежих порций воздуха через легкие как при вдохе, так и при выдохе. В месте разветвления трахеи на бронхи у птиц имеется свойственная только им *нижняя гортань* — голосовой аппарат, с помощью которого птицы издадут разнообразные звуки.

У млекопитающих сложная сеть бронхов оканчивается многочисленными пузырьками — *альвеолами* (табл. XXVIII, рис. 200), значительно увеличивающими их поверхность. Так, поверхность легких человека достигает 50–60 м², у лошади — 500–600 м². Грудная полость отделена от брюшной мускульной *диафрагмой*, сокращение и расслабление которой играют значительную роль в акте дыхания и вместе с движениями грудной клетки обеспечивают вентиляцию легких (табл. XXVII, рис. 184).

С дыхательной частью кишечной трубки — глоткой — связаны *железы внутренней секреции* (эндокринные). Это — *щитовидная железа*, развивающаяся как мешковидное выпячивание на брюшной стороне глотки на месте эндостилиа, и *зобная железа*, зачатки которой развиваются путем отщуровывания нескольких первично парных зачатков на спинной части жаберных мешков (табл. XXVII, рис. 184 и табл. XXVIII, рис. 198).

Глава 8

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Кровеносная система хордовых замкнутая, т.е. кровь течет только по сосудам, хотя в некоторых случаях (ланцетник, минога) часть крови через отверстия в стенках сосудов может попадать в полости между органами (венозные полости, или синусы), а затем снова собираться в сосуды.

Для водных позвоночных характерно наличие только одного круга кровообращения, при котором вся кровь проходит через органы дыхания, а затем к органам тела. От них она по венозным сосудам возвращается в сердце. У наземных позвоночных образуется второй круг, по которому часть крови или вся кровь проходит через органы дыхания, снова возвращается в сердце, а затем направляется ко всем органам.

Кровеносная система ланцетника (табл. XXIX, рис. 202, а) может рассматриваться как основная схема, из которой развивается кровеносная система вышестоящих позвоночных. Сердце у ланцетника отсутствует. Пульсирующей *брюшной аортой* венозная кровь направляется в отходящие от этого сосуда *приносящие жаберные артерии*. Проходя по жаберным перегородкам (органам дыхания), кровь окисляется и уже в виде артериальной крови по *выносящим жаберным артериям* попадает в *корни спинной аорты*. Последние сзади сливаются в единый сосуд — *спинную аорту*, которая тянется до конца тела и обеспечивает кровью все органы. Передний конец тела снабжается *сонными артериями*, отходящими вперед от корней спинной аорты.

Венозная кровь собирается в брюшную аорту несколькими путями. От головы идут парные *передние кардинальные вены*. Парные *задние кардинальные вены* собирают кровь от туловища. Передние и задние кардинальные вены каждой стороны сливаются в *кьюверов проток*. Оба протока впадают в брюшную аорту. Кровь от кишечника по *подкишечной вене*, началом которой является *хвостовая вена*, идет к печеночному выросту, где венозный сосуд распадается на капилляры, образуя характерную для всех позвоночных *воротную систему печени*. Собирающая кровь и выносящая ее из печени *печеночная вена* впадает в брюшную аорту.

Эволюция кровеносной системы, в первую очередь сердца и отходящих от него сосудов, тесно связана с эволюцией дыхательной системы. У всех позвоночных, начиная с круглоротых, основание брюшной аорты преобразовано в главный орган кровообращения — *сердце*. У подавляющего большинства водных позвоночных оно несет чисто венозную кровь и имеет две основные камеры: тонкостенное *предсердие* и мускулистый *желудочек*. Сзади к предсердию примыкает *венозный синус*. Спереди лежит дополнительный отдел, играющий роль компенсатора резких перепадов давления в брюшной аорте, связанных с сокращениями желудочка и

большим сопротивлением току крови лежащих недалеко от желудочка жаберных капилляров. У хрящевых рыб этот отдел несет клапаны, является отделом сердца и называется *артериальным конусом* (табл. XXXI, рис. 204, а). У круглоротых и костистых рыб это расширение стенок брюшной аорты называется *луковицей аорты* (табл. XXXI, рис. 204, б). От сердца водных позвоночных отходит единственный сосуд — брюшная аорта, а в венозный синус впадают парные кювьеровы протоки (табл. XXIX, рис. 202, а, в, г). У миног кювьеровы протоки отсутствуют, и вены впадают непосредственно в венозный синус (табл. XXIX, рис. 202, б).

Уже у двоякодышащих рыб в связи с дыханием с помощью плавательного пузыря появляется второй круг кровообращения. К плавательному пузырю от четвертой выносящей жаберной артерии подходит кровеносный сосуд (табл. XXXI, рис. 205, б). В случае нормального функционирования жабр он получает артериальную кровь. Если жабры окисляют кровь недостаточно, то к плавательному пузырю поступает венозная кровь, и он начинает функционировать как легкое. Выносящие легочные сосуды вместе с кювьеровыми протоками впадают в *предсердие*, которое может подразделяться неполной перегородкой на *правое (венозное)* и *левое (артериальное)*. «Артериальность» левого предсердия и «венозность» правого сохраняются у всех вышестоящих позвоночных.

Разделение предсердий у взрослых амфибий уже полное (табл. XXX, рис. 203, а). В правое предсердие впадает венозный синус, принимающий в себя две передних и одну заднюю *полые вены*, в левое предсердие — *легочные вены*, несущие артериальную кровь. Желудочек единый, и от его правой части отходит артериальный конус, имеющий внутри сложно устроенный *спиральный клапан*. Впереди конус разделяется на два ствола, каждый из которых у бесхвостых амфибий делится на три сосуда (табл. XXXI, рис. 207). Первый, соответствующий первой паре жаберных артерий, дает *сонные артерии*, второй, соответствующий второй паре жаберных артерий, — *дугу аорты* (или системную дугу) и третий, соответствующий четвертой паре артерий, — *кожно-легочную артерию*. У личинок амфибий схема начальных отделов кровеносной системы очень близка к таковой двоякодышащих рыб (табл. XXXI, рис. 206). У взрослых хвостатых амфибий может сохраняться третья жаберная артериальная дуга, а

также связь четвертой с системной дугой в виде *боталлова протока* (табл. XXXI, рис. 205, в).

У разных групп рептилий детали строения сердца и ветвления сосудов несколько различаются (табл. XXX, рис. 203, б и табл. XXXI, рис. 205, д, е), но общая схема остается единой. Венозный синус, в который впадают три полые вены, срастается со стенкой предсердия. Перегородка предсердий полная. От желудочка, имеющего неполную перегородку, отходят самостоятельно три сосуда: несущая артериальную кровь *правая дуга аорты*, от которой отходят сонные артерии, *левая дуга аорты*, несущая смешанную кровь, и легочная артерия, несущая венозную кровь. У разных групп рептилий могут сохраняться рудименты начальных элементов кровеносной системы. Так, у черепах сохраняется связь легочной артерии с дугами аорты (боталловы протоки), у ящериц — участки корней спинной аорты (*сонные протоки*).

У птиц (табл. XXX, рис. 203, в и табл. XXXI, рис. 205, ж) венозный синус редуцируется, и каждая полая вена впадает в предсердие самостоятельно. Желудочек полностью разделен на правый и левый, так что можно говорить о правом венозном и левом артериальном сердцах. От правого желудочка отходит легочная артерия, от левого — единственная правая дуга аорты с сонными артериями.

Схема начальных отделов кровеносной системы млекопитающих почти полностью совпадает с таковой птиц (табл. XXX, рис. 203, г и табл. XXXI, рис. 205, з), но у них сохраняется только левая дуга аорты, что говорит о происхождении млекопитающих от примитивных рептилий, еще сохранивших две равноценно функционировавшие дуги.

Артериальная система, если исключить особенности отхождения артериальных дуг от сердца, построена у всех позвоночных сходно. Головной отдел снабжается парными наружными и внутренними *сонными артериями*, которые у миног, в связи с непарностью переднего отдела спинной аорты, отходят самостоятельно от небольшого артериального кольца (табл. XXIX, рис. 202, б). У амфибий они связаны с первой жаберной артериальной дугой, которая становится самостоятельной (табл. XXXI, рис. 205, в, г). У настоящих наземных позвоночных они идут от одной из артериальных дуг, от которой сначала отходит непарный сосуд, разделяющийся на правую и левую общие сонные артерии, а те, в свою очередь, делятся на наруж-

ную и внутреннюю сонные артерии (табл. XXX, рис. 203, б—г). Передние конечности снабжаются *подключичными артериями* (табл. XXIX, рис. 202 и табл. XXX, рис. 203), которые у рыб отходят от начала спинной аорты, у амфибий — каждая от своей дуги аорты, у рептилий — или вместе с сонными артериями, или самостоятельно от правой артериальной дуги. У птиц они отходят общим стволом с сонными артериями. У млекопитающих строение подключичных артерий различно. Крайними вариантами являются или отхождение каждой самостоятельно от дуги аорты, или от единого ствола с общими сонными артериями. Между этими вариантами есть целая серия переходов.

Спинная аорта в туловищной части отдает сосуды к внутренним органам. Практически у всех позвоночных (табл. XXXI, рис. 207) присутствует *чревная артерия*, через соответствующие сосуды снабжающая кровью печень, желудок, двенадцатиперстную кишку, поджелудочную железу и селезенку. *Передняя брыжеечная артерия* ветвится в передних отделах тонкого кишечника. *Задняя брыжеечная артерия* несет кровь к задним отделам толстого кишечника. *Почечные артерии*, более многочисленные у низших позвоночных, отдают веточки к половым железам и их протокам. У высших позвоночных *половые артерии* могут отходить самостоятельно от спинной аорты. У всех позвоночных имеются *сегментарные артерии*. У наземных позвоночных в связи с усиленным развитием осевой мускулатуры поясничного отдела они могут преобразовываться в крупные *поясничные артерии*. Задние конечности и органы тазовой области снабжаются парой общих *подвздошных артерий*. У водных форм они развиты слабо, а у наземных, как правило, делятся на наружную и внутреннюю подвздошные, которые в некоторых случаях могут отходить от спинной аорты самостоятельно. Продолжение спинной аорты в хвостовой области носит название *хвостовой артерии*.

С венозным кровотоком у позвоночных связаны две воротные системы — печеночная и почечная. В них кровь передается между двумя венами, а не между артерией и веной.

Воротная система печени (табл. XXIX, рис. 202 и табл. XXX, рис. 203, а—г) представляет собой сеть капилляров, пронизывающих ткань печени и образованных в первую очередь сосудами, несущими кровь от кишечника. Проходя через эту систему, кровь очищается от

вредных веществ, попавших с пищей, отдает в печень запасные питательные вещества и т. д.

Воротная система почек имеется не у всех позвоночных, и это связано с особенностями кровоснабжения почек. Как известно, одним из основных функциональных компонентов почки является клубочек капилляров, через стенки которых в боуменову капсулу идет фильтрация первичной мочи (табл. XXXI, рис. 208). Капиллярная сеть, оплетающая выводной проток, обеспечивает обратное всасывание части веществ и формирование мочи. В клубочек кровь у всех позвоночных поступает через *почечные артерии*. У круглоротых и млекопитающих сосуд, выносящий кровь из клубочка, снова распадается на капилляры, оплетающие выводной проток, и только потом впадает в венозный сосуд (табл. XXXI, рис. 209, а). В этом случае воротная система почек отсутствует. У костистых рыб и амфибий выносящий сосуд сразу впадает в выносящую вену, а сеть капилляров вокруг выводного протока является результатом ветвления венозного сосуда — *приносящей*, или *воротной*, *вены почек* (табл. XXXI, рис. 209, в). Наконец, у хрящевых рыб, рептилий и птиц наблюдается смешанная картина, когда выносящий сосуд впадает в воротную вену почки (табл. XXXI, рис. 209, б).

Венозная система круглоротых уже отличается от «ланцетниковой» схемы (табл. XXIX, рис. 202, б). Кювьеровы протоки отсутствуют, и в трубчатый венозный синус, лежащий между предсердием и желудочком, сверху самостоятельно впадают четыре кардинальные вены, а снизу в дополнение к печеночной — нижняя яремная вена, развитие которой, вероятно, связано с развитием мощного мускульного языка. Воротная система почек отсутствует.

У хрящевых рыб (табл. XXIX, рис. 202, в) *нижние яремные вены* становятся парными и впадают в венозный синус, в который открываются и кювьеровы протоки. Задние кардинальные вены в области почек образуют воротную систему. Имеются парные *боковые вены*, в которые впадают *подвздошные*, несущие кровь от задних конечностей, и *подключичные вены*, несущие кровь от передних конечностей.

Венозная система костистых рыб (табл. XXIX, рис. 202, г) сходна с таковой хрящевых рыб, но в ней отсутствуют боковые вены, к тому же у пресноводных форм в одной из почек (правой или левой) кардинальная вена не полностью распа-

лется на капилляры (частичная *редукция воротной системы почек*).

У амфибий (табл. XXX, рис. 203, а) кровь от *половых* приносится к сердцу двумя передними *полыми* венами (правой и левой). Каждая из *передних* полых вен сливается из трех крупных *сосудов*: *верхней яремной* (у рыб — передняя *кардинальная вена*), *нижней яремной* и *подключичной вен*. Уже у двоякодышащих рыб *выносящие* вены почек впадают в непарный сосуд — *заднюю полую вену*. Передняя часть этого сосуда может оставаться парной и соответствует *задним кардинальным венам*. Процесс *слияния* продолжается у хвостатых и полностью *завершается* у бесхвостых амфибий, у которых, *как* и у всех вышестоящих позвоночных, *вместо* задних кардинальных вен образуется *единый* сосуд — задняя полая вена. В образующиеся путем раздвоения хвостовой вены приносящие (воротные) вены почек впадают вены от *задних конечностей*, кровь от которых проходит через воротную систему почек, правда, не *полностью*. Часть крови минует почки, направляясь *по* обходному пути через тазовые вены и *брюшную вену* (производную боковых вен хрящевых *рыб*). Брюшная вена сливается с веной, идущей от кишечника, образуя *воротную вену печени*.

Венозная система рептилий очень сходна с *таковой* амфибий (табл. XXX, рис. 203, б). У *примитивных* форм (черепахи, крокодилы) *брюшные вены* могут быть еще парными.

У птиц (табл. XXX, рис. 203, в) наблюдается *частичная редукция* воротной системы почек за счет того, что венозные сосуды от задних *конечностей* впадают прямо в выносящие вены почек. Имеется и обходной путь, но в нем *редуцированная* брюшная вена заменена выполняющей ту же функцию *кочичкобрыжеечной веной*.

Брюшная вена млекопитающих (табл. XXX, рис. 203, г) *редуцируется* вместе с *редукцией* воротной системы почек. Почки снабжаются здесь крупной почечной артерией, венозная кровь из них по почечным венам впадает в *заднюю полую вену*. В нее впадают и *подвздошные вены*, несущие кровь от задних конечностей.

Глава 9

МОЧЕПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Первично органы выделения и размножения закладываются из разных зачатков и являются совершенно самостоятельными система-

ми, причем и те и другие носят сегментарный характер. Примерно такое строение имеется у ланцетника. *Почечные трубочки — пронефридии* — расположены в каждом сегменте. Одним концом они открываются в атриальную полость. Ряд отверстий на другом конце (*нефро-стом*) лежат в целомической полости. Они замкнуты многочисленными клетками (*соленоцитами*) с каналом внутри, в котором располагается мерцательный волосок (табл. XXXI, рис. 209). Жидкость из целомической полости фильтруется через стенки клеток и, благодаря действию соленицитов, выводится в атриальную полость. Половые клетки (сперматозоиды и яйцеклетки) попадают в атриальную полость при разрыве стенок *половых желез (гонад)*.

У позвоночных образуются специальные органы выделения — *почки*, в которых взаиморасположение фильтрующих *клубочков* и *пронефрических трубочек (канальцев)* может быть различным. Так, в наиболее простом случае клубочки фильтруют жидкость прямо в полость тела, откуда она может выводиться либо непосредственно наружу через абдоминальные поры, либо через *воронки пронефрических трубочек*, открывающиеся поблизости от клубочков (табл. XXXII, рис. 211, а). В дальнейшем, в результате сближения трубочки и клубочка, клубочек окружается *боуменовою капсулой*, непосредственно открывающейся в трубочку, хотя последняя может еще быть связана с целомом через воронку (табл. XXXII, рис. 211, б, в). Связь с целомом может исчезать, и тогда фильтрация осуществляется только через боуменову капсулу (табл. XXXII, рис. 211, г).

Считается, что первый вариант (табл. XXXII, рис. 211, а) характерен для первого поколения почек — *предпочки* (головная почка, пронефрос), которая во взрослом состоянии у позвоночных не встречается, но имеется у всех рыб на эмбриональных стадиях, а также у личинок амфибий до метаморфоза. В редуцированном состоянии предпочку можно наблюдать у взрослых миног. Второй тип фильтрации (табл. XXXII, рис. 211, б, в) наиболее характерен для функционирующей у анамний *мезонефрической*, или *туловищной, почки*, хотя и здесь воронки могут отсутствовать. Третий вариант (табл. XXXII, рис. 211, г) встречается в *метанефрической (тазовой) почке* амниот.

Свободные концы почечных канальцев (трубочек) открываются в единый пронефрический проток, который является *мочеточни-*

ком. Такое соотношение, вероятно, имеется у миног, у которых половые продукты выделяются в полость тела, благодаря разрыву стенок железы, потерявшей уже четкую сегментацию, а оттуда через абдоминальные поры и мочеполовой синус выводятся во внешнюю среду. Моча по мочеточникам также попадает в мочеполовой синус, а оттуда наружу. У вышестоящих позвоночных первичный почечный проток разделяется на два: *вольфов* и *мюллеров* каналы, которые связаны не только с выделением мочи, но и с выведением половых продуктов. Связь эта в различных группах позвоночных различна (табл. XXXII, рис. 212 и 213).

У самок амниот (табл. XXXII, рис. 212, б) из воронок предпочки остается одна, связанная с мюллеровым каналом. Через нее выделяются женские половые продукты, предварительно попадающие в полость тела через разрыв стенки железы. Туловищная почка служит только органом выделения, а вольфов канал — мочеточником. У самцов (табл. XXXII, рис. 212, в) мюллеров канал редуцируется. Часть канальцев туловищной почки соединяется с выносящими канальцами семенника, а оставшаяся часть канальцев функционирует как орган выделения. Вольфов канал является одновременно и семяпроводом и мочеточником.

В тазовой почке амниот выводные протоки складываются из двух составляющих: из почечных канальцев и прирастающих к ним выростов задней части вольфова канала, которые образуют *вторичный мочеточник*. У самок (табл. XXXII, рис. 213, б), таким образом, яйцеводом является мюллеров канал, а моча выводится по вторичному мочеточнику. У самцов (табл. XXXII, рис. 213, в) остатки туловищной почки превращаются в *придаток семенника*, а вольфов канал — в семяпровод, который только своим конечным участком может сливаться с вторичным мочеточником.

У хрящевых рыб почечные канальцы отличаются значительной длиной, что можно объяснить способностью их почек полностью всасывать обратно мочевину, входящую в состав первичной мочи. У самок моча выводится по вольфовым каналам, в задние части которых впадают вторичные мочеточники. Яйцеводами являются мюллеровы каналы, передние части которых сливаются и имеют единую *воронку*, а задние расширяются в маточные отделы и самостоятельно открываются в клоаку. У самцов пе-

редние части почек связаны только с семявыносящими канальцами и являются отделом половой системы. Выделительную функцию несет задняя часть почки, от которой также отходят вторичные мочеточники. Сильно извитой вольфов канал является одновременно и мочеточником, и семяпроводом. Перед впадением в клоаку каналы расширяются, образуя семенные пузырьки. Имеются рудименты передней и задней части мюллерова канала. В передней части — это рудиментарные воронки, а в задней — выпячивания клоаки, которые носят названия «мужских маток». В связи с откладкой крупных, покрытых роговой оболочкой яиц, оплодотворение внутреннее, и на брюшных плавниках самцов имеются специальные отростки, служащие *копулятивными органами*. У химер внутреннее оплодотворение обеспечивается сперматофорами.

У костных рыб половая система устроена разнообразно. В сравнительно-анатомическом ряду можно проследить постепенную редукцию яйцеводов и образование как у самцов, так и у самок самостоятельного протока, соединяющего мешкообразную половую железу с внешней средой. Такое строение половой системы характерно для костистых рыб. В связи с этим остается неясной гомология мочеточников вольфовым каналам. У большинства костистых рыб мочеточники объединяются в своей задней части и образуют *мочевой пузырь*, открывающийся наружу самостоятельным отверстием.

Строение мочеполовой системы самцов и самок бесхвостых амфибий сходно с таковым хрящевых рыб, но вторичные мочеточники у них отсутствуют. У самцов хвостатых амфибий передняя часть почки связана с половыми железами и фактически является придатком семенника (табл. XXXII, рис. 214). Мочевой пузырь является выростом вентральной стенки клоаки и непосредственно не связан с мочеточниками. Поскольку у хвостатых земноводных яйца имеют плотную оболочку, оплодотворение внутреннее. Откладываемые самцами сперматофоры захватываются клоакой самки.

Для рептилий, как и для всех амниот, характерно развитие вторичных мочеточников и тазовой почки. Туловищная почка у самцов превращается в придаток семенника, а вольфов канал является только семяпроводом. У самок вольфов канал редуцируется. Стенки яйцеводов (мюллеровых каналов) выделяют вторич-

ные оболочки яйца: белковую, подскорлуповую, скорлуповую. Мочевой пузырь, если имеется, связан с клоакой, подразделяющейся на три отдела. У самцов имеются копулятивные органы.

Мочеполовая система птиц сходна с таковой рептилий, но у самок развиваются только один левый яичник и левый яйцевод. Мочевой пузырь отсутствует, поскольку продуктом выделения является слаборастворимая мочева кислота. Копулятивные органы имеются у представителей некоторых отрядов: страусы, киви, пластинчатоклювые, тинаму.

У млекопитающих вторичные мочеточники впадают в мочевой пузырь, который имеет непарный выводной проток. У самок он открывается самостоятельным отверстием или наружу, или в преддверие *влагалища* (табл. XXXII, рис. 217). Задние части яйцеводов образуют *матку*, где у плацентарных происходит развитие зародыша и образуется детское место — *плацента*. Если матки открываются в непарное влагалище самостоятельно, говорят о двураздельной (двойной) матке, если отверстие одно, то это двурога матка, и, наконец, при полном

слиянии задних отделов яйцеводов образуется простая матка.

У самцов в выходящий из мочевого пузыря канал впадают семяпроводы, так что этот участок является общим для выделительной и половой систем. Канал проходит внутри копулятивного (*совокупительного*) органа, поддерживаемого волокнистым телом, и открывается на конце головки (табл. XXXII, рис. 216). Для половой системы самцов подавляющего большинства млекопитающих характерно вынесение половых желез из полости тела в *мошонку*. Большое количество специальных желез (коагуляционная, луковичные, предстательная) обеспечивают формирование семенной жидкости. У сумчатых, хищных, ластоногих, китообразных, грызунов, полуобезьян и некоторых обезьян в передней части волокнистого тела развивается специальная кость. Под кожной складкой на конце головки иногда располагаются специальные запаховые железы (препуциальная железа). Это характерно именно для класса млекопитающих, для которых запаховые контакты имеют особое значение.

Таблица X

ЭВОЛЮЦИЯ ПОКРОВОВ ХОРДОВЫХ

Рис. 71. Схема дифференцировки мезодермы у позвоночных

Рис. 72. Однослойный эпидермис ланцетника

Рис. 73. Однослойный эпидермис личинки миноги

Рис. 74. Покровы асцидии

Рис. 75. Схема строения покровов позвоночных

a — водного; *б* — наземного

Рис. 76. Схема филогенетического развития чешуй, пера и волоса позвоночных по данным эмбриологии

a — плакоидная чешуя хрящевых рыб; *б* — чешуя костистых рыб; *в* — чешуя рептилий; *г* — перо птиц; *д* — волос млекопитающих

- 1 — хорда;
- 2 — нервная трубка;
- 3 — кишечник;
- 4 — вторичная полость тела (целом);
- 5 — дерматом;
- 6 — склеротом;
- 7 — миотом;
- 8 — закладка пронефрического протока;
- 9 — эпидермис;
- 10 — кориум;
- 11 — слой слизи;
- 12 — туника;
- 13 — однослойный эпителий, выделяющий тунику;
- 14 — продольная и кольцевая мускулатура мантии;
- 15 — герминативный слой эпидермиса;
- 16 — слой многоугольных клеток;
- 17 — уплощенные клетки эпидермиса водных позвоночных;

- 18 — ороговевающий слой у наземных позвоночных;
- 19 — одноклеточные слизистые железы;
- 20 — одноклеточные зернистые железы;
- 21 — многоклеточные слизистые железы;
- 22 — многоклеточные зернистые железы;
- 23 — базальная мембрана;
- 24 — пигментные клетки;
- 25 — кровеносные сосуды;
- 26 — подкожная соединительная ткань;
- 27 — висцеральный листок брюшины;
- 28 — париетальный листок брюшины;
- 29 — спинная аорта;
- 30 — брюшная аорта;
- 31 — скопление мезодермальных клеток;
- 32 — костные образования (остеодермы) в кориуме;
- 33 — сомит;
- 34 — боковая пластинка

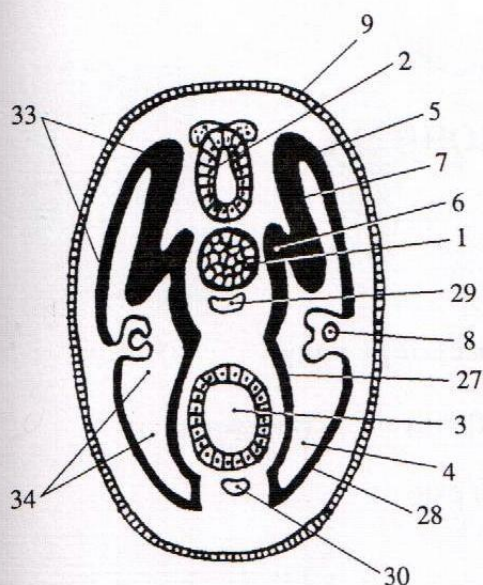


Рис. 71

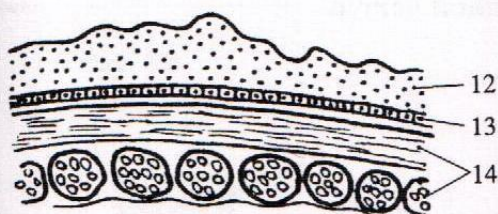


Рис. 74

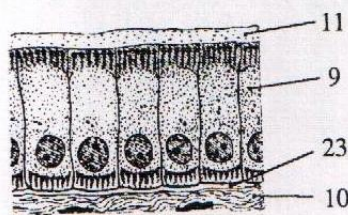


Рис. 72

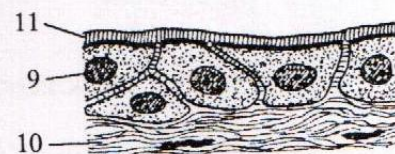


Рис. 73

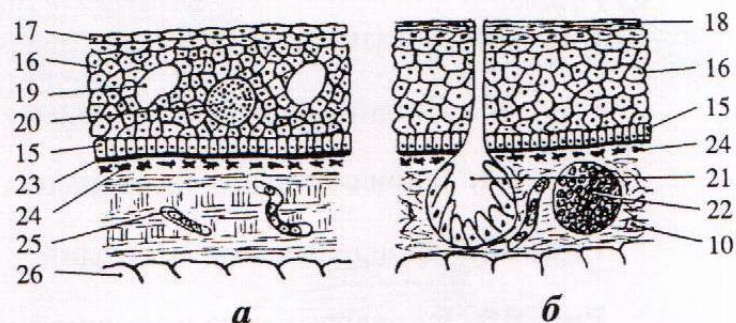


Рис. 75

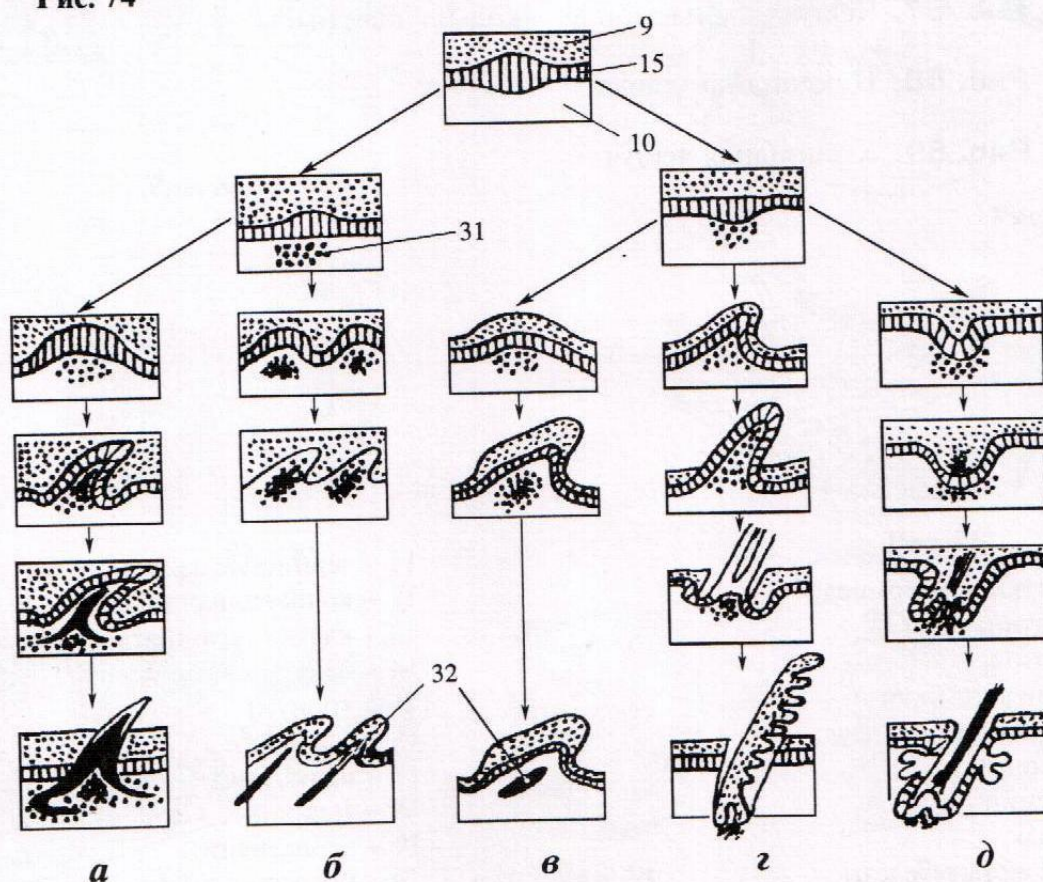


Рис. 76

Таблица XI

ПОКРОВЫ ВОДНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

- Рис. 77.** Закладка и строение лепидомория
- Рис. 78.** Цикломориальный (краевой) тип нарастания чешуи
- Рис. 79.** Синхромориальный (одновременный) тип нарастания чешуи
- Рис. 80.** Схема строения слоев сложной чешуи рыб
- Рис. 81.** Схема строения кожи миноги
- Рис. 82.** Аспидиновый зубчик ископаемых бесчелюстных
- Рис. 83.** Поздние стадии развития плакоидной чешуи
- Рис. 84.** Ганоидная чешуя палеонисцид
- Рис. 85.** Ганоидная чешуя акантодий
- Рис. 86.** Ганоидная чешуя панцирной щуки
- Рис. 87.** Чешуя ископаемой двоякодышащей рыбы
- Рис. 88.** Циклоидная чешуя
- Рис. 89.** Ктеноидная чешуя

1 – кориумный сосочек;
2 – клетки эпидермиса;
3 – дентин;
4 – пульпа;
5 – изопедин (кость);
6 – кровеносный сосуд;
7 – ганоин;
8 – космин;
9 – слизь;
10 – слизистые железы;

11 – зернистые железы;
12 – колбовидная железа;
13 – клетки герминативного слоя;
14 – базальная мембрана;
15 – кориум;
16 – пигмент;
17 – подкожная соединительная ткань;
18 – аспидин;
19 – дуродентин;
20 – полости в губчатой кости

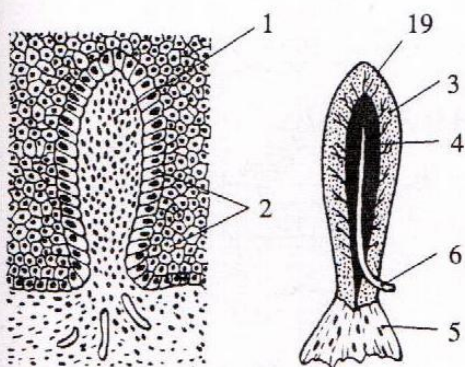


Рис. 77

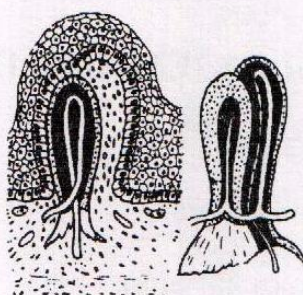


Рис. 78

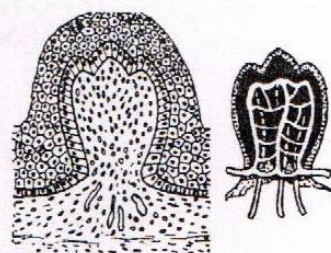


Рис. 79

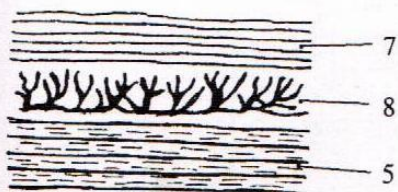


Рис. 80

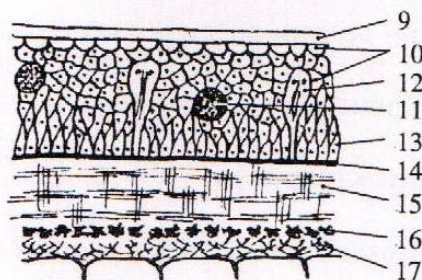


Рис. 81

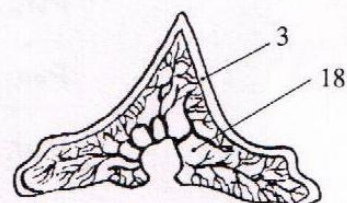


Рис. 82

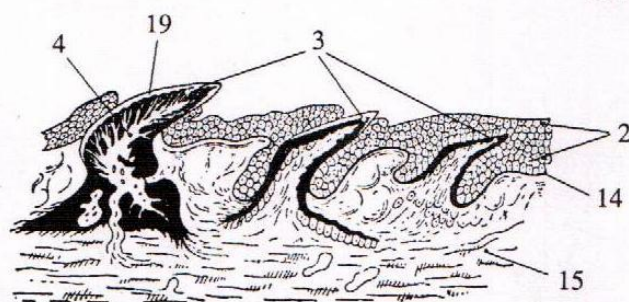


Рис. 83

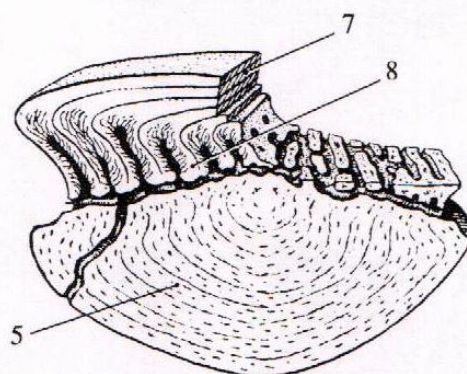


Рис. 84

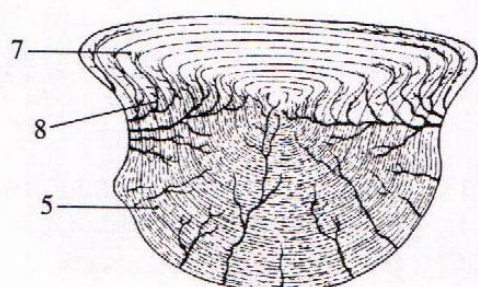


Рис. 85

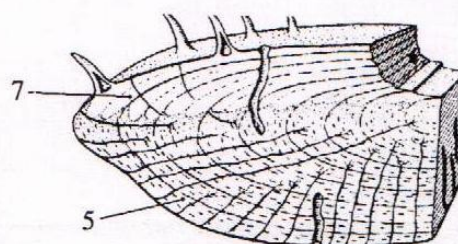


Рис. 86

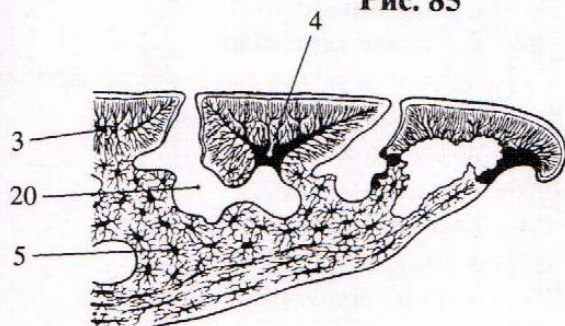


Рис. 87

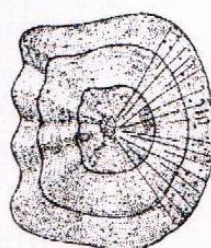


Рис. 88

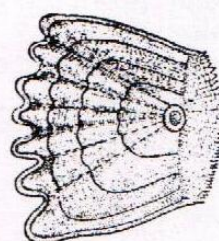


Рис. 89

Таблица XII

ПОКРОВЫ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Рис. 90. Кожа сома

Рис. 91. Кожа лягушки

Рис. 92. Схема чешуи агамы во время линьки

Рис. 93. Три стадии развития контурного пера

Рис. 94. Развитие пухового пера

Рис. 95. Строение пера

Рис. 96. Схема бородок пера

Рис. 97. Строение волоса

- 1 – эпидермис;
- 2 – кориум;
- 3 – одноклеточные слизистые железы;
- 4 – многоклеточные железы;
- 5 – пигментные клетки;
- 6 – роговой слой;
- 7 – зернистый слой;
- 8 – промежуточный слой;
- 9 – ростковый (герминативный) слой;
- 10 – стержень пера;
- 11 – опахало;
- 12 – ствол;
- 13 – очин;
- 14 – душка пера;

- 15 – отверстие очина (нижний пупок);
- 16 – бородки первого порядка;
- 17 – бородки второго порядка;
- 18 – сальная железа;
- 19 – сердцевина волоса;
- 20 – корковое вещество;
- 21 – оболочка между влагалищем волоса и
волосяным мешочком;
- 22 – волосяной мешочек;
- 23 – влагалище волоса;
- 24 – сосочек волоса;
- 25 – жировая ткань;
- 26 – мышца волосяного мешочка;
- 27 – верхний пупок

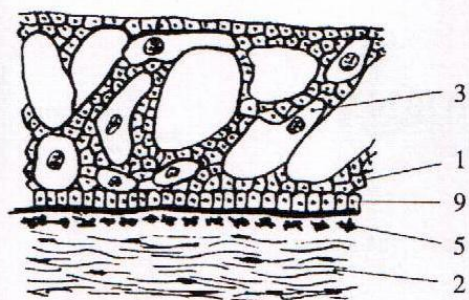


Рис. 90

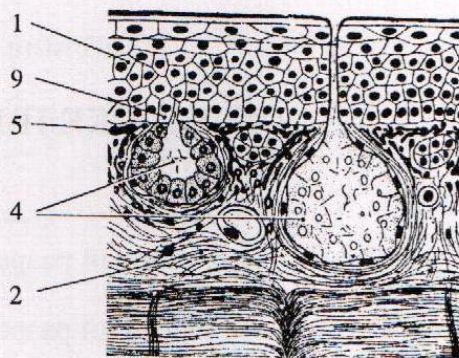


Рис. 91

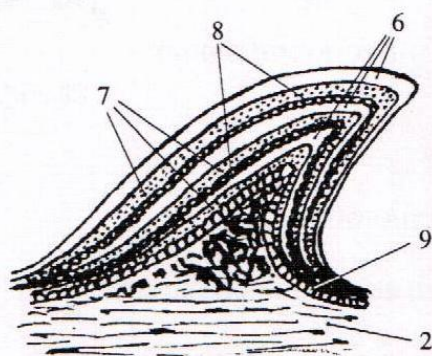


Рис. 92

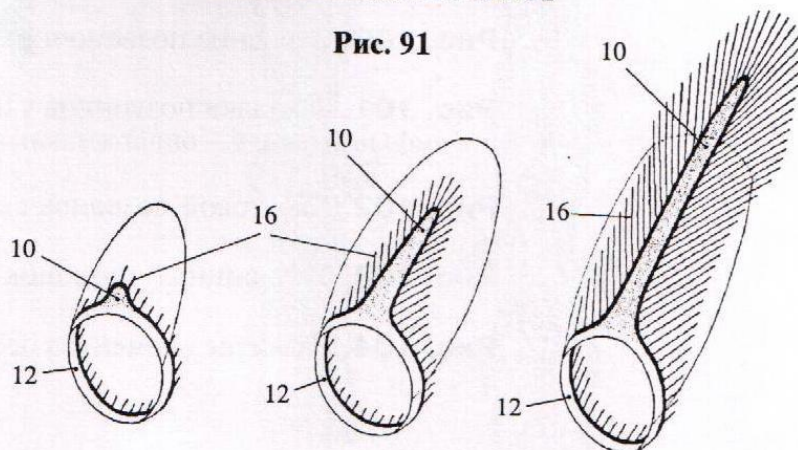


Рис. 93

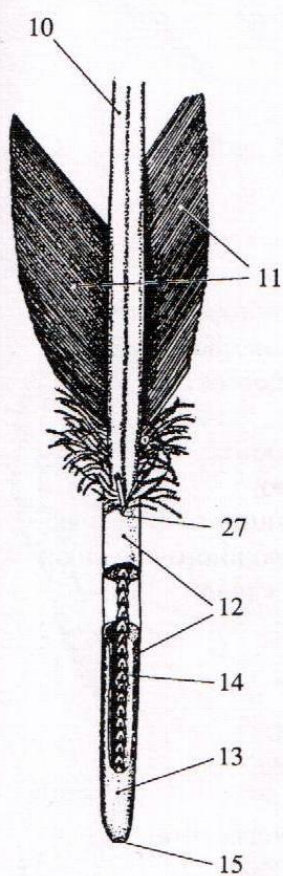


Рис. 95

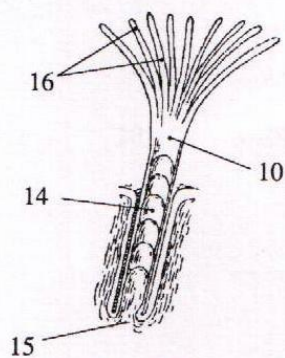


Рис. 94

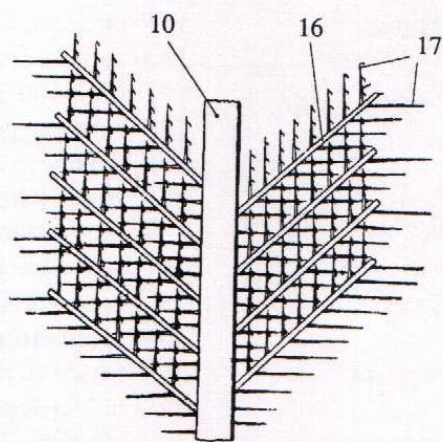


Рис. 96

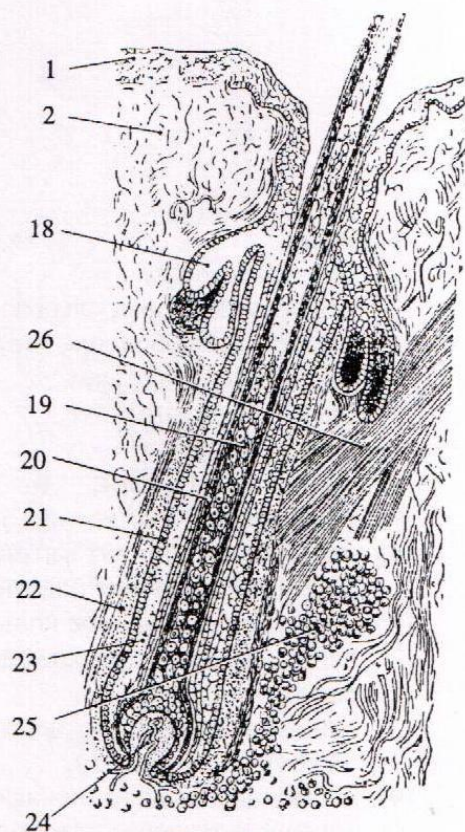


Рис. 97

Таблица XIII

ОСЕВОЙ СКЕЛЕТ ХОРДОВЫХ

Рис. 98. Поперечный разрез хорды ланцетника

Рис. 99. Поперечный разрез хорды миноги

Рис. 100. Строение позвоночника акулы

Рис. 101. Закладка позвонков у наземных позвоночных
а – амфицельный; *б* – опистоцельный

Рис. 102. Хвостовой позвонок акулы

Рис. 103. Туловищный позвонок костистой рыбы

Рис. 104. Развитие элементов осевого скелета позвоночных

- 1 – хорда;
- 2 – эпителий хорды;
- 3 – наружная эластическая оболочка хорды;
- 4 – волокнистая оболочка хорды;
- 5 – соединительная ткань;
- 6 – элементы верхних дуг;
- 7 – тело позвонка;
- 8 – хрящ внутри хорды;
- 9 – межпозвоночные хрящи;
- 10 – вставочный элемент верхней дуги (верхняя вставочная пластинка);
- 11 – кальцифицированное кольцо;
- 12 – основной элемент верхней дуги (верхняя основная пластинка);
- 13 – основной элемент нижней дуги (нижняя основная пластинка);
- 14 – вставочный элемент нижней дуги (нижняя вставочная пластинка);

- 15 – канал для хвостовой артерии;
- 16 – канал для хвостовой вены;
- 17 – остистый отросток;
- 18 – верхняя дуга;
- 19 – боковой отросток;
- 20 – нижнее ребро;
- 21 – отверстие спинного корешка;
- 22 – отверстие брюшного корешка;
- 23 – невральный канал;
- 24 – мускулатура;
- 25 – брыжейка;
- 26 – кишечник;
- 27 – полость тела;
- 28 – верхнее ребро;
- 29 – миосепта;
- 30 – горизонтальная септа

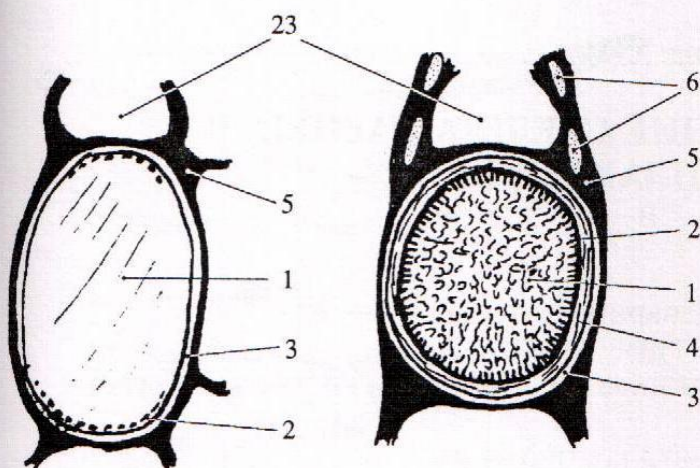


Рис. 98

Рис. 99

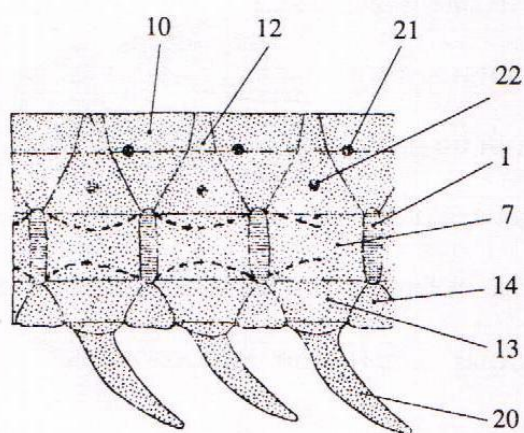


Рис. 100

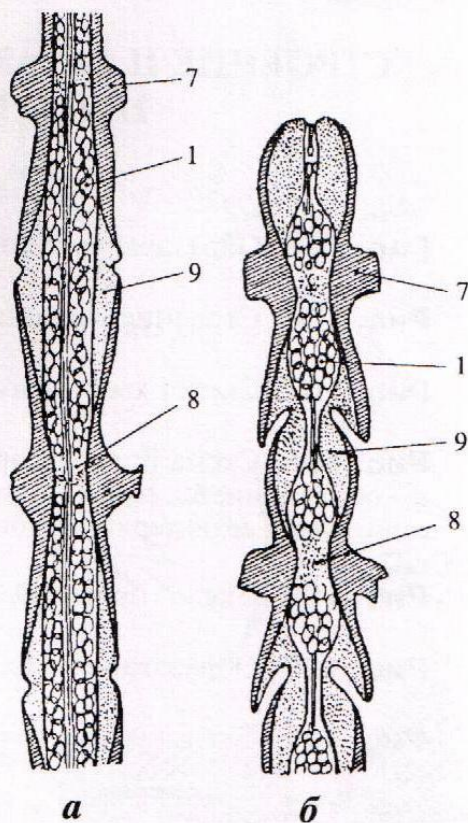


Рис. 101

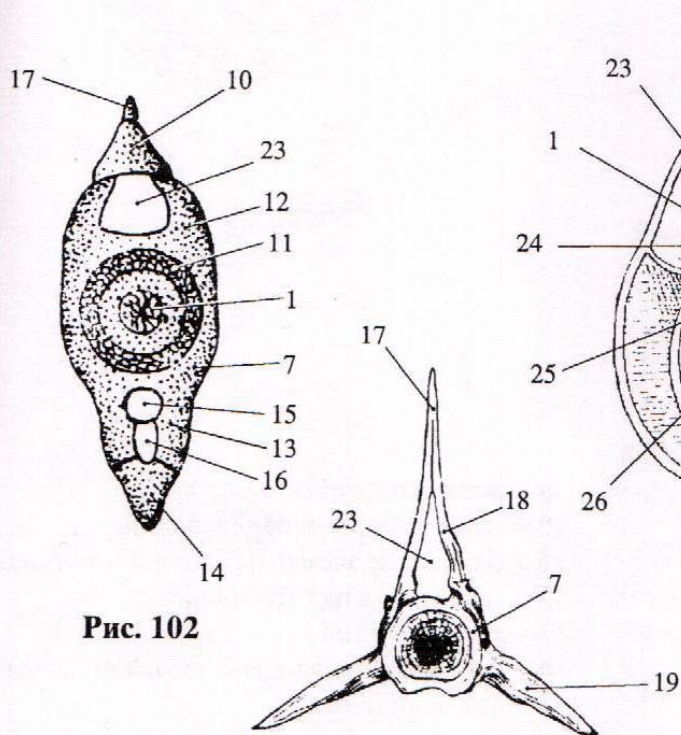


Рис. 102

Рис. 103

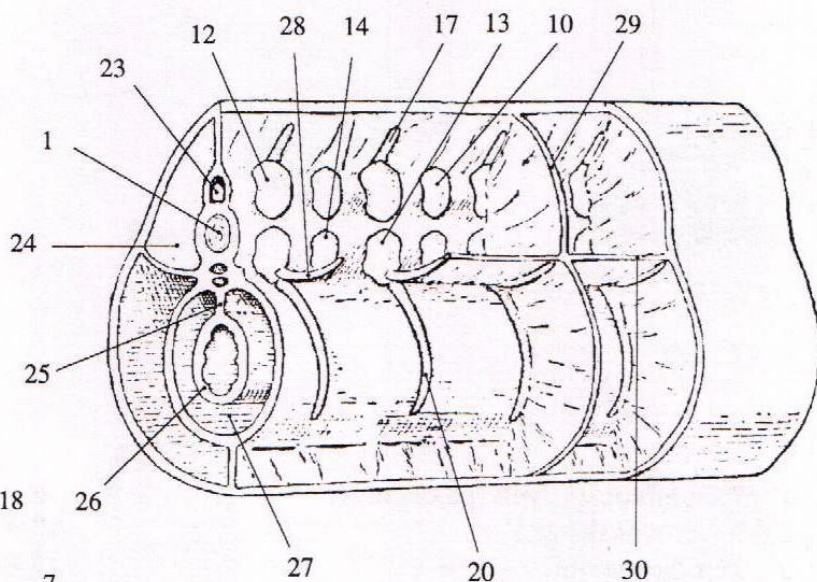


Рис. 104

Таблица XIV

СТРОЕНИЕ И ОБРАЗОВАНИЕ СКЕЛЕТА ПАРНЫХ И НЕПАРНЫХ ПЛАВНИКОВ

Рис. 105. Образование парных и непарных плавников (I – III)

Рис. 106. Строение непарных плавников хрящевых (а) и костистых (б) рыб

Рис. 107. Скелет хвостового плавника костистых рыб

Рис. 108. Схема преобразования жаберной перегородки в конечность
а – образование биссериального архиптеригия из жаберного луча; б – образование уни-
сериального архиптеригия из биссериального (теория Гегенбауэра)

Рис. 109. Скелет передней конечности ксенокантуса

Рис. 110. Образование парных конечностей по Северцову (I – III)

Рис. 111. Скелет грудного плавника кладосеlexии

Рис. 112. Скелет тазового пояса и брюшных плавников плащеносной акулы

Рис. 113. Скелет тазового пояса и брюшных плавников осетровой рыбы –
лопатоноса

- 1 – плавниковые лучи (радиалии);
- 2 – эластотрихии;
- 3 – лепидотрихии;
- 4 – плакоидные чешуи;
- 5 – костные чешуи;
- 6 – уростиль;
- 7 – уроневралии;
- 8 – гипуралии;

- 9 – жаберная дуга;
- 10 – лучи жаберной перегородки;
- 11 – базальные элементы скелета плавника;
- 12 – лучи плавника (радиалии);
- 13 – плечевой пояс;
- 14 – добавочные элементы плечевого пояса;
- 15 – тазовый пояс

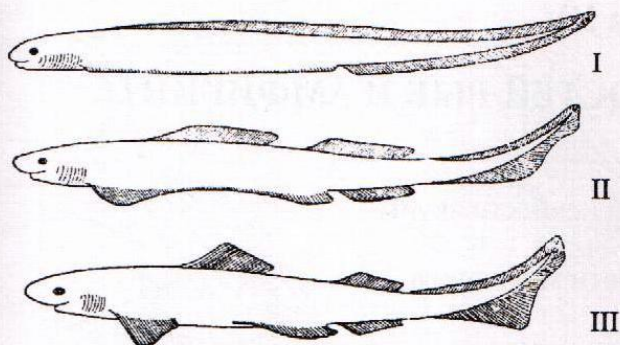


Рис. 105

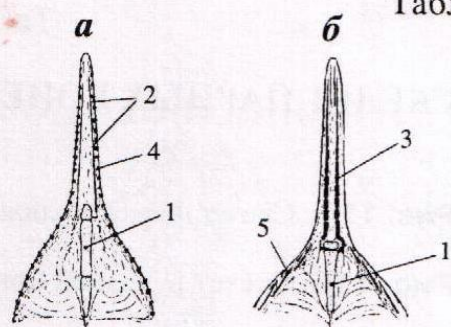


Рис. 106

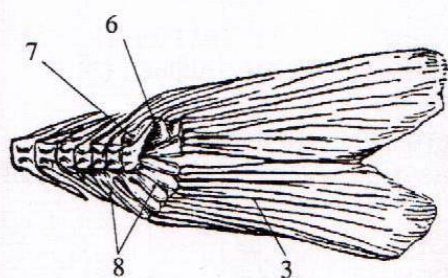


Рис. 107

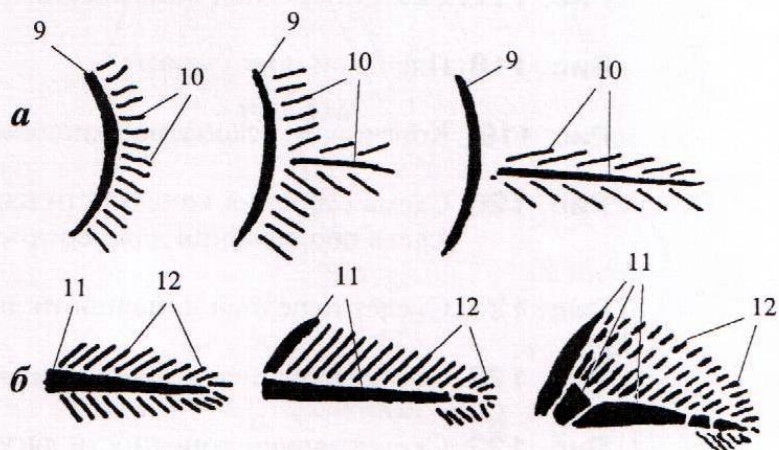


Рис. 108

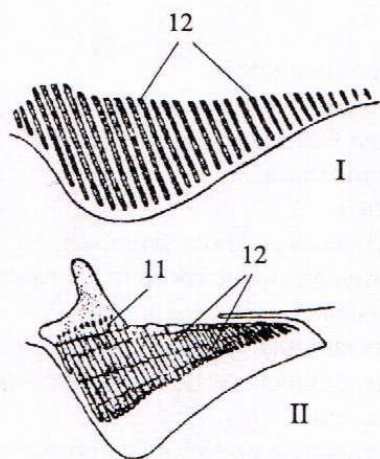


Рис. 109

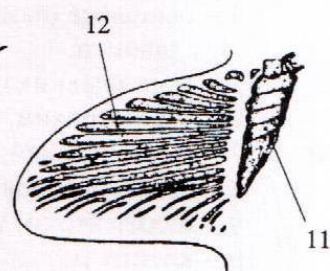
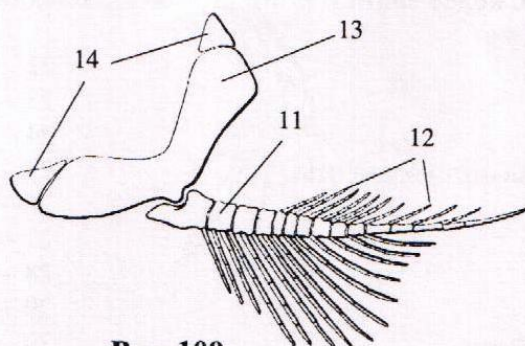


Рис. 111

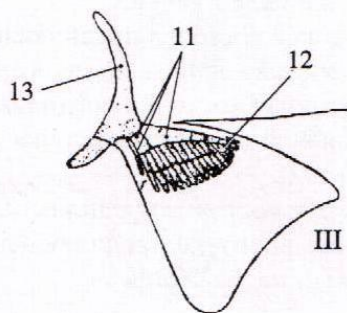


Рис. 110

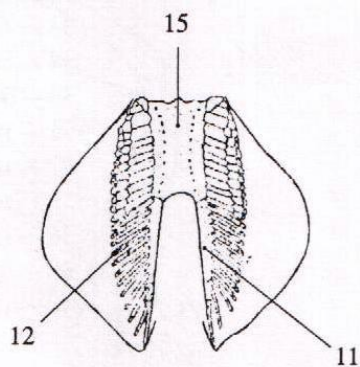


Рис. 112

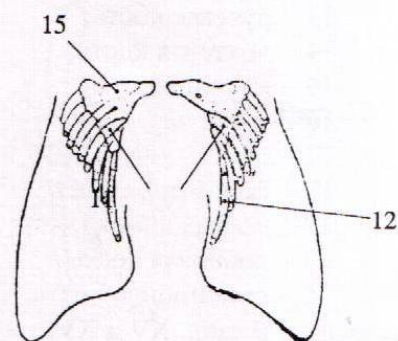


Рис. 113

Таблица XV

СКЕЛЕТ ПАРНЫХ КОНЕЧНОСТЕЙ РЫБ И АМФИБИЙ

Рис. 114. Скелет плечевого пояса и конечности акулы

Рис. 115. Скелет передней конечности многопера

Рис. 116. Скелет передней конечности цератода

Рис. 117. Скелет передней конечности эустеноптерона

Рис. 118. Плечевой пояс судака

Рис. 119. Конечности ископаемой кистеперой рыбы (а) и стегоцефала (б)

Рис. 120. Схема строения конечности наземного позвоночного
(слева обозначения для передней конечности, справа — для задней)

Рис. 121. Скелет передней конечности лягушки

Рис. 122. Скелет передней конечности аксолотля

Рис. 123. Скелет задней конечности лягушки

Рис. 124. Скелет задней конечности аксолотля

- 1 — плечевой пояс;
- 2 — лопатка;
- 3 — коракоид;
- 4 — основные (базальные) элементы плавника;
- 5 — лучи плавника;
- 6 — эластотрихии;
- 7 — лепидотрихии;
- 8 — задневисочная кость;
- 9 — надклеитрум;
- 10 — клеитрум;
- 11 — подклеитрум;
- 12 — плечевая кость;
- 13 — лучевая кость;
- 14 — локтевая кость;
- 15 — ключица;
- 16 — запястье;
- 17 — пясть;
- 18 — фаланги пальцев;
- 19 — подвздошная кость;
- 20 — лобковая кость;
- 21 — седалищная кость;

- 22 — бедренная кость;
- 23 — большая берцовая кость;
- 24 — малая берцовая кость;
- 25 — предплюсна;
- 26 — плюсна;
- 27 — локтевая косточка запястья;
- 28 — промежуточная косточка запястья;
- 29 — лучевая косточка запястья;
- 30 — центральная косточка запястья;
- 31 — центральная дистальная косточка запястья;
- 32 — дистальные косточки запястья;
- 33 — предпервый палец кисти;
- 34 — малоберцовая косточка предплюсны;
- 35 — большеберцовая косточка предплюсны;
- 36 — промежуточная косточка предплюсны;
- 37 — центральная дистальная косточка предплюсны;
- 38 — центральная косточка предплюсны;
- 39 — дистальные косточки предплюсны;
- 40 — предпервый палец стопы

Примечание. В табл. XV и XVI цифры на рисунках обозначают одни и те же элементы. Римскими цифрами отмечены порядковые номера пальцев.

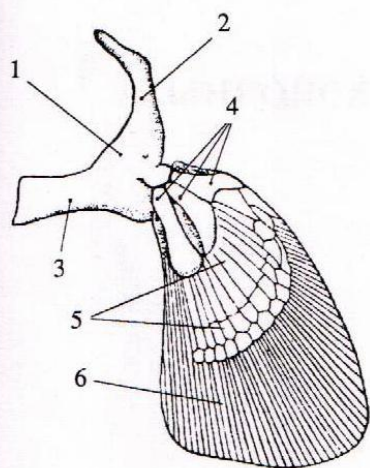


Рис. 114

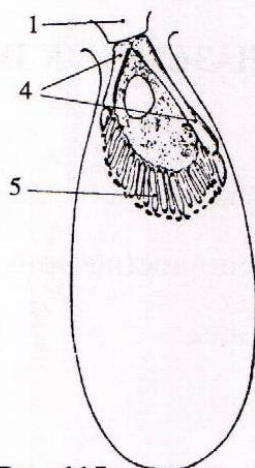


Рис. 115

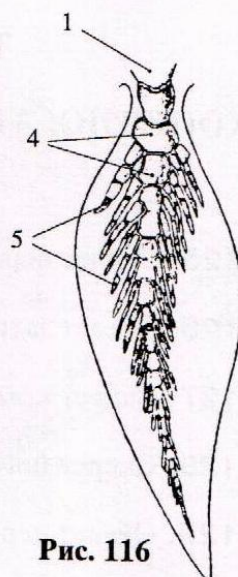


Рис. 116

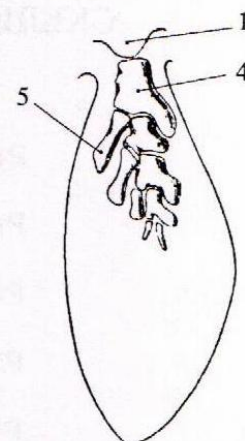


Рис. 117

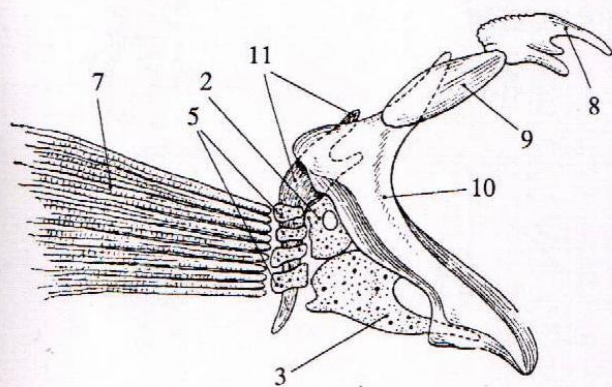
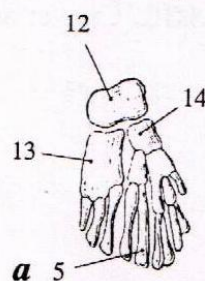
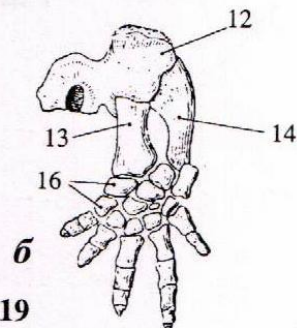


Рис. 118



а



б

Рис. 119

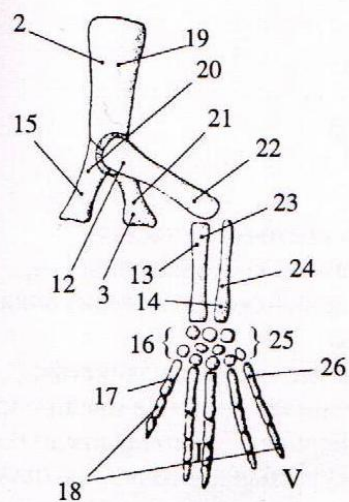


Рис. 120

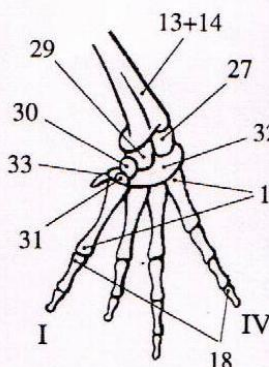


Рис. 121

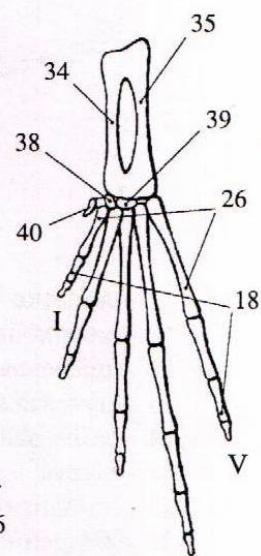


Рис. 123

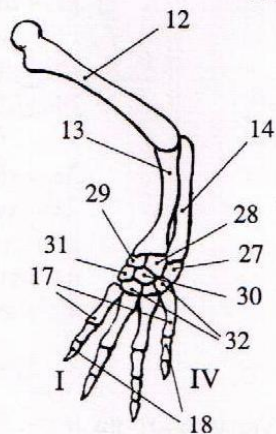


Рис. 122

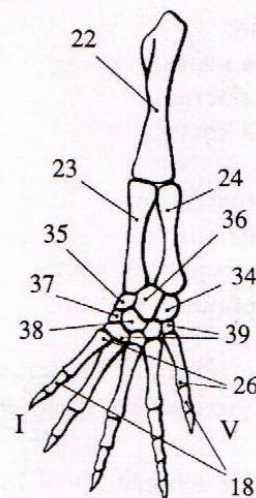


Рис. 124

Таблица XVI

СКЕЛЕТ КОНЕЧНОСТЕЙ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Рис. 125. Скелет передней конечности варана

Рис. 126. Скелет задней конечности варана

Рис. 127. Скелет крыла птицы

Рис. 128. Скелет ноги птицы

Рис. 129. Скелет передней конечности лисы с лопаткой

Рис. 130. Скелет задней конечности лисы

2 – лопатка;
3 – коракоид;
12 – плечевая кость;
13 – лучевая кость;
14 – локтевая кость;
17 – пясть;
18 – фаланги пальцев;
22 – бедренная кость;
23 – большая берцовая кость;
24 – малая берцовая кость;
26 – плюсна;
27 – локтевая косточка запястья;
28 – промежуточная косточка запястья;

29 – лучевая косточка запястья;
30 – центральная косточка запястья;
31 – центральная дистальная косточка запястья;
32 – дистальные косточки запястья;
34 – малоберцовая косточка предплюсны;
35 – большеберцовая косточка предплюсны;
36 – промежуточная косточка предплюсны;
38 – центральная косточка предплюсны;
39 – дистальные косточки предплюсны;
41 – гороховидная косточка;
42 – коленная чашечка

Примечание. Пропуски нумерации в табл. XVI указывают на отсутствие элементов скелета на рисунках. Римскими цифрами обозначены порядковые номера пальцев.

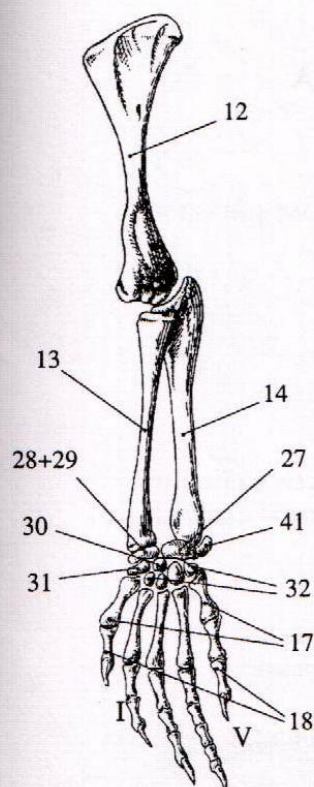


Рис. 125

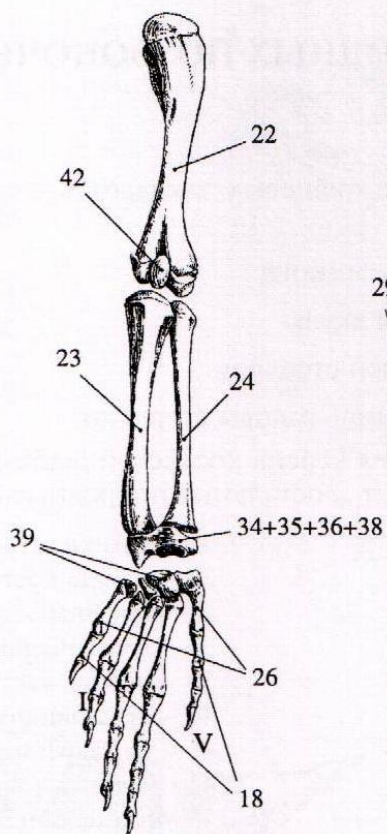


Рис. 126

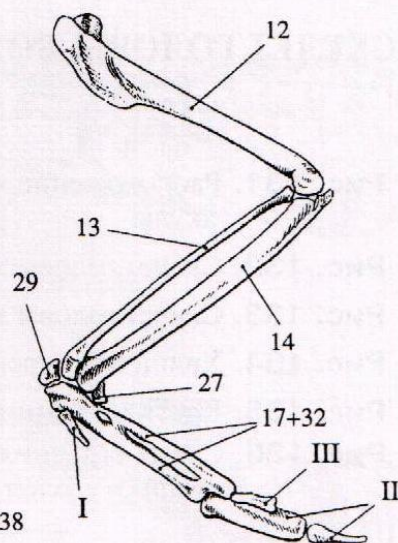


Рис. 127

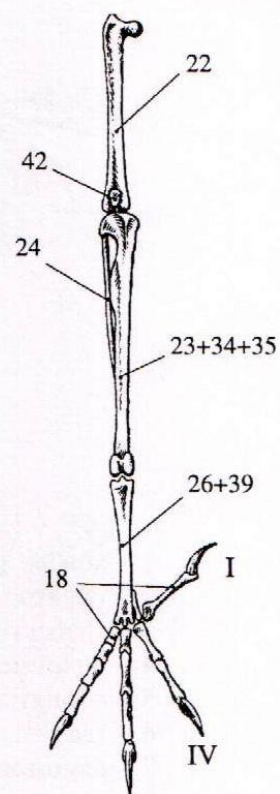


Рис. 128

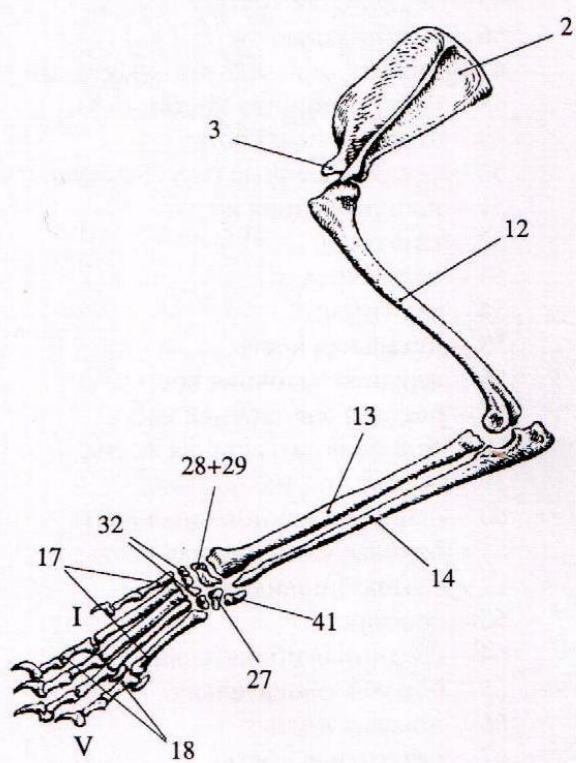


Рис. 129

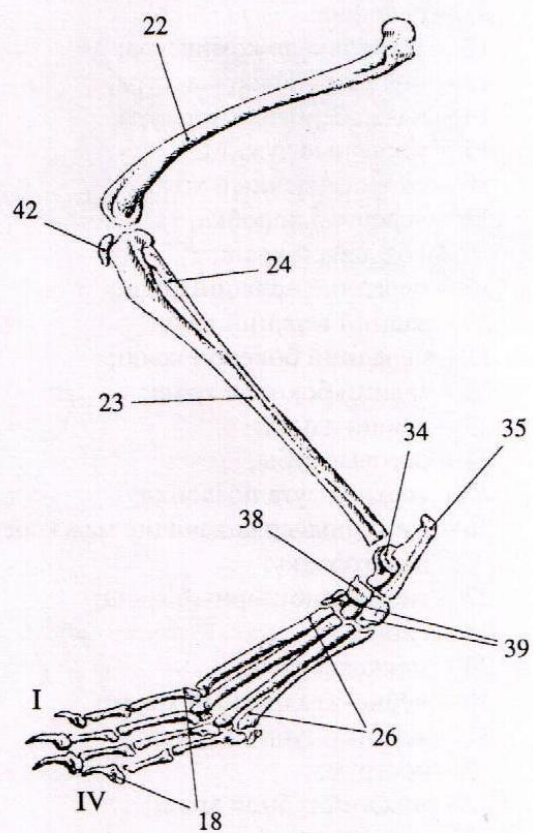


Рис. 130

Таблица XVII

СКЕЛЕТ ГОЛОВЫ ВОДНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Рис. 131. Расположение хрящевых закладок в черепе эмбриона акулы

Рис. 132. Скелет головы миноги

Рис. 133. Скелет головы акулы

Рис. 134. Хрящевой череп стерляди

Рис. 135. Костный панцирь головы стерляди

Рис. 136. Схема строения черепа костистой рыбы (кости жаберной крышки удалены, остальные покровные кости — светлые)

- | | |
|---|--------------------------------------|
| 1 — хорда; | 35 — симплектикум; |
| 2 — паракордалия; | 36 — зубная кость; |
| 3 — трабекула; | 37 — предчелюстная кость; |
| 4 — боковые хрящи; | 38 — верхнечелюстная кость; |
| 5 — обонятельная капсула; | 39 — нёбная кость; |
| 6 — глаз; | 40 — крыловидный хрящ; |
| 7 — слуховая капсула; | 41 — парасфеноид; |
| 8 — обонятельный отдел; | 42 — лобные кости; |
| 9 — глазничный отдел; | 43 — заднелобная кость; |
| 10 — затылочный отдел; | 44 — теменная кость; |
| 11 — гипофиз; | 45 — чешуйчатая кость; |
| 12 — вентральная комиссура; | 46 — надвисочная кость; |
| 13 — поджаберная комиссура; | 47 — кожная верхнезатылочная кость; |
| 14 — наджаберная комиссура; | 48 — предглазничная кость; |
| 15 — жаберные дужки; | 49 — заглазничная кость; |
| 16 — околосоудный хрящ; | 50 — предкрышечные (скуловые) кости; |
| 17 — черепная коробка; | 51 — подкрышечная кость; |
| 18 — кольцевой хрящ; | 52 — ключица; |
| 19 — передний верхний хрящ; | 53 — надклейтрум; |
| 20 — задний верхний хрящ; | 54 — клейтрум; |
| 21 — передний боковой хрящ; | 55 — нухальная кость; |
| 22 — задний боковой хрящ; | 56 — верхнезатылочная кость; |
| 23 — хрящи языка; | 57 — боковая затылочная кость; |
| 24 — роговые зубы; | 58 — основная затылочная кость; |
| 25 — верхняя дуга позвонка; | 59 — ушные кости; |
| 26 — лучи, поддерживающие межаберную перегородку; | 60 — основная клиновидная кость; |
| 27 — гиомандибулярный хрящ; | 61 — боковая клиновидная кость; |
| 28 — гиоид; | 62 — глазоклиновидная кость; |
| 29 — меккелев хрящ; | 63 — сошник; |
| 30 — нёбно-квадратный хрящ; | 64 — срединная обонятельная кость; |
| 31 — верхний губной хрящ; | 65 — боковая обонятельная кость; |
| 32 — рострум; | 66 — носовая кость; |
| 33 — нижний губной хрящ; | 67 — квадратная кость; |
| 34 — интергиале; | 68 — угловая кость; |
| | 69 — крыловидные кости |

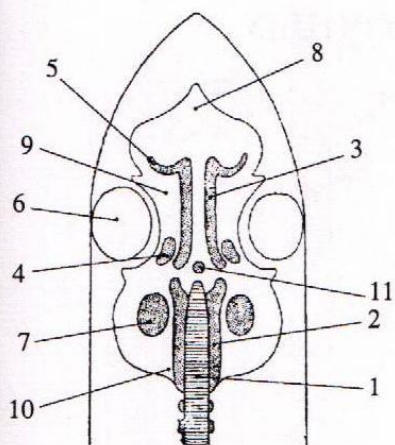


Рис. 131

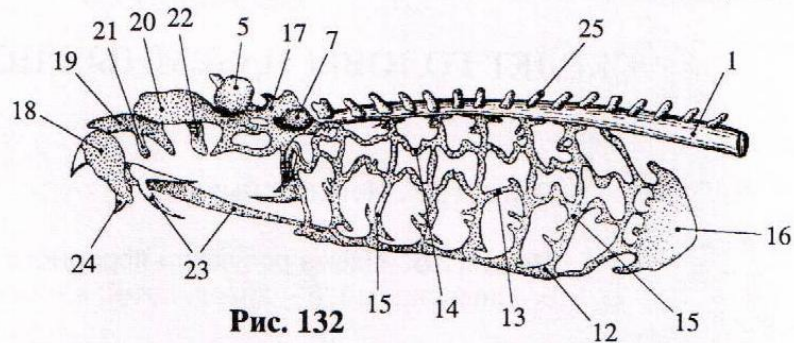


Рис. 132

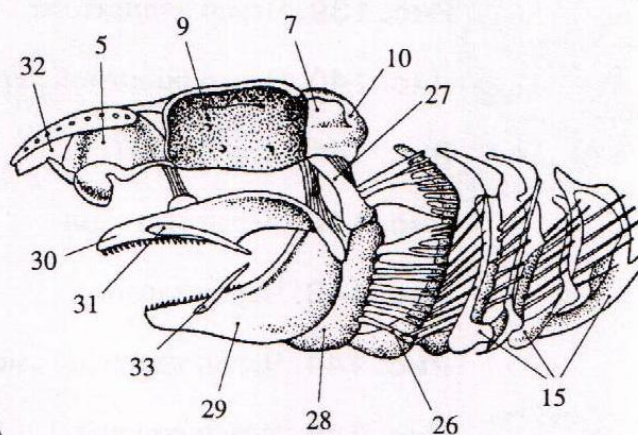


Рис. 133

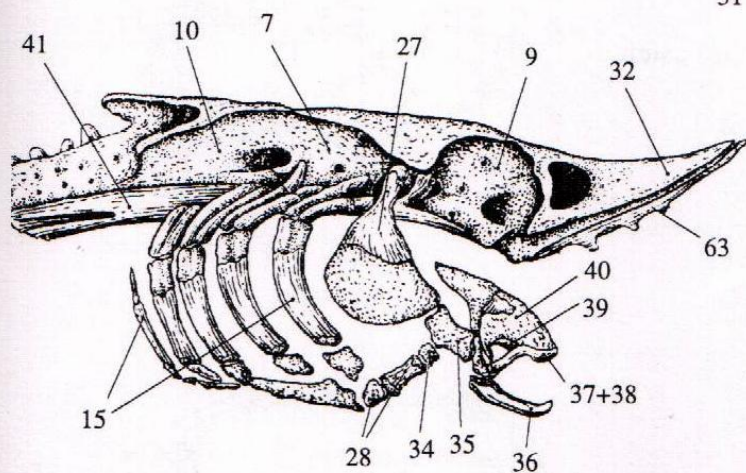


Рис. 134

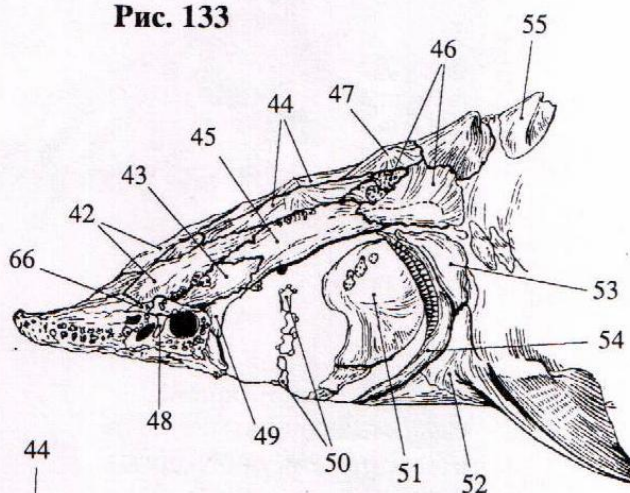


Рис. 135

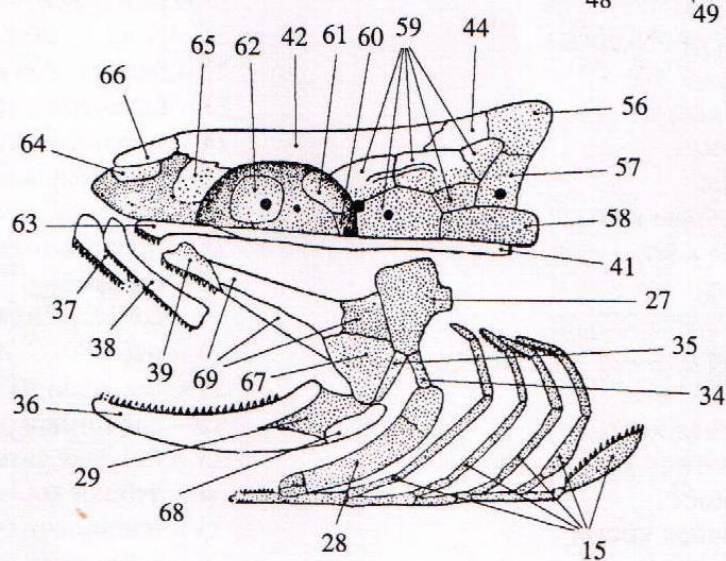


Рис. 136

Таблица XVIII

СКЕЛЕТ ГОЛОВЫ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Рис. 137. Череп сеймурии

Рис. 138. Схема редукции черепного панциря
а — анапсидный; б — диапсидный; в — синапсидный

Рис. 139. Череп аллигатора

Рис. 140. Череп болотной черепахи

Рис. 141. Череп лисы

Рис. 142. Череп гаттерии

Рис. 143. Череп варана

Рис. 144. Череп ядовитой змеи

Рис. 145. Череп вороны

1 — отверстия для ноздрей;
2 — отверстия для глаз;
3 — отверстие теменного органа;
4 — височная яма;
5 — заглазничная кость;
6 — чешуйчатая кость;
7 — скуловая кость;
8 — квадратноскуловая кость;
9 — заднетеменная кость;
10 — теменная кость;
11 — лобная кость;
12 — носовая кость;
13 — межчелюстная кость;
14 — верхнечелюстная кость;
15 — предлобная кость;
16 — заднелобная кость;
17 — верхнезатылочная кость;
18 — квадратная кость;

19 — слезная кость;
20 — межтеменная кость;
21 — затылочный мыщелок;
22 — барабанная кость;
23 — слуховой проход;
24 — межвисочная кость;
25 — верхнекрыловидная кость;
26 — крыловидная кость;
27 — предглазничная кость;
28 — стремечко;
29 — сочленовная кость;
30 — нёбная кость;
31 — поперечная кость;
32 — срединная обонятельная кость;
33 — боковая затылочная кость;
34 — зубная кость;
35 — надвисочная кость;
36 — табличная кость

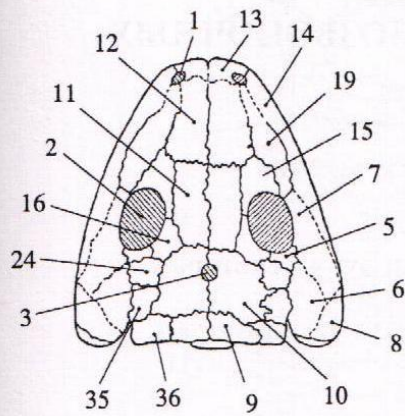


Рис. 137

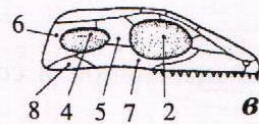
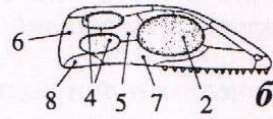
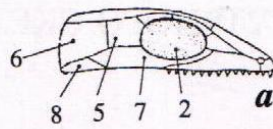


Рис. 138

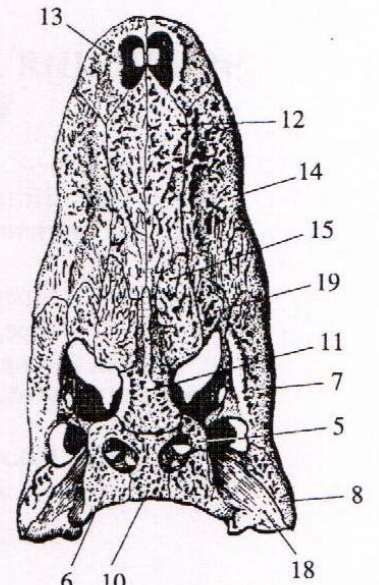


Рис. 139

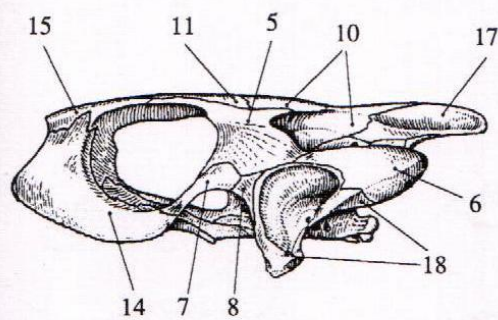


Рис. 140

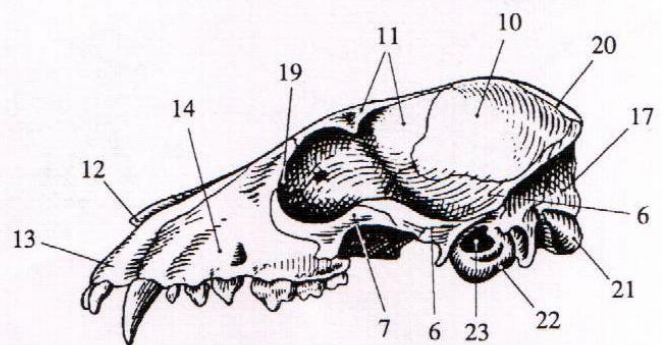


Рис. 141

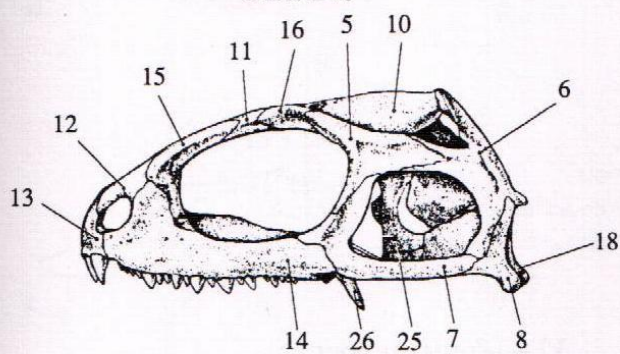


Рис. 142

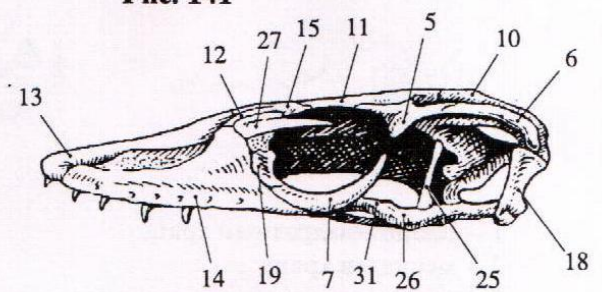


Рис. 143

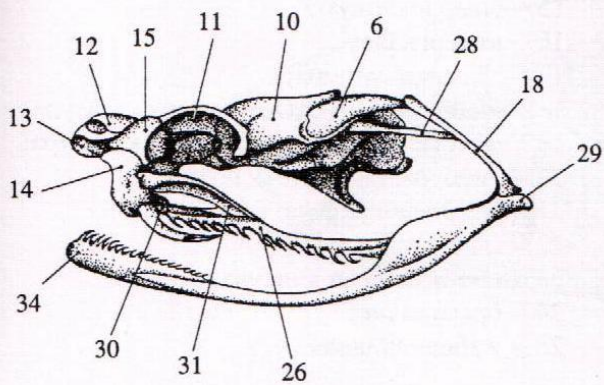


Рис. 144

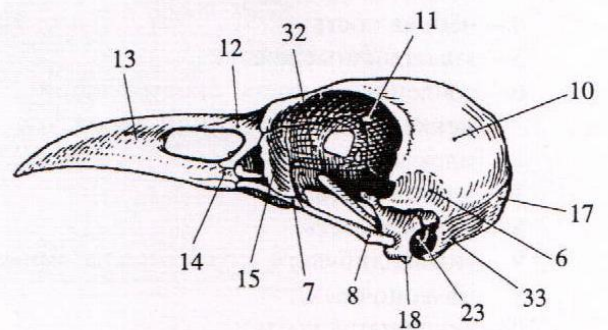


Рис. 145

Таблица XIX

ЭВОЛЮЦИЯ ВИСЦЕРАЛЬНОГО СКЕЛЕТА ПОЗВОНОЧНЫХ

Рис. 146. Типы причленения висцерального скелета к черепу
а, б — амфистилия; *в* — гиостилия; *г* — аутостилиа

Рис. 147. Преобразование челюстной и подъязычной дуг у некоторых представителей позвоночных
а — акула; *б* — костистая рыба; *в* — амфибия; *г* — рептилия; *д* — териодонт; *е* — млекопитающее

Рис. 148. Соотношение висцеральной и соматической мускулатуры у позвоночных

- 1 — нёбно-квадратный хрящ;
- 2 — меккелев хрящ;
- 3 — квадратная кость (наковальня млекопитающих);
- 4 — нёбная кость;
- 5 — крыловидные кости;
- 6 — сочленовная кость (окостеневший меккелев хрящ, будущий молоточек млекопитающих);
- 7 — зубная кость;
- 8 — угловая кость;
- 9 — гиомандибуляре (стремечко наземных позвоночных);
- 10 — чешуйчатая кость;
- 11 — гиоид;

- 12 — нёбный отросток;
- 13 — ушной отросток;
- 14 — нижняя челюсть;
- 15 — симплектикум;
- 16 — интергиале;
- 17 — глазные мышцы;
- 18 — надосевая соматическая мускулатура;
- 19 — подосевая соматическая мускулатура;
- 20 — висцеральная мускулатура;
- 21 — слуховая капсула;
- 22 — глаз;
- 23 — обонятельная капсула;
- 24 — брызгальце;
- 25 — жаберная щель

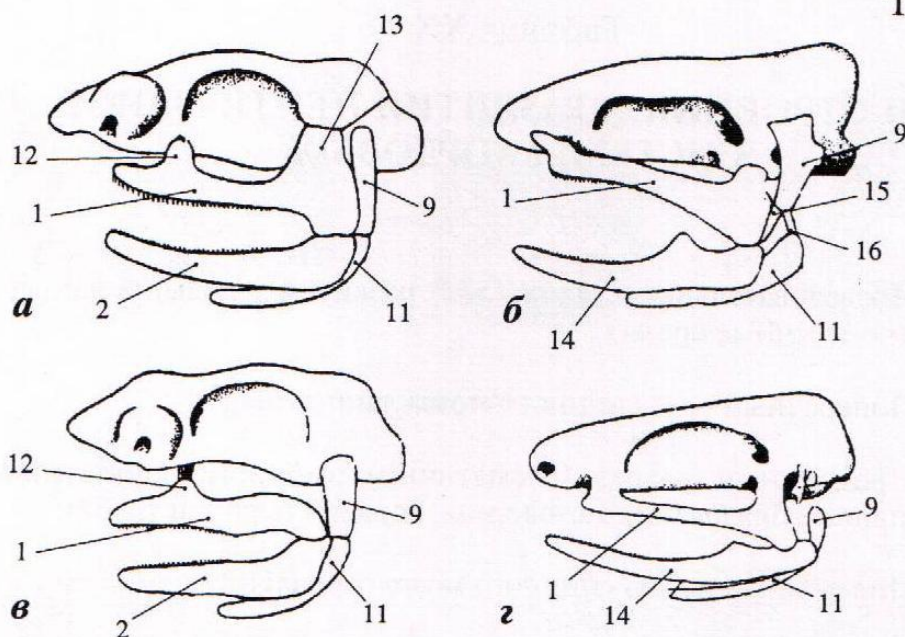


Рис. 146

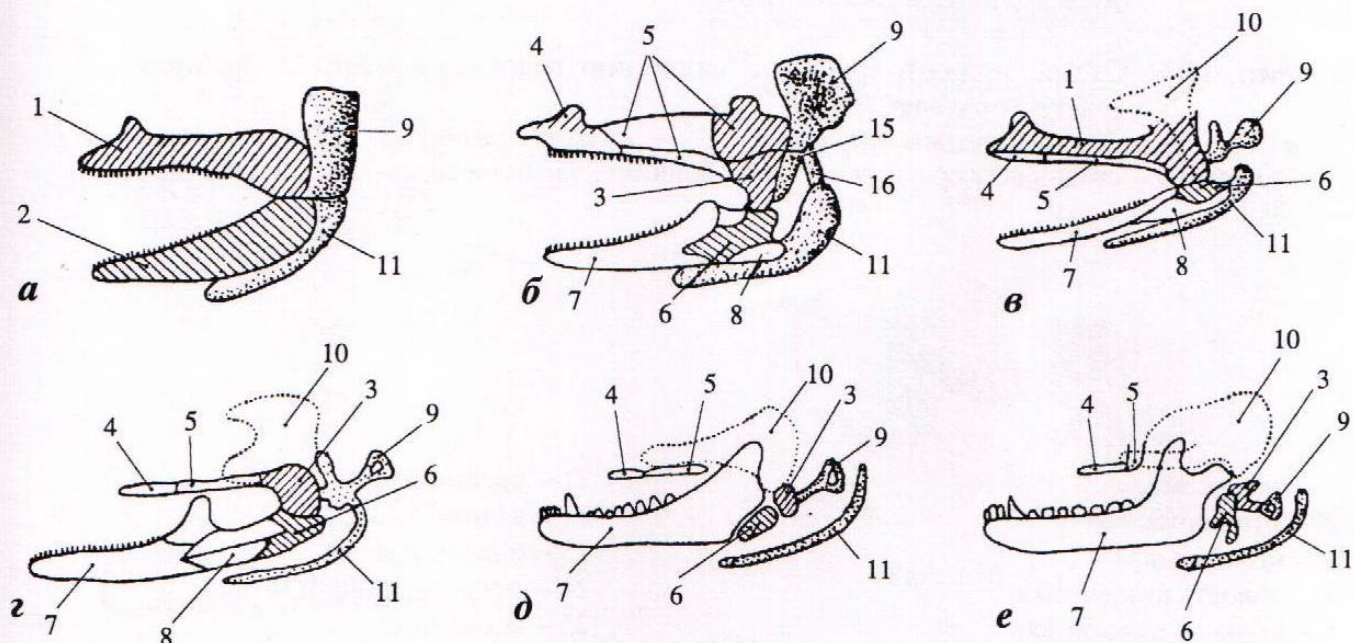


Рис. 147

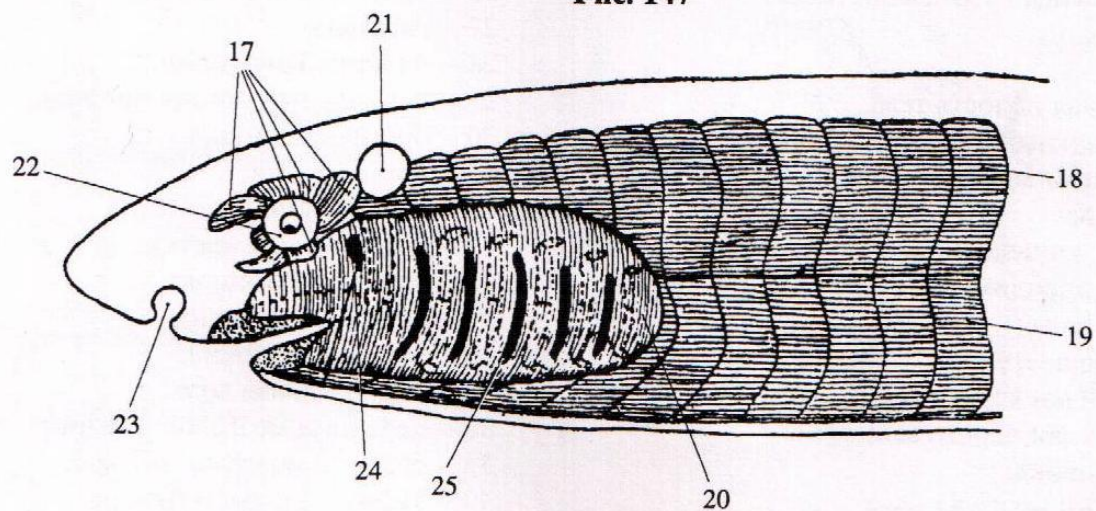


Рис. 148

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ХОРДОВЫХ

Рис. 149. Последовательные стадии (а–г) развития зародыша ланцетника (поперечные срезы)

Рис. 150. Поперечный срез спинного мозга ланцетника

Рис. 151. Продольный разрез (схематично) эмбриона ланцетника на стадии образования мезодермы, хорды и нервной трубки

Рис. 152. Поперечный разрез спинного мозга черепахи

Рис. 153. Последовательные стадии (а–в) развития головного мозга позвоночных (схематично)

Рис. 154. Схема, иллюстрирующая эволюцию головного мозга и органов чувств хордовых

а — стадия бесчерепных хордовых; б — стадия развития трех мозговых пузырей; в — стадия обособления органов обоняния, зрения и слуха

- | | |
|-----------------------------------|---------------------------------|
| 1 — эктодерма; | 21 — средний мозг; |
| 2 — энтодерма; | 22 — задний мозг; |
| 3 — мезодерма; | 23 — спинной мозг; |
| 4 — полость кишечника; | 24 — промежуточный мозг; |
| 5 — нервная пластинка; | 25 — мозжечок; |
| 6 — центральная нервная система; | 26 — продолговатый мозг; |
| 7 — невроцель; | 27 — гипофиз; |
| 8 — хорда; | 28 — парietальный орган; |
| 9 — вторичная полость тела; | 29 — пениальный орган (эпифиз); |
| 10 — парietальный листок брюшины; | 30 — орган обоняния; |
| 11 — висцеральный листок брюшины; | 31 — орган зрения; |
| 12 — невропор; | 32 — орган слуха; |
| 13 — нервно-кишечный канал; | 33 — чувствующие клетки; |
| 14 — клетки эпендимы; | 34 — спинной корешок; |
| 15 — глазки Гессе; | 35 — брюшной корешок; |
| 16 — белое вещество; | 36 — опорные волокна; |
| 17 — нижний рог серого вещества; | 37 — обонятельная доля; |
| 18 — верхний рог серого вещества; | 38 — передний мозговой пузырь; |
| 19 — серая спайка; | 39 — средний мозговой пузырь; |
| 20 — передний мозг; | 40 — задний мозговой пузырь |

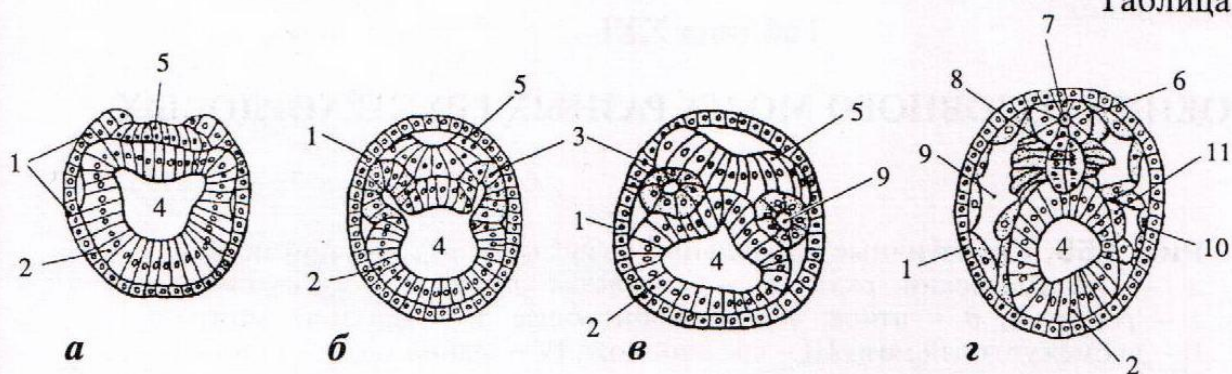


Рис. 149

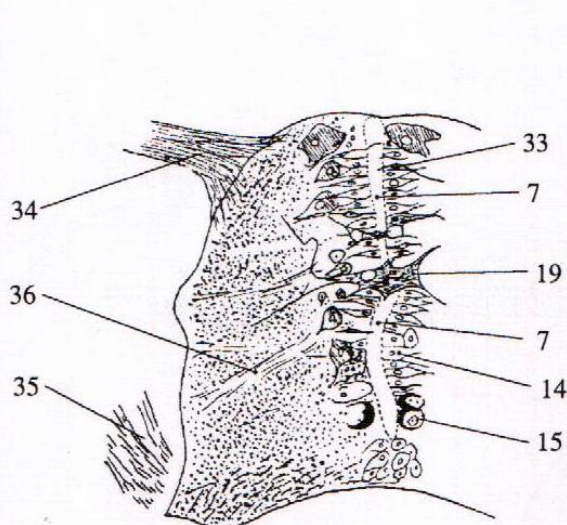


Рис. 150

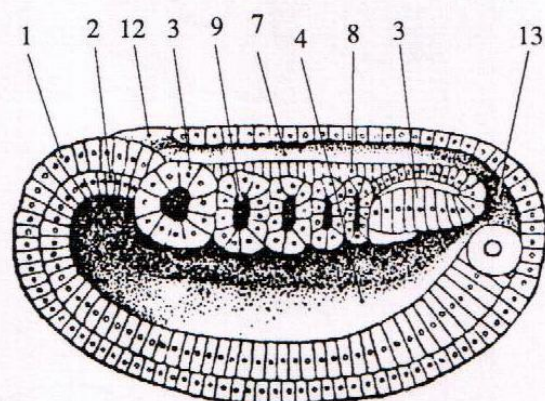


Рис. 151

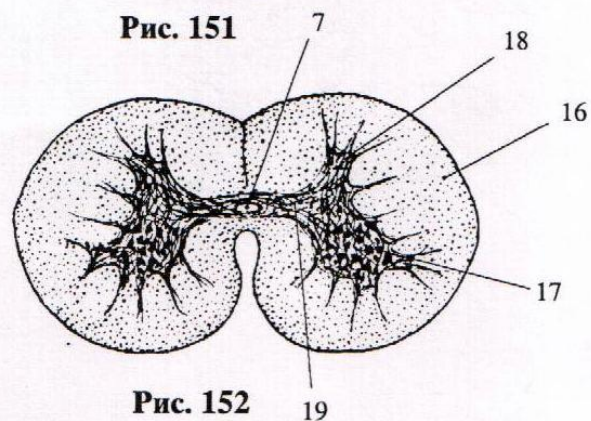


Рис. 152

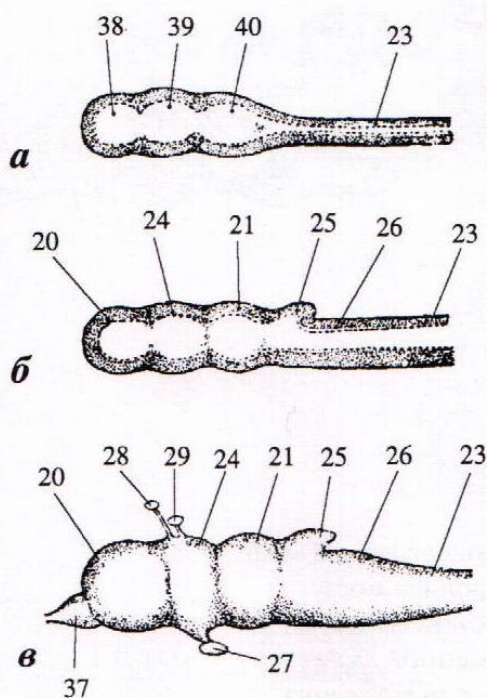


Рис. 153

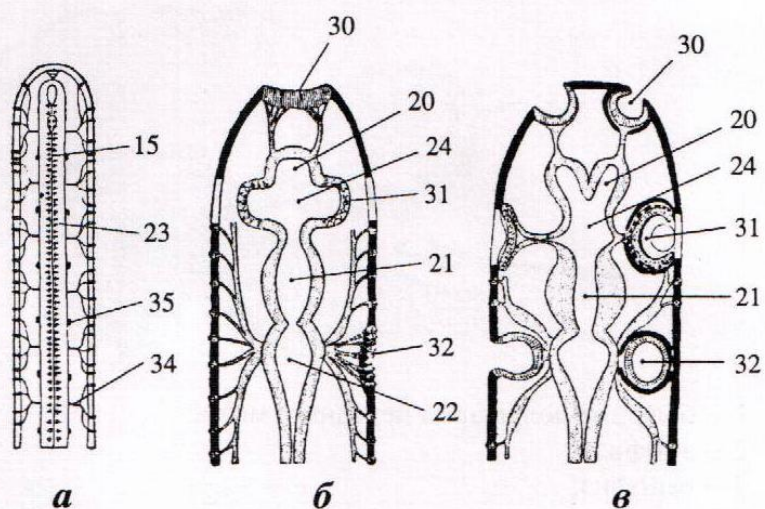


Рис. 154

Таблица XXI

СТРОЕНИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА РАЗНЫХ ГРУПП ХОРДОВЫХ

Рис. 155. Схематичные продольные разрезы через головной мозг
а — электрический скат; *б* — костистая рыба; *в* — лягушка;
г — рептилия; *д* — птица; *е* — млекопитающее. I — передний мозг;
II — промежуточный мозг; III — средний мозг; IV — задний мозг

- 1 — большие полушария переднего мозга;
- 2 — эпифиз;
- 3 — гипофиз;
- 4 — зрительные доли;
- 5 — мозжечок;

- 6 — продолговатый мозг;
- 7 — варолиев мост;
- 8 — сосудистый мешок;
- 9 — теменной глаз;
- 10 — клапан мозжечка

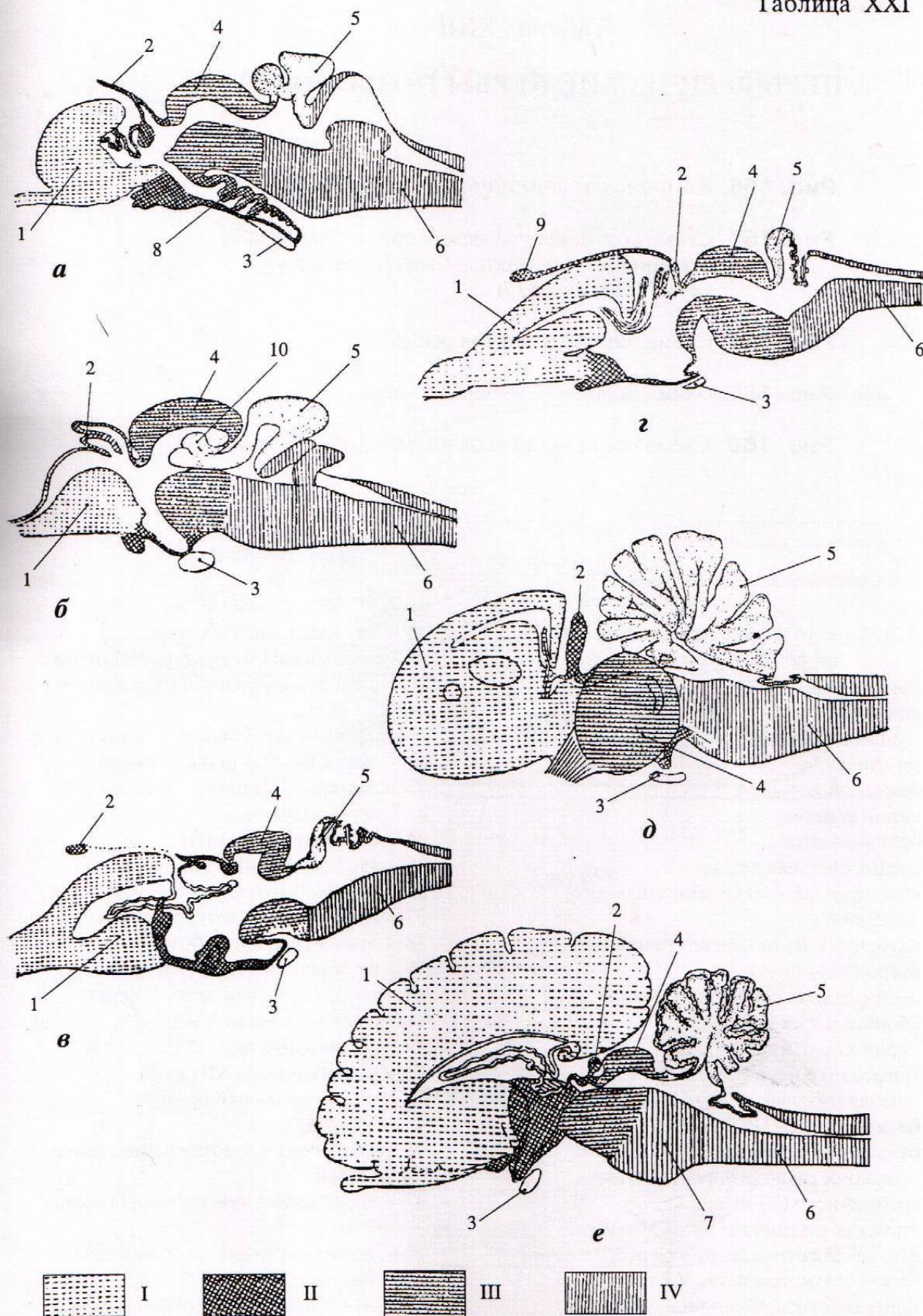


Рис. 155

Таблица XXII

ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ НЕРВЫ ПОЗВОНОЧНЫХ

Рис. 156. Компоненты спинномозговых нервов

Рис. 157. Схема соотношений между обонятельными луковицами и обонятельными нервами у акулы (а) и щуки (б)

Рис. 158. Схема головных нервов рыбы

Рис. 159. Схема ветвления жаберного нерва

Рис. 160. Схема головных нервов наземного позвоночного

- | | |
|--|---|
| 1, 2, 3, 4, 5 — соответствующие жаберные щели; | 28 — щечная ветвь VII нерва; |
| 6 — брызгальце; | 29 — нижнечелюстные ветви VII нерва; |
| 7 — спинной мозг; | 30 — нерв боковой линии блуждающего (X) нерва; |
| 8 — спинной корешок; | 31 — нёбная (глоточная) ветвь VII нерва; |
| 9 — ганглий; | 32 — преджаберная ветвь VII нерва; |
| 10 — брюшной корешок; | 33 — гиомандибулярная (зажаберная) ветвь VII нерва; |
| 11 — спинная ветвь; | 34 — слуховой нерв (VIII); |
| 12 — брюшная ветвь; | 35 — языкоглоточный (IX) нерв; |
| 13 — соединительная ветвь; | 36 — нёбная (глоточная) ветвь IX нерва; |
| 14 — чувствующие клетки обонятельного эпителия; | 37 — преджаберная ветвь IX нерва; |
| 15 — клубочки (место переключения на второй нейрон); | 38 — зажаберная ветвь IX нерва; |
| 16 — обонятельная луковица; | 39 — блуждающий нерв (X); |
| 17 — обонятельный нерв (I); | 40 — внутренностная ветвь X нерва; |
| 18 — обонятельный тракт; | 41 — сердечная ветвь X нерва; |
| 19 — зрительный нерв (II); | 42 — добавочный нерв (XI); |
| 20 — глазодвигательный нерв (III); | 43 — подъязычный (XII) нерв; |
| 21 — блоковый нерв (IV); | 44 — парапинеальный орган; |
| 22 — отводящий нерв (VI); | 45 — эпифиз; |
| 23 — поверхностная глазничная ветвь тройничного (V) нерва; | 46 — соматически чувствующие компоненты; |
| 24 — глубокая глазничная ветвь V нерва; | 47 — висцерально чувствующие компоненты; |
| 25 — верхнечелюстная ветвь V нерва; | 48 — висцерально двигательные компоненты; |
| 26 — нижнечелюстная ветвь V нерва; | 49 — соматически двигательные компоненты |
| 27 — поверхностная глазничная ветвь лицевого (VII) нерва; | |

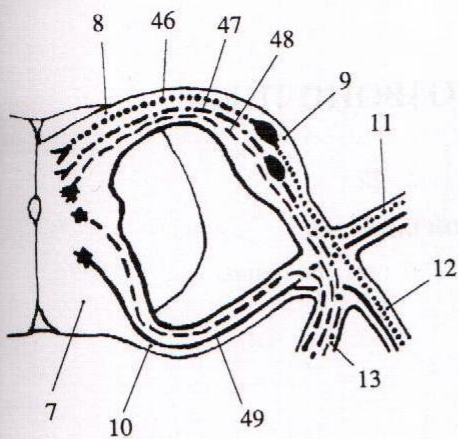


Рис. 156

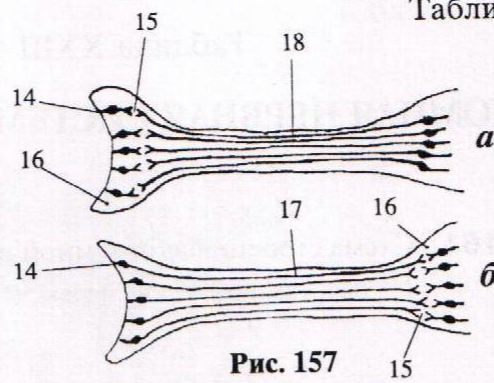


Рис. 157

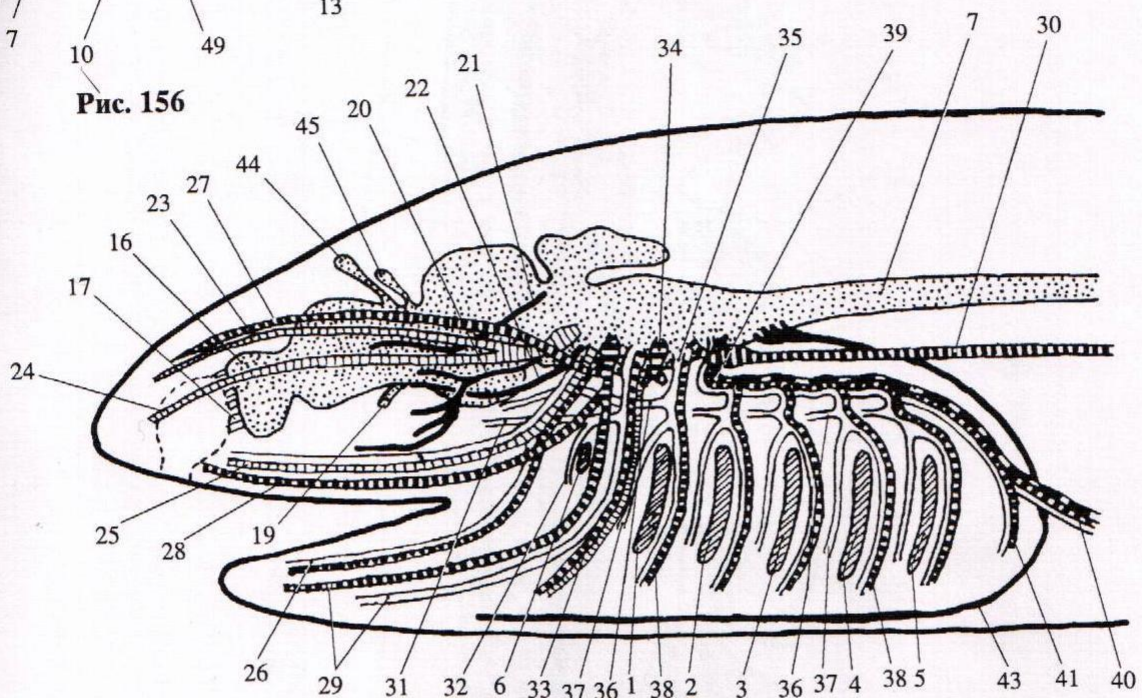


Рис. 158

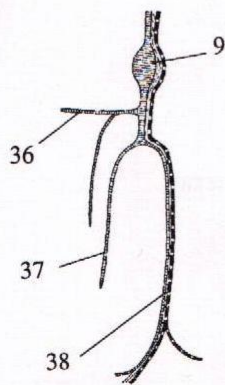


Рис. 159

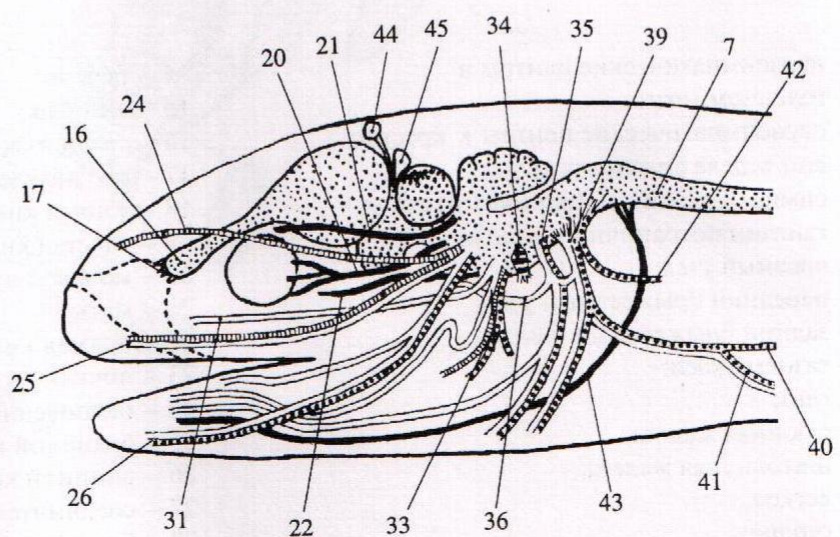


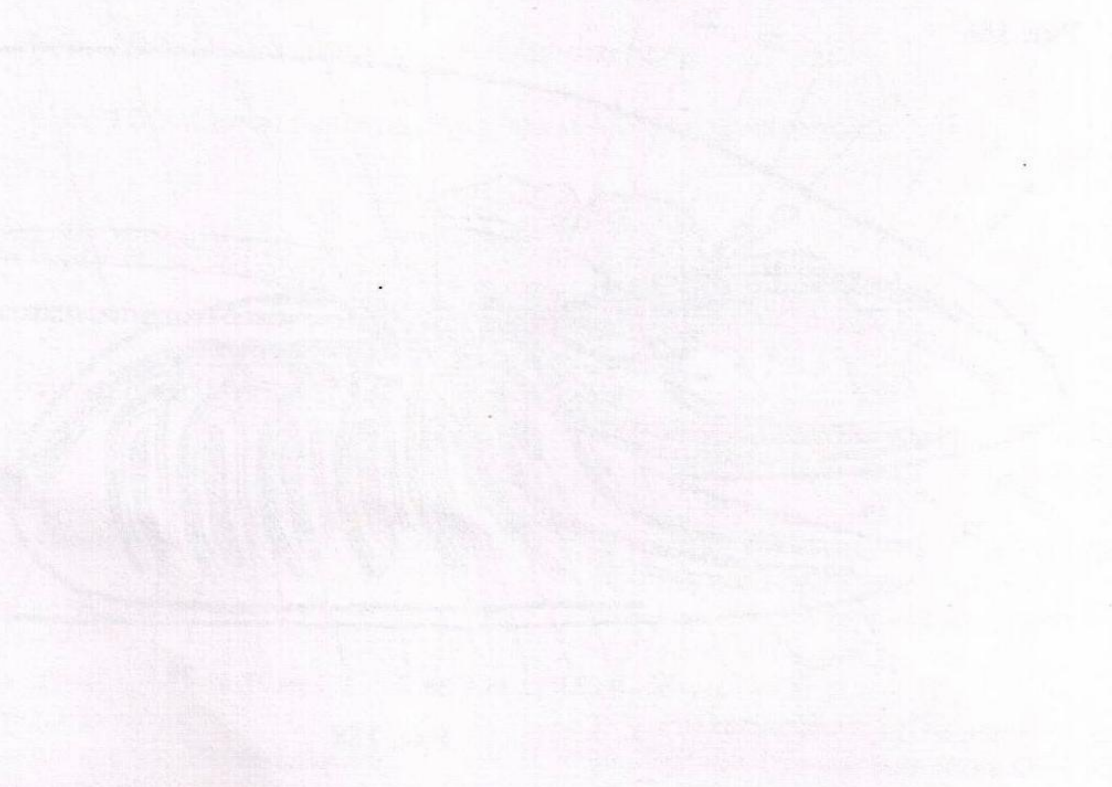
Рис. 160

Таблица XXIII

АВТОНОМНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА ПОЗВОНОЧНЫХ

Рис.161. Схема строения автономной нервной системы

I — парасимпатические нервы; II — симпатические нервы

- 
- | | |
|--|----------------------------|
| 1 — парасимпатические центры в головном мозге; | 14 — печень; |
| 2 — парасимпатические центры в крестцовом отделе спинного мозга; | 15 — желудок; |
| 3 — симпатический (пограничный) ствол; | 16 — селезенка; |
| 4 — ганглии пограничного ствола; | 17 — поджелудочная железа; |
| 5 — чревный узел; | 18 — тонкая кишка; |
| 6 — передний брыжеечный узел; | 19 — толстая кишка; |
| 7 — задний брыжеечный узел; | 20 — мочевого пузыря; |
| 8 — тазовый узел; | 21 — матка; |
| 9 — глаз; | 22 — прямая кишка; |
| 10 — слюнная железа; | 23 — почка; |
| 11 — щитовидная железа; | 24 — надпочечник; |
| 12 — легкое; | 25 — брюшной корешок; |
| 13 — сердце; | 26 — спинной корешок; |
| | 27 — соединительная ветвь; |
| | 28 — блуждающий нерв |

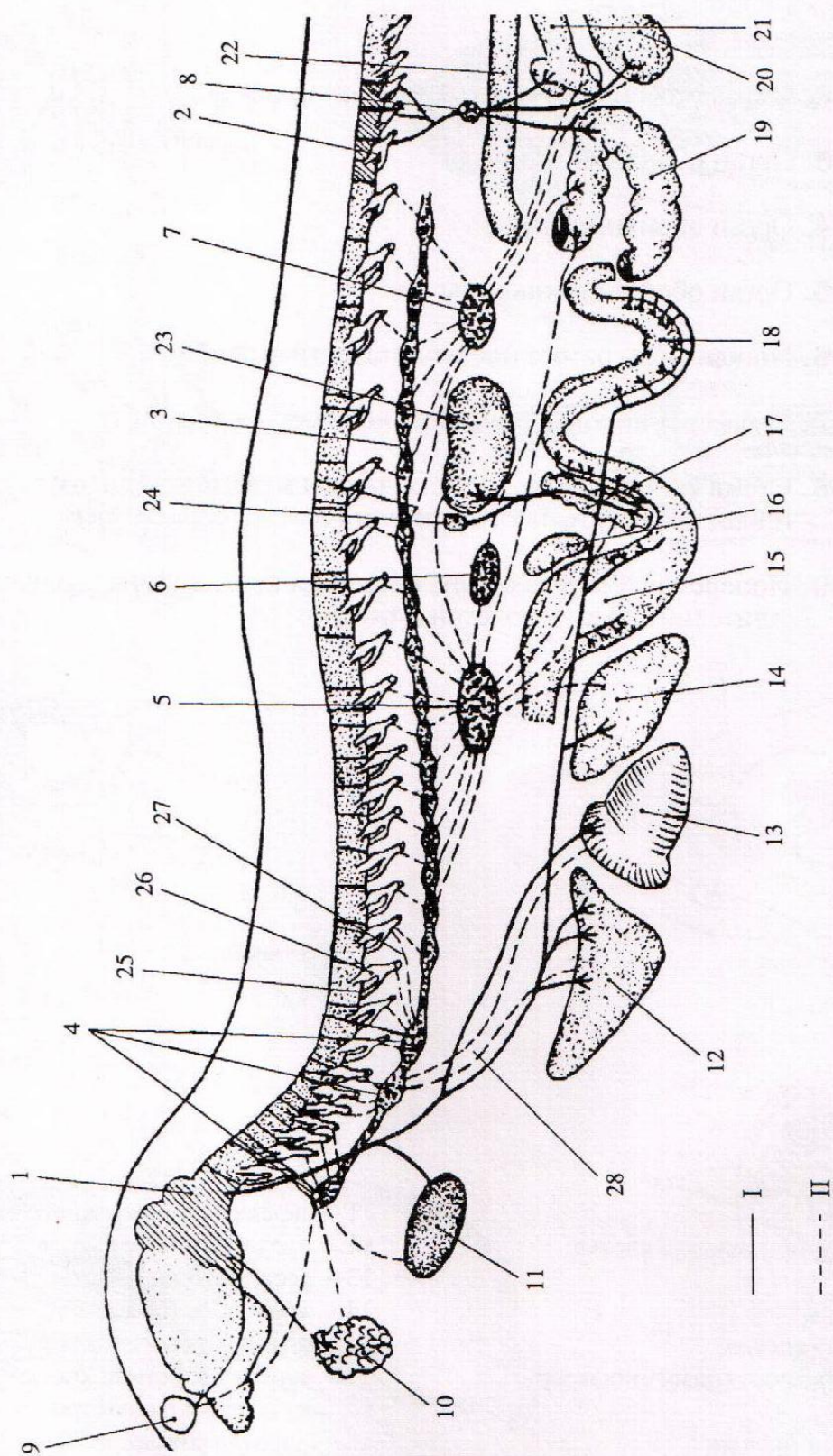


Рис. 161

Таблица XXIV

ОРГАНЫ ОБОНЯНИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Рис. 162. Схема строения обонятельного эпителия

Рис. 163. Орган обоняния миноги

Рис. 164. Орган обоняния акулы

Рис. 165. Орган обоняния миксины

Рис. 166. Поперечный разрез носовой полости амфибии

Рис. 167. Дифференцировка обонятельного мешка ящерицы

Рис. 168. Схема сагиттального разреза головы млекопитающего (область обонятельного эпителия отмечена точками)

Рис. 169. Поперечный разрез органа обоняния крота (обонятельный эпителий показан толстой линией)

- 1 – опорная клетка;
- 2 – чувствующая обонятельная клетка;
- 3 – ноздря;
- 4 – носовая трубка;
- 5 – обонятельная капсула;
- 6 – питуитарный вырост (назогипофизарный мешок);
- 7 – носоглоточный проход;
- 8 – дыхательная трубка;
- 9 – глотка;
- 10 – хорда;

- 11 – складки обонятельного эпителия;
- 12 – преддверие носа;
- 13 – респираторная часть;
- 14 – яacobсонов орган;
- 15 – носовая перегородка;
- 16 – верхнечелюстная кость;
- 17 – челюстная раковина;
- 18 – носовая раковина;
- 19 – внутренние обонятельные раковины;
- 20 – наружные обонятельные раковины

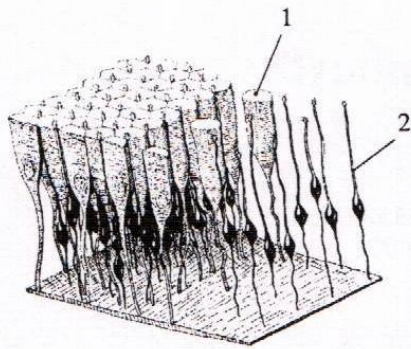


Рис. 162

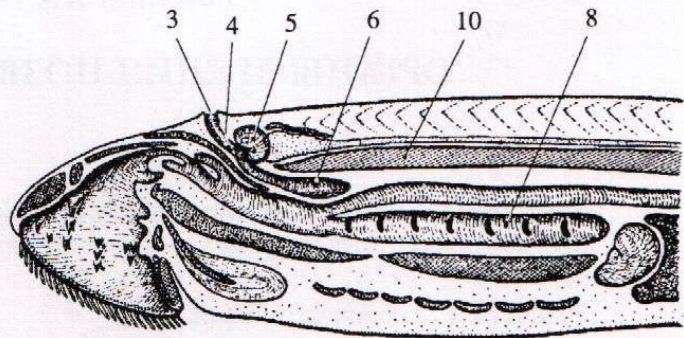


Рис. 163

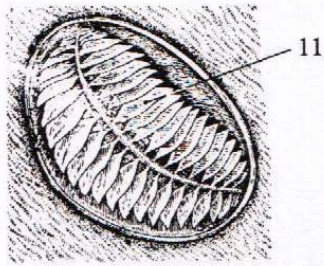


Рис. 164

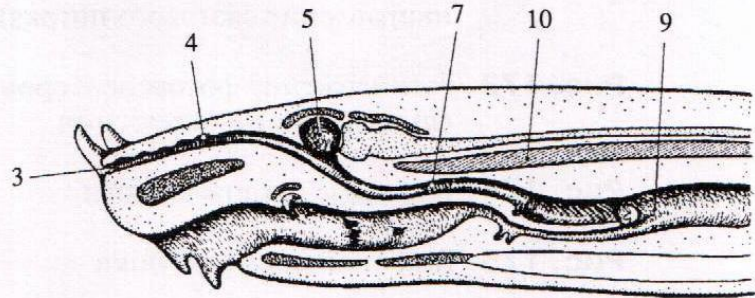


Рис. 165

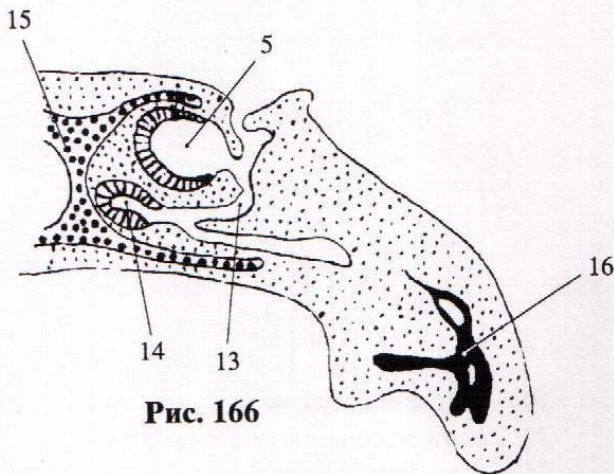


Рис. 166

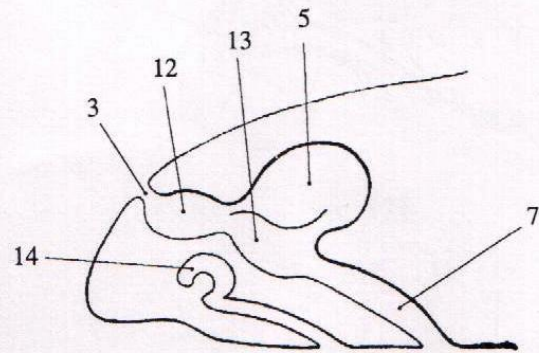


Рис. 167

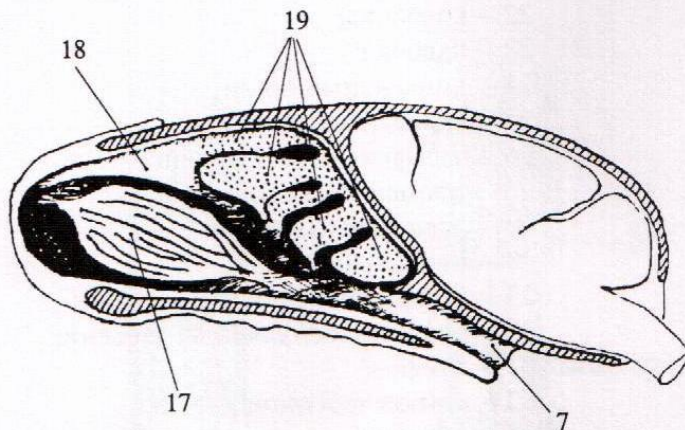


Рис. 168

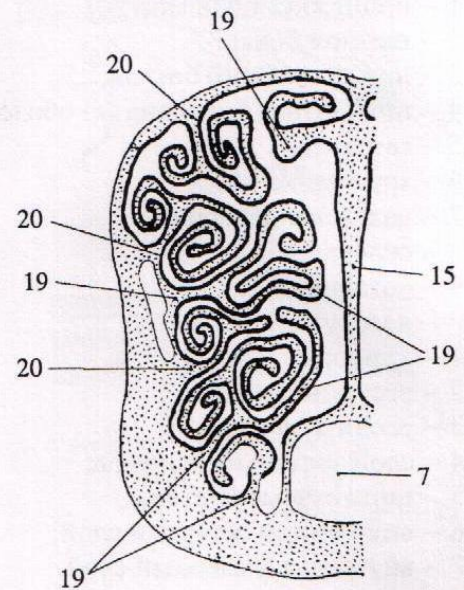


Рис. 169

ОРГАНЫ ЗРЕНИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Рис. 170. Схема последовательных стадий развития глаза
а, б, в – поперечные разрезы; *г* – горизонтальный разрез

Рис. 171. Схема строения глаза

Рис. 172. Схема строения сетчатки (стрелки указывают направление светового потока)

Рис. 173. Расположение фоторецепторов при сильном (*а*) и слабом (*б*) освещении

Рис. 174. Теменные органы миноги

Рис. 175. Теменной орган лягушки

Рис. 176. Теменной орган ящерицы

1 – промежуточный мозг;
2 – глазной бокал;
3 – ножка глазного бокала;
4 – пигментная (сосудистая) оболочка;
5 – сетчатка;
6 – хрусталик;
7 – радужная оболочка;
8 – склера;
9 – роговица;
10 – передняя камера;
11 – задняя камера;
12 – ресничное тело;
13 – ресничная связка;
14 – слой зрительных нервов;
15 – ганглиозные клетки;
16 – внутренний сетчатый слой;
17 – внутренний ядерный слой;
18 – наружный сетчатый слой;

19 – наружный ядерный слой;
20 – слой палочек и колбочек;
21 – пигментный эпителий;
22 – колбочка;
23 – палочка;
24 – пинеальный орган;
25 – париетальный орган;
26 – парафиз (вырост крыши промежуточного мозга);
27 – париетальный нерв;
28 – пинеальный нерв;
29 – левый габенулярный ганглий;
30 – правый габенулярный ганглий;
31 – эпифиз;
32 – крыша черепной коробки;
33 – покровы;
34 – стекловидное тело

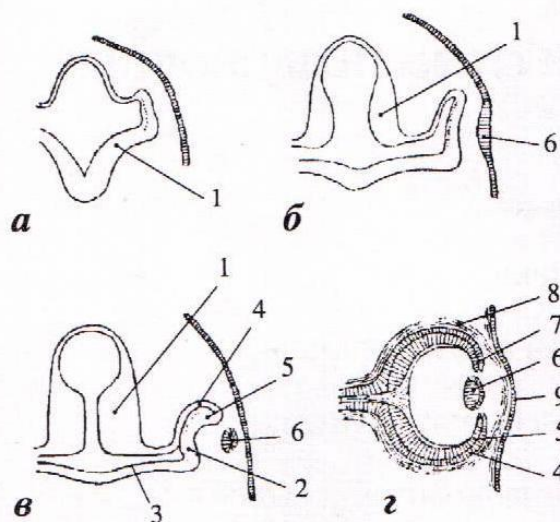


Рис. 170

Рис. 171

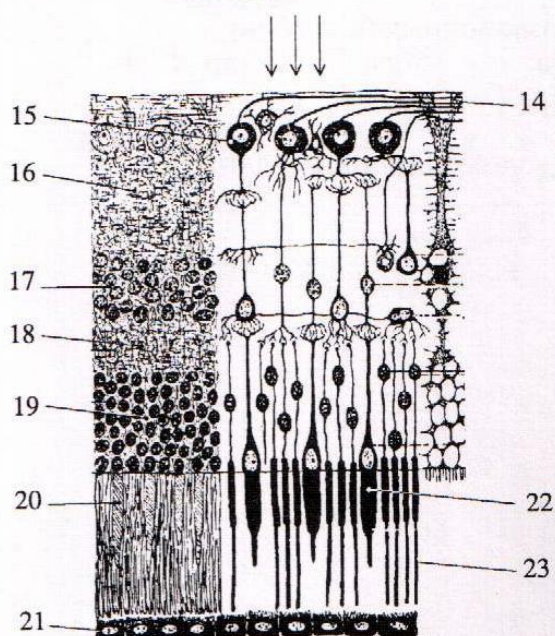


Рис. 172

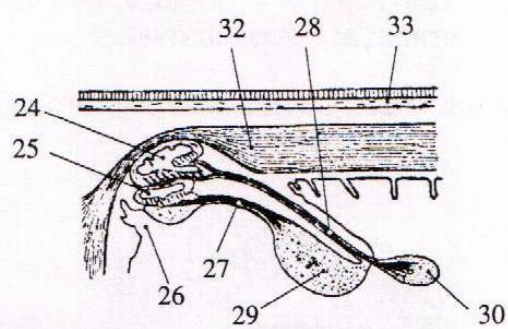


Рис. 174

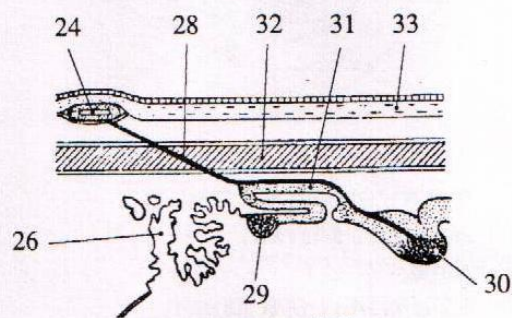


Рис. 175

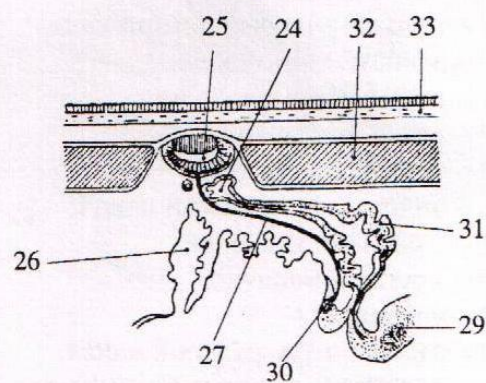


Рис. 176

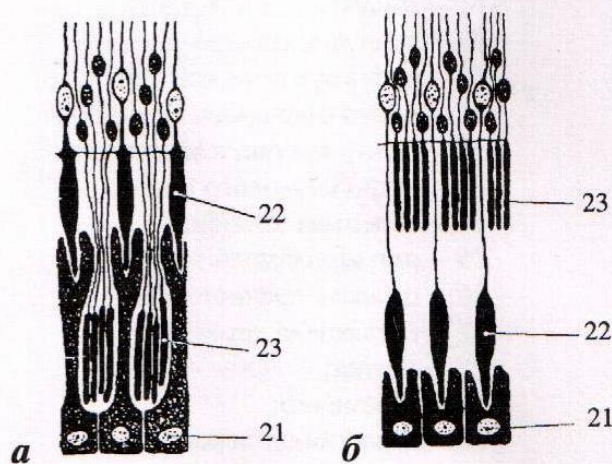


Рис. 173

Таблица XXVI

ОРГАНЫ ОСЯЗАНИЯ, БОКОВОЙ ЛИНИИ И СЛУХА ПОЗВОНОЧНЫХ

Рис. 177. Разные типы чувствующих органов

a — тельце Меркеля; *б* — тельце Гербста; *в* — тельце Грандри

Рис. 178. Чувствующая почка органа боковой линии

Рис. 179. Каналы боковой линии на голове трески и их иннервация

Рис. 180. Последовательные стадии развития (*a–e*) внутреннего уха

Рис. 181. Схема строения перепончатого лабиринта позвоночного (вид с внутренней стороны)

Рис. 182. Левый перепончатый лабиринт позвоночных (вид сбоку)

a — миксина; *б* — минога; *в* — костистая рыба; *г* — лягушка; *д* — крокодил; *е* — птица; *ж* — млекопитающее

Рис. 183. Схема поперечного разреза через голову лягушки в ушной области

- 1 — чувствующие клетки;
- 2 — опорные клетки;
- 3 — нерв;
- 4 — надглазничный канал;
- 5 — подглазничный канал;
- 6 — подъязычно-челюстной канал;
- 7 — заднетеменной канал;
- 8 — главный боковой канал;
- 9 — ветви лицевого нерва;
- 10 — блуждающий нерв;
- 11 — эндолимфатический канал;
- 12 — овальный мешочек;
- 13 — круглый мешочек;
- 14 — улитка;
- 15 — задний полукружный канал;
- 16 — передний полукружный канал;
- 17 — боковой полукружный канал;

- 18 — ампула и гребень переднего полукружного канала;
- 19 — ампула и гребень бокового полукружного канала;
- 20 — ампула и гребень заднего полукружного канала;
- 21 — пятно овального мешочка;
- 22 — пятно круглого мешочка;
- 23 — ветви слухового нерва;
- 24 — черепная коробка;
- 25 — продолговатый мозг;
- 26 — полость среднего уха;
- 27 — евстахиева труба;
- 28 — глотка;
- 29 — стремечко;
- 30 — барабанная перепонка

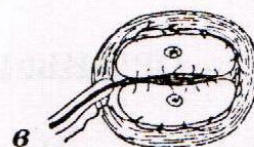
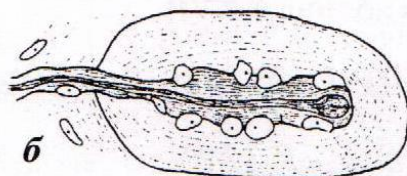
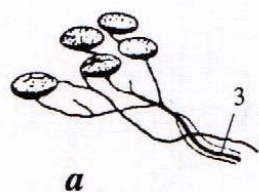


Рис. 177

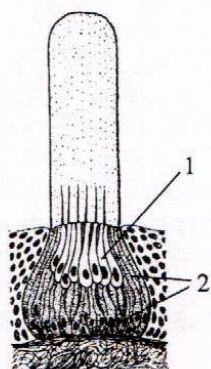


Рис. 178

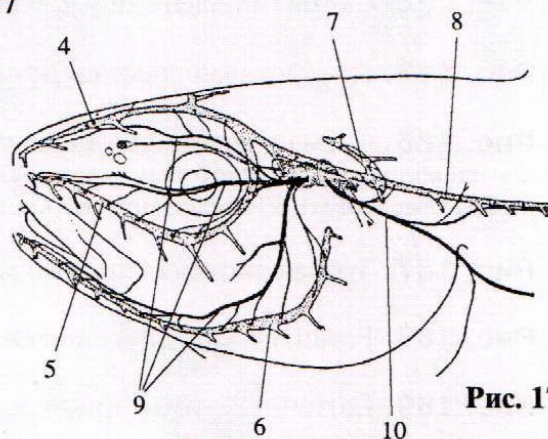


Рис. 179

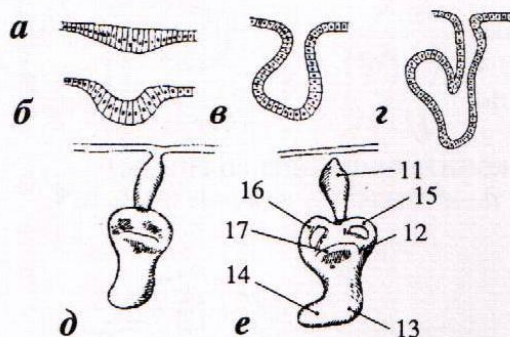


Рис. 180

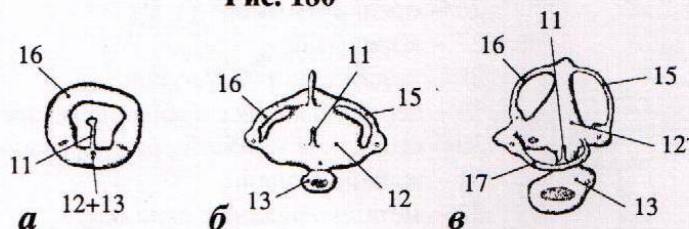


Рис. 181

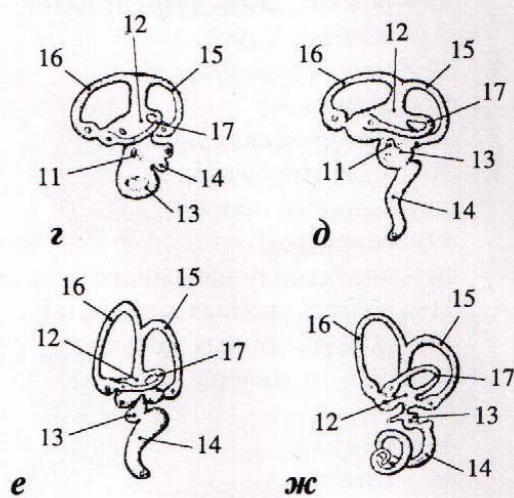


Рис. 182

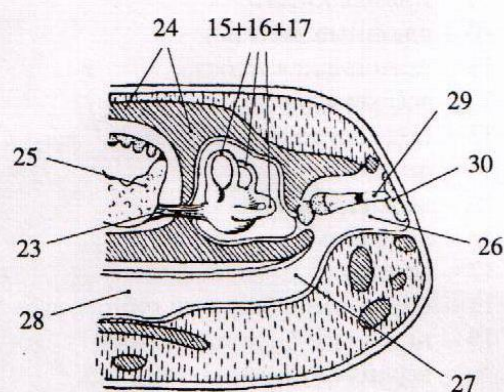


Рис. 183

Таблица XXVII

ОРГАНЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ ХОРДОВЫХ

Рис. 184. Схема пищеварительного тракта человека

Рис. 185. Предротовая воронка речной миноги

Рис. 186. Схема крепления зубов к костям челюсти

a — плевродонтные (некоторые ящерицы); *б* — акродонтные (гаттерии, костистые рыбы, хамелеоны); *в* — текодонтные (крокодилы, млекопитающие)

Рис. 187. Зубная система хищного млекопитающего (лиса)

Рис. 188. Развитие жаберных щелей у ланцетника

Рис. 189. Глоточные зубы карповой рыбы

Рис. 190. Пилорические придатки (окунь)

Рис. 191. Схема строения желудков млекопитающих (вид со спины)

a — человек; *б* — собака; *в* — крыса; *г* — хомяк; *д* — лошадь; *е* — жвачное

1 — ротовая полость;
2 — глотка;
3 — пищевод;
4 — желудок;
5 — тонкий кишечник;
6 — двенадцатиперстная кишка;
7 — слепая кишка;
8 — толстый кишечник;
9 — прямая кишка;
10 — слюнные железы;
11 — щитовидная железа;
12 — зобная железа;
13 — поджелудочная железа;
14 — печень;
15 — легкие;
16 — диафрагма;
17 — верхнегубные зубы;
18 — внутренние боковые губные зубы;
19 — нижняя зубная пластинка;
20 — верхняя зубная пластинка;
21 — передняя язычная пластинка;
22 — внутренняя кожная складка;
23 — наружные кожные сосочки;
24 — резцы;

25 — клыки;
26 — предкоренные;
27 — коренные;
28 — поджаберная бороздка;
29 — первичная межжаберная перегородка;
30 — вторичная межжаберная перегородка;
31 — жаберная щель;
32 — метаплевральные складки;
33 — рожковидный элемент пятой жаберной дуги;
34 — нижние глоточные зубы;
35 — жерновок;
36 — пилорические придатки;
37 — желчный пузырь;
38 — желчный проток;
39 — селезенка;
40 — эпителий пищеводного характера;
41 — область кардиальных желез;
42 — область донных желез;
43 — область пилорических желез;
44 — рубец;
45 — книжка;
46 — сетка;
47 — сычуг

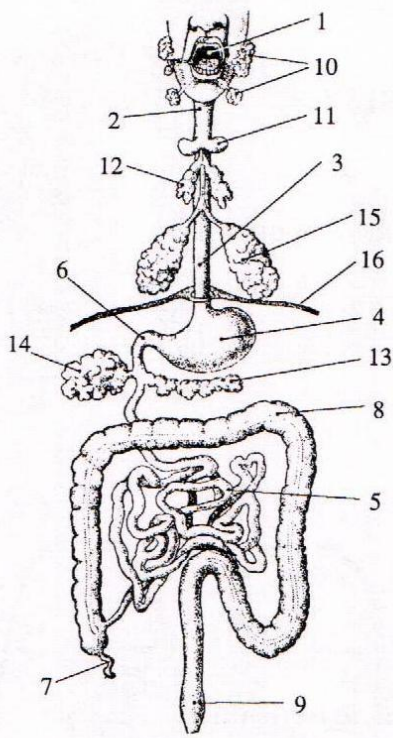


Рис. 184

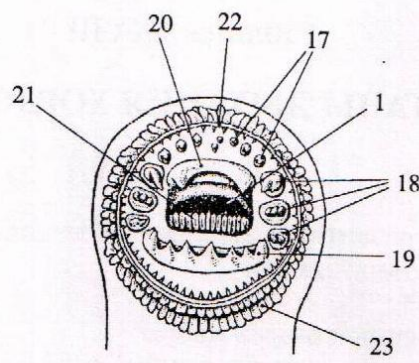


Рис. 185

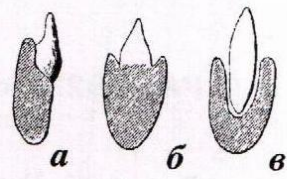


Рис. 186

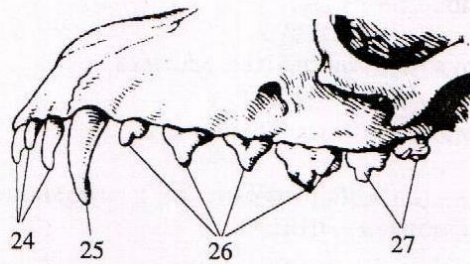


Рис. 187

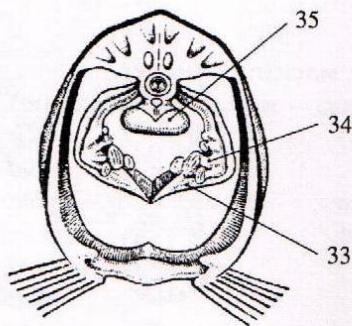


Рис. 189

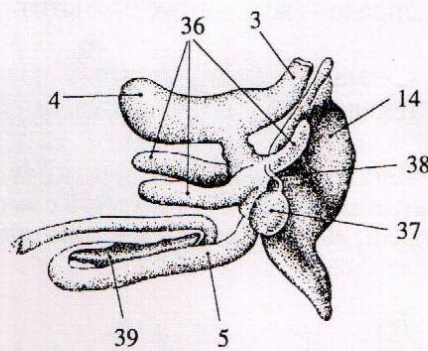


Рис. 190

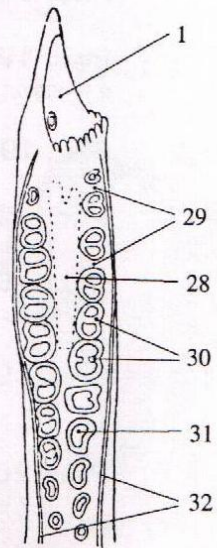


Рис. 188

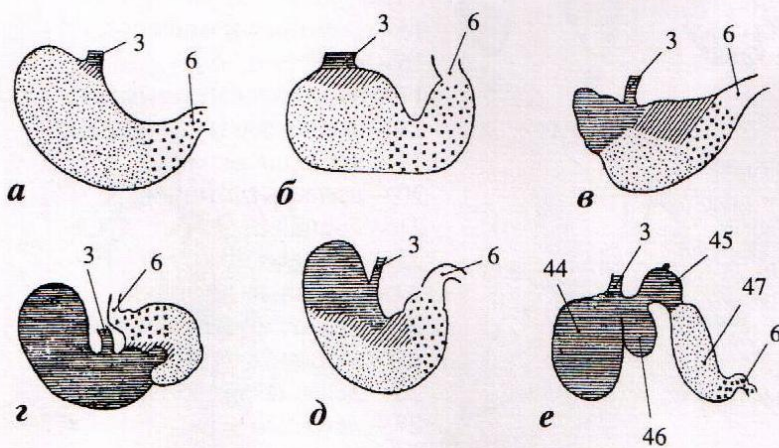


Рис. 191

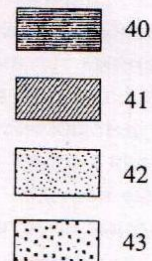


Таблица XXVIII

ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ ХОРДОВЫХ

Рис. 192. Схема развития жаберных лепестков у круглоротых (*а*) и челюстноротых (*б*)

Рис. 193. Поперечный разрез жабры
а — акула; *б* — осетр; *в, г* — костистые рыбы

Рис. 194. Гулярные пластинки *Cheirolepis*

Рис. 195. Схема акта дыхания костистой рыбы
а — вдох; *б* — выдох

Рис. 196. Наружные жабры головастика

Рис. 197. Закладка легких у амфибий

Рис. 198. Закладка жаберных щелей у зародышей позвоночных
а — рыба; *б* — амфибия; *в* — птица

Рис. 199. Парабронхи гуся (слева черным окрашены артерии, справа — воздушные полости)

Рис. 200. Схема строения легочных альвеол млекопитающего (слева — вскрытые пузырьки, справа — их кровоснабжение)

Рис. 201. Легкие наземных позвоночных
а, б — хвостатые амфибии; *в* — бесхвостые амфибии; *г* — рептилии; *д* — крокодилы и черепахи; *е* — птицы; *ж* — млекопитающие

1 — эктодерма;
2 — энтодерма;
3 — жаберные лепестки;
4 — жаберная дуга;
5 — межжаберная перегородка;
6 — жаберные тычинки;
7 — предчелюстная кость;
8 — верхнечелюстная кость;
9 — угловая кость;
10 — зубная кость;
11 — гулярные пластинки;
12 — бранхиостегальные пластинки;
13 — ключица;
14 — клейтрум;

15 — жаберная крышка;
16 — рот;
17 — закладка жаберных мешков;
18 — закладка наружной жабры;
19 — закладка легких;
20 — полость глотки;
21 — бронх;
22 — ветви бронха;
23 — легочные трубочки;
24 — вход в воздушный мешок;
25 — легочные альвеолы;
26 — легочная артерия;
27 — легочная вена;
28 — воздушные мешки

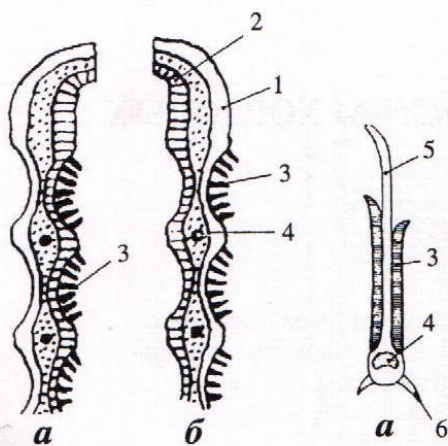


Рис. 192

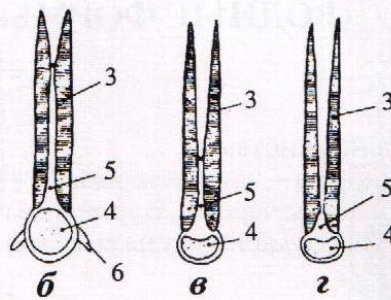


Рис. 193

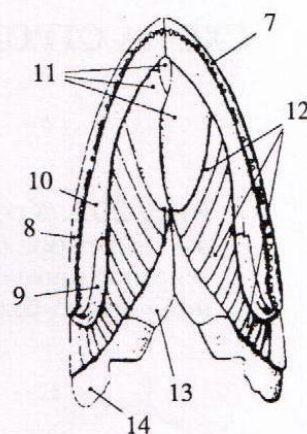


Рис. 194

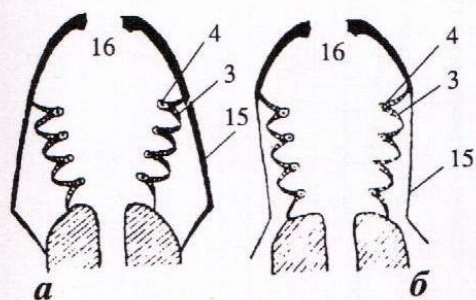


Рис. 195

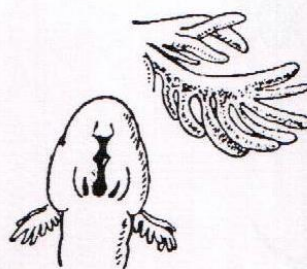


Рис. 196

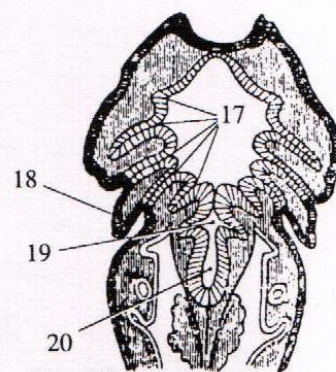


Рис. 197

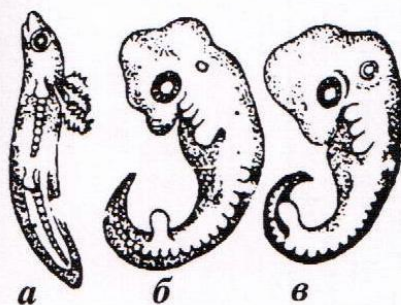


Рис. 198

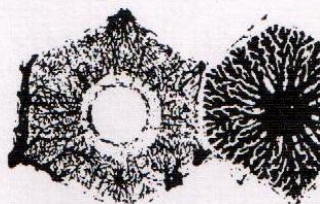


Рис. 199

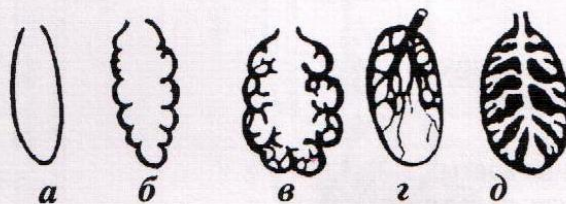


Рис. 200

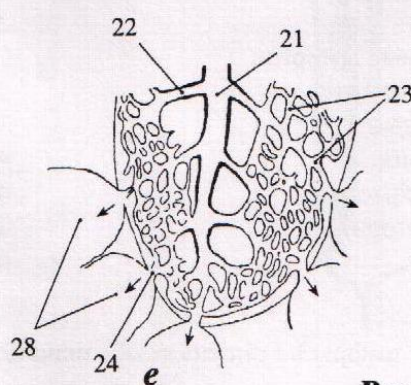
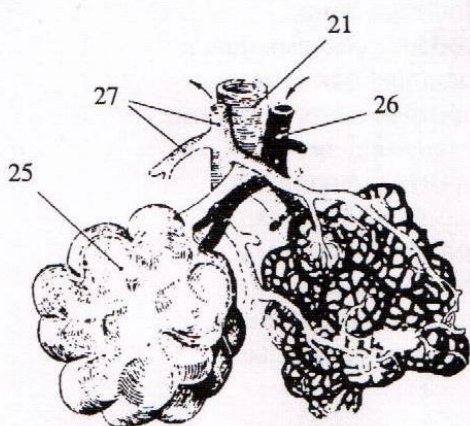


Рис. 201

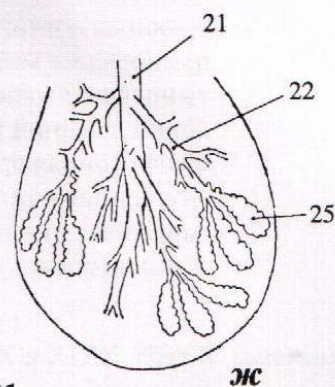


СХЕМА СТРОЕНИЯ КРОВЕНОСНЫХ СИСТЕМ ХОРДОВЫХ (ВОДНЫЕ ФОРМЫ)

Рис. 202. Кровеносная система

а — ланцетник; *б* — минога; *в* — хрящевая рыба; *г* — костистая рыба. Сосуды с венозной кровью обозначены черным, с артериальной — светлым, со смешанной — черно-белым. Исчезнувшие сосуды выделены пунктиром

- | | |
|----------------------------------|----------------------------------|
| 1 — венозный синус; | 22 — передняя кардинальная вена; |
| 2 — предсердие; | 23 — задняя кардинальная вена; |
| 3 — желудочек; | 24 — хвостовая вена; |
| 4 — луковица аорты; | 25 — воротная система почек; |
| 5 — артериальный конус; | 26 — подкишечная вена; |
| 6 — брюшная аорта; | 27 — воротная система печени; |
| 7 — приносящие жаберные артерии; | 28 — печеночная вена; |
| 8 — выносящие жаберные артерии; | 29 — воротная вена почек; |
| 9 — корни спинной аорты; | 31 — подвздошная вена; |
| 10 — общая сонная артерия; | 40 — кювьеровы протоки; |
| 11 — внутренняя сонная артерия; | 42 — боковая вена; |
| 12 — наружная сонная артерия; | 43 — подключичная вена; |
| 15 — спинная аорта; | 47 — нижняя яремная вена |

Примечание. В табл. XXIX и XXX цифры на рисунках обозначают одни и те же элементы.

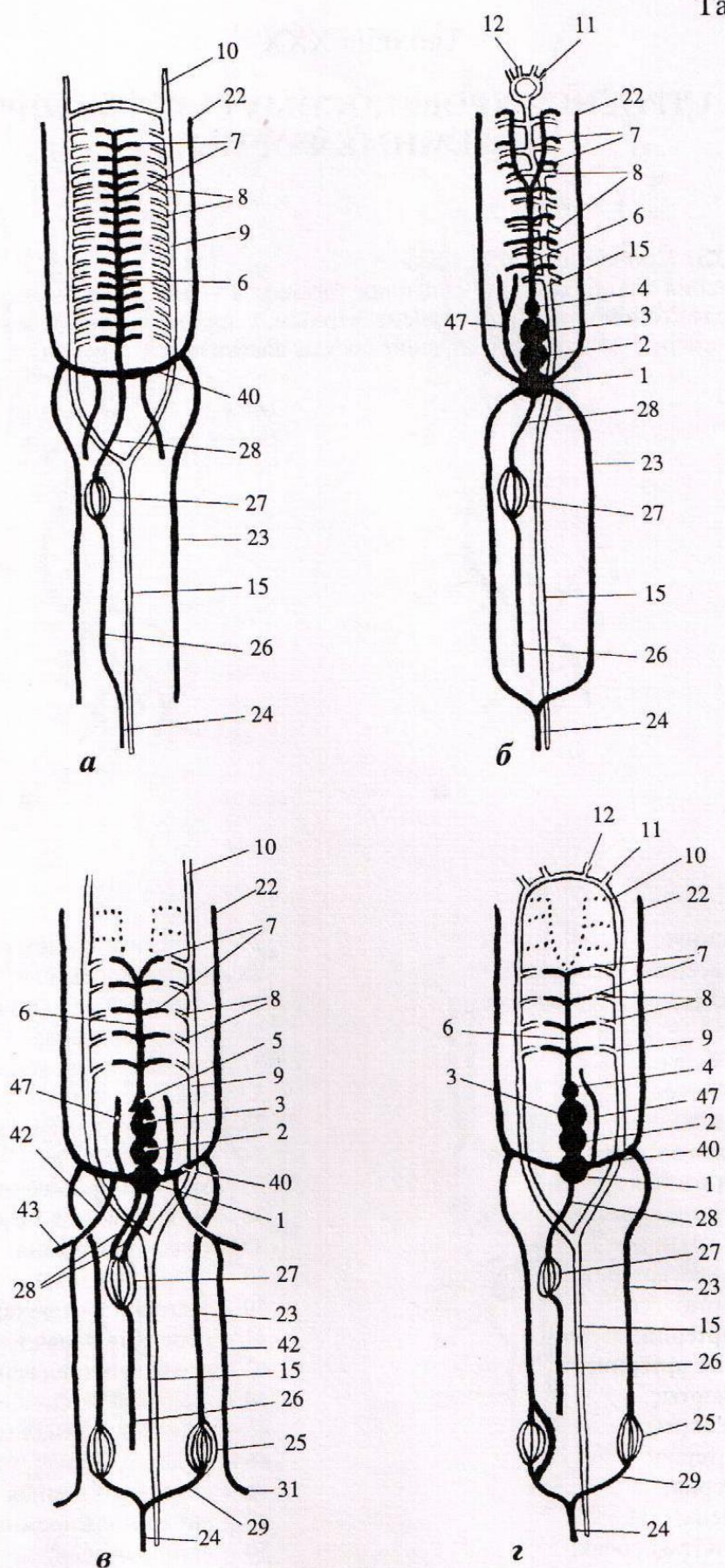


Рис. 202

Таблица XXX

СХЕМА СТРОЕНИЯ КРОВЕНОСНЫХ СИСТЕМ ХОРДОВЫХ (НАЗЕМНЫЕ ФОРМЫ)

Рис. 203. Кровеносная система

а — амфибия (лягушка); *б* — рептилия (агама); *в* — птица; *г* — млекопитающее. Сосуды с венозной кровью обозначены черным, с артериальной — светлым, со смешанной — черно-белым. Исчезнувшие сосуды выделены пунктиром

- 1 — венозный синус;
- 2а — правое предсердие (венозное);
- 2б — левое предсердие (артериальное);
- 3 — желудочек;
- 3а — правый желудочек;
- 3б — левый желудочек;
- 5 — артериальный конус;
- 10 — общая сонная артерия;
- 11 — внутренняя сонная артерия;
- 12 — наружная сонная артерия;
- 13 — сонные протоки;
- 14 — подключичные артерии;
- 15 — спинная аорта;
- 16 — почечные артерии;
- 17 — подвздошные артерии;
- 18 — левая дуга аорты;
- 19 — правая дуга аорты;
- 20 — легочная артерия;
- 21 — кожная артерия;
- 24 — хвостовая вена;
- 25 — воротная система почек;
- 26 — подкишечная вена;

- 27 — воротная система печени;
- 28 — печеночная вена;
- 29 — воротная вена почек;
- 30 — почечная вена;
- 31 — подвздошная вена;
- 32 — тазовые вены;
- 33 — выносящие вены почек;
- 34 — брюшная вена;
- 35 — копчикобрыжеечная вена;
- 36 — воротная вена печени;
- 37 — седалищная вена;
- 38 — бедренная вена;
- 39 — задняя полая вена;
- 41 — передняя полая вена;
- 43 — подключичная вена;
- 44 — плечевая вена;
- 45 — большая кожная вена;
- 46 — грудная вена;
- 48 — передняя яремная вена;
- 49 — внутренняя яремная вена;
- 50 — легочная вена;
- 51 — легкое

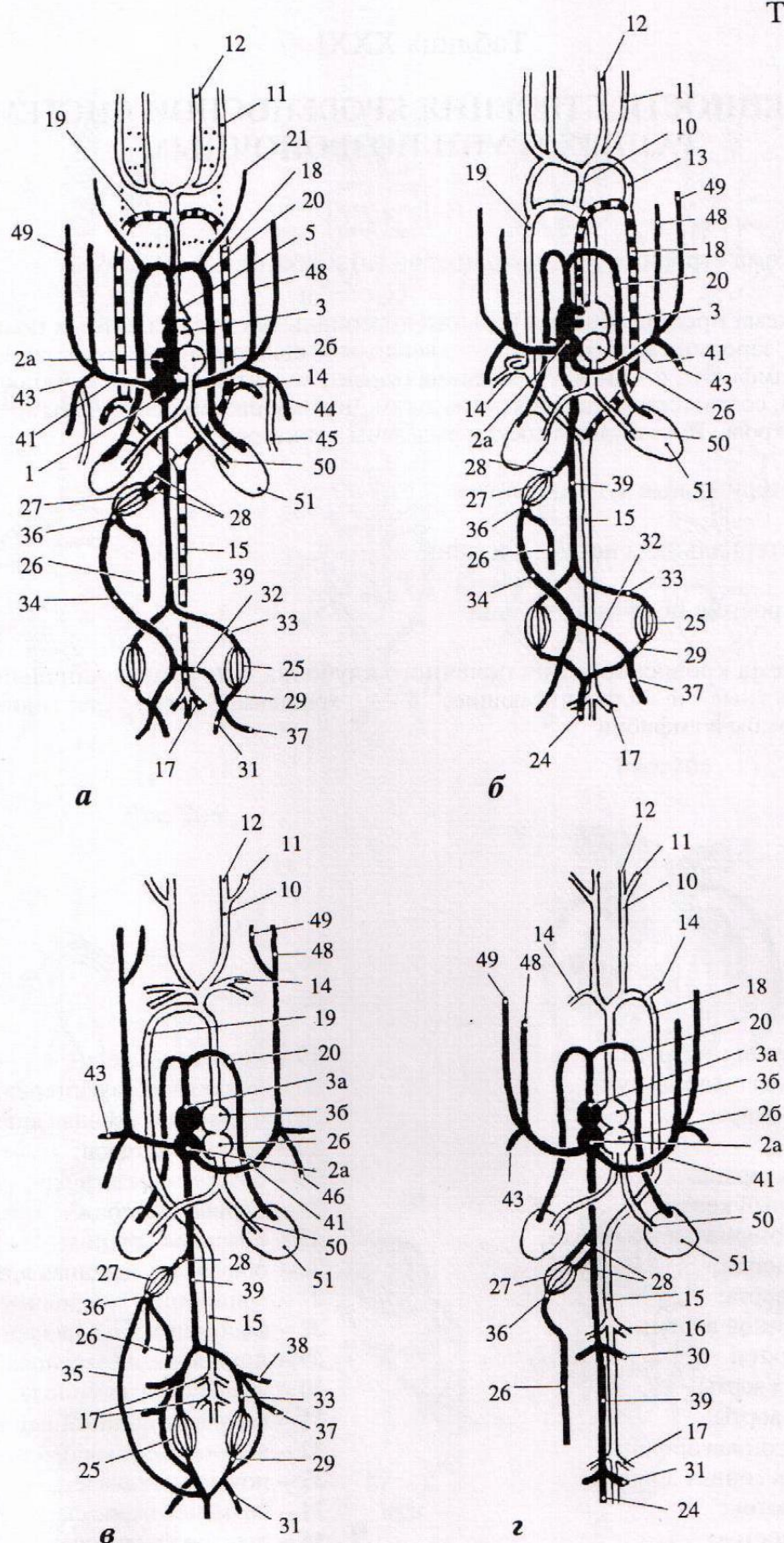


Рис. 203

Таблица XXXI

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КРОВЕНОСНОЙ СИСТЕМЫ РАЗНЫХ ГРУПП ПОЗВОНОЧНЫХ

Рис. 204. Схема строения сердца хрящевой (*а*) и костистой (*б*) рыб

Рис. 205. Схема преобразования четырех артериальных дуг различных позвоночных
а — исходная зародышевая форма; *б* — двоякодышащая рыба; *в* — хвостатая амфибия;
г — бесхвостая амфибия; *д* — змея; *е* — ящерица (варан); *ж* — птица; *з* — млекопитающее.
I–IV — артерии, соответствующие жаберным дугам. Черным цветом обозначены артерии, несущие венозную кровь. Исчезнувшие сосуды выделены пунктиром

Рис. 206. Артериальные дуги аксолотля

Рис. 207. Артериальная система лягушки

Рис. 208. Строение почечного тельца

Рис. 209. Схема кровоснабжения почечного клубочка и почечных канальцев
а — бесчелюстные и млекопитающие; *б* — хрящевые рыбы, рептилии, птицы;
в — костистые рыбы и амфибии

- 1 — артерии челюстной дуги;
- 2 — артерии подъязычной дуги;
- 3 — венозный синус;
- 4 — предсердие;
- 5 — желудочек сердца;
- 6 — артериальный конус;
- 7 — клапаны артериального конуса;
- 8 — луковица аорты;
- 9 — брюшная аорта;
- 10 — корни спинной аорты;
- 11 — спинная аорта;
- 12 — правая дуга аорты;
- 13 — левая дуга аорты;
- 14 — наружная сонная артерия;
- 15 — внутренняя сонная артерия;
- 16 — сонный проток;
- 17 — боталлов проток;
- 18 — легочная артерия;

- 19 — кожная артерия;
- 20 — подключичная артерия;
- 21 — чревобрыжечная артерия;
- 22 — чревная артерия;
- 23 — брыжечная артерия;
- 24 — половая артерия;
- 25 — почечная артерия;
- 26 — общая подвздошная артерия;
- 27 — приносящая артерия наружной жабры;
- 28 — выносящая артерия наружной жабры;
- 29 — приносящая артериола;
- 30 — выносящая артериола;
- 31 — венула от приносящей вены почек;
- 32 — венула к выносящей вене почки;
- 33 — почечный каналец;
- 34 — боуменова капсула;
- 35 — почечный клубочек

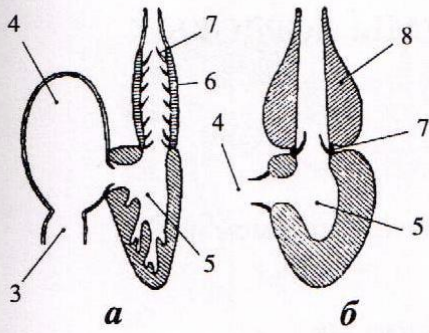


Рис. 204

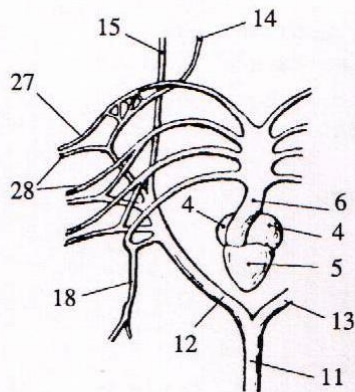


Рис. 206

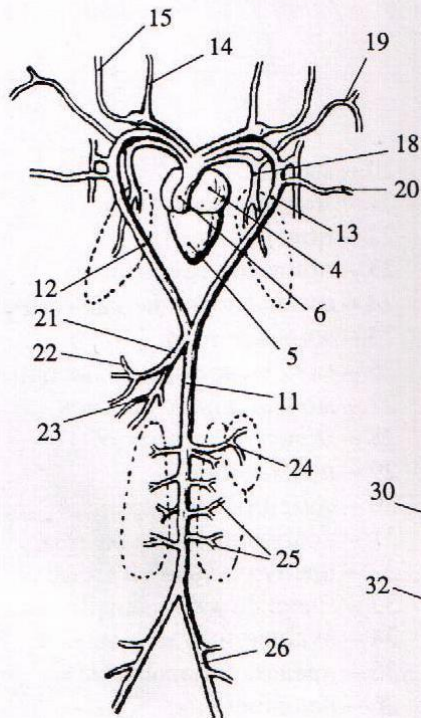


Рис. 207

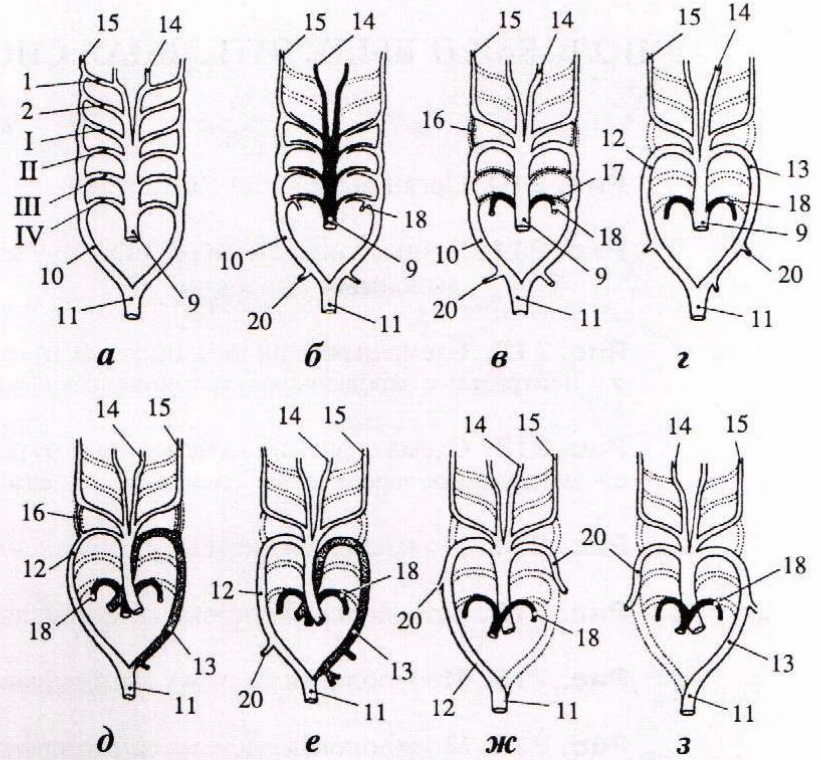


Рис. 205

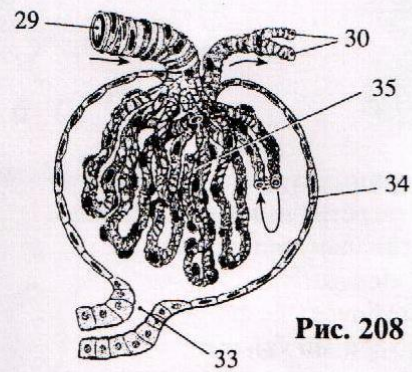


Рис. 208

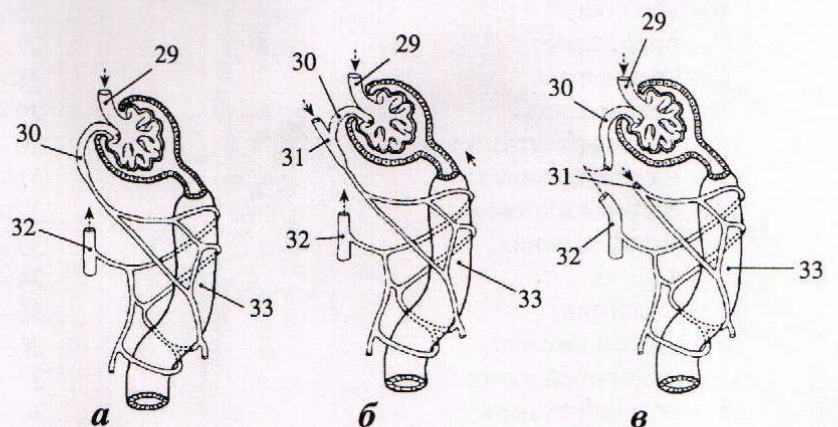


Рис. 209

Таблица XXXII

ПОЛОВАЯ И ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМЫ ХОРДОВЫХ

Рис. 210. Орган выделения ланцетника

Рис. 211. Разные типы связи (*а—г*) между клубочком, целомом и выводным протоком

Рис. 212. Схема строения мочеполовых путей у анамний
а — нейтральное зародышевое состояние; *б* — самка; *в* — самец

Рис. 213. Схема строения мочеполовых путей у амниот
а — нейтральное зародышевое состояние; *б* — самка; *в* — самец

Рис. 214. Мочеполовая система самца аксолотля

Рис. 215. Мочеполовая система самки аксолотля

Рис. 216. Мочеполовая система самца крысы

Рис. 217. Мочеполовая система самки крысы

1 — граница атриальной полости;
2 — отверстие выводного канала в атриальную полость;
3 — соленоциты;
4 — клубочек;
5 — почечный каналец;
6 — воронка;
7 — пронефрос;
8 — мезонефрос;
9 — метанефрос;
10 — пронефрический канал;
11 — мюллеров канал;
12 — воронка яйцевода;
13 — вольфов канал;
14 — яичник;
15 — семенник;
16 — половая железа;
17 — вторичный мочеточник;
18 — мочевого пузыря;
19 — клоака;

20 — матка;
21 — мочеполовой синус;
22 — половой член;
23 — придаток семенника;
24 — семевыносящие каналы;
25 — жировое тело;
26 — мочевыносящие каналы;
27 — мочеполовой сосочек;
28 — мочевого сосочек;
29 — прямая кишка;
30 — семенные пузырьки;
31 — коагуляционная железа;
32 — препуциальная железа;
33 — мочеиспускательный канал;
34 — луковичные железы;
35 — предстательная железа;
36 — надпочечник;
37 — влагалище;
38 — боуменова капсула;
39 — целом

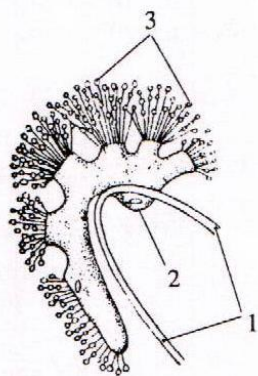


Рис. 210

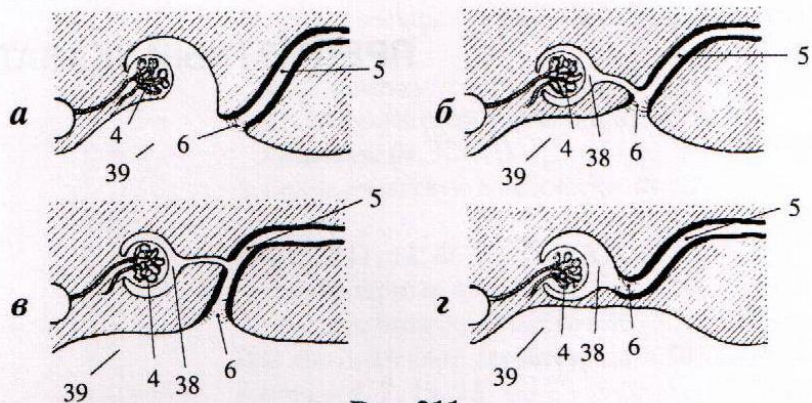


Рис. 211

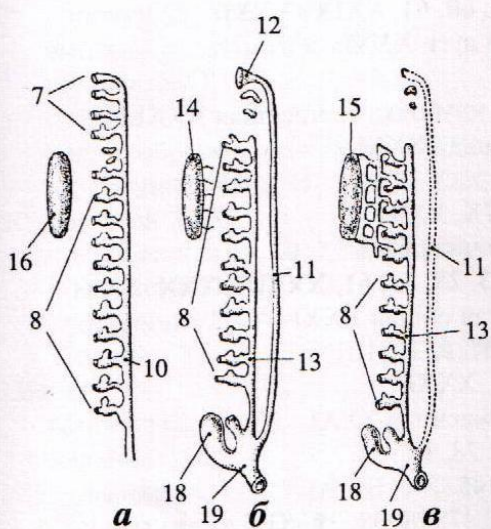


Рис. 212

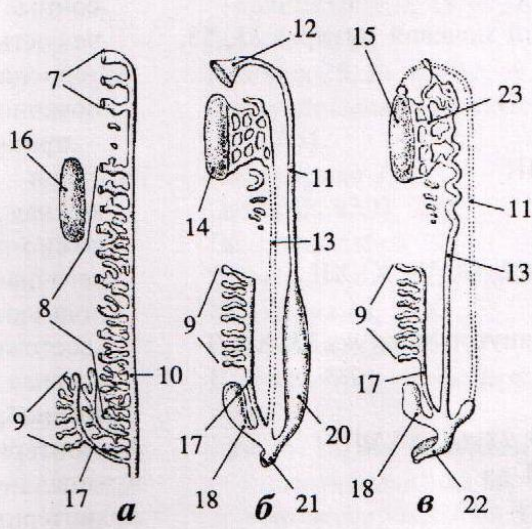


Рис. 213

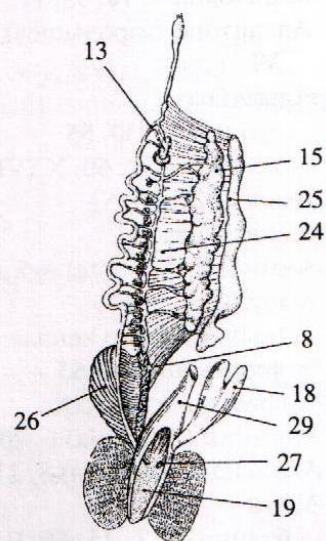


Рис. 214

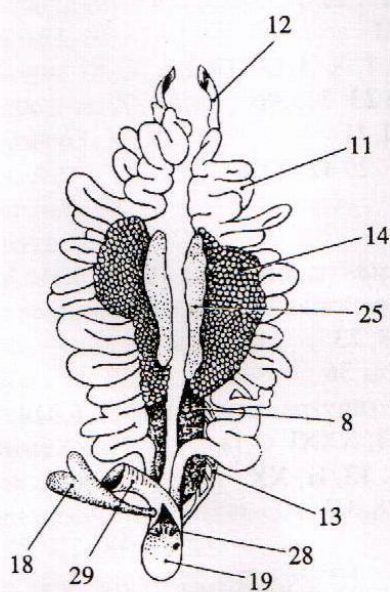


Рис. 215

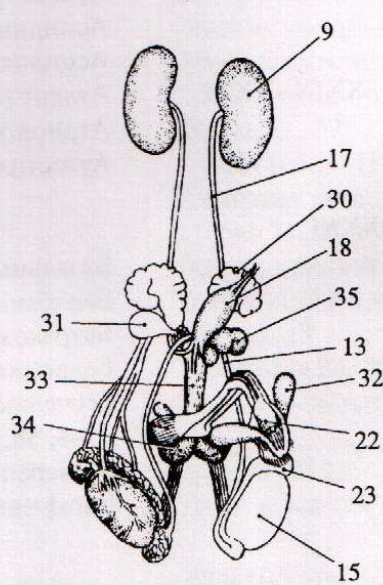


Рис. 216

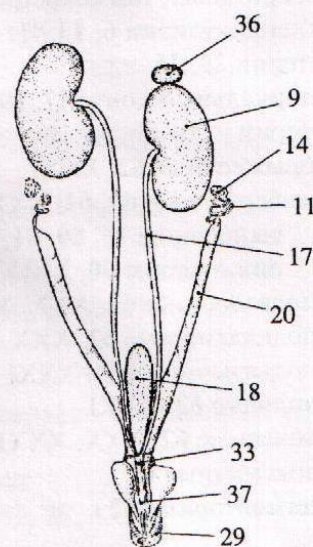


Рис. 217