

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ

Государственное образовательное учреждение высшего
профессионального образования

«Оренбургский государственный университет»

С.М. ЗАВАЛЕЕВА, Е.А. СИЗОВА, Е.Н. ЧИРКОВА

ЭВОЛЮЦИОННО- ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Рекомендовано Ученым советом государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Оренбургский государственный университет» в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по программам высшего профессионального образования по специальности «Биология», «Биоэкология»

Оренбург 2007

Светлана Завалеева

**Эволюционно-функциональная
морфология животных**

«БИБКОМ»

2007

УДК 591.4(075.8)
ББК 28.66я73

Завалеева С. М.

Эволюционно-функциональная морфология животных /
С. М. Завалеева — «БИБКОМ», 2007

В учебном пособии рассмотрены современные научные достижения в функциональной и эволюционной морфологии беспозвоночных и позвоночных животных. Предназначено для студентов вузов, обучающихся по специальностям «Биология», «Биоэкология».

УДК 591.4(075.8)
ББК 28.66я73

© Завалеева С. М., 2007
© БИБКОМ, 2007

Содержание

Введение	5
1 Основные проявления жизни и системы, их обеспечивающие	7
2 Основные законы построения и развития животного организма	10
3 Понятие о норме, вариантах и аномалиях	12
4 Опорно-двигательная система	13
4.1 Преобразование костного остова тела в филогенезе	13
4.1.1 Хорда, позвоночник	13
4.1.2 Череп	24
4.1.3 Скелет парных конечностей и их поясов	41
4.2 Типы окостенений и их биологическое значение.	51
Локомоция	
5 Пищеварение и питание	53
5.1 Преобразование пищеварительной системы в филогенезе	58
5.2 Развитие пищеварительной системы	64
Конец ознакомительного фрагмента.	66

Завалеева С. М., Сизова Е. А., Чиркова Е. Н. Эволюционно-функциональная морфология животных

Введение

Морфология животных (т.е. строение и т.п.) и морфология как наука – понятия разные. Знания морфологии животных складываются из разных источников, поскольку они основной объект исследований не только морфологов, но и физиологов, экологов, палеонтологов, ветеринарных анатомов, всех, кто так или иначе связан строением живых организмов. Ежегодно в нашей стране публикуется от 80 до 120 работ, затрагивающих разные стороны морфологии. Однако, во многих из них собственно морфология является подсобной, часто лишь используются морфологические методы, а цели изучения и подходы, используемые при этом (методология), принадлежат другим наукам. Подобные сведения о строении животных должны быть осмыслены морфологами в своем (морфологическом) направлении.

Морфология животных изучает форму, строение и развитие (структурные аспекты) в онтогенезе и филогенезе целых организмов, отдельных их структур и комплексов структур, органов и систем органов как в связи с их эволюцией в определенных экологических условиях, так и с учетом корреляций внутри организма. Понятно, что изучение призвано не только проследивать ход эволюционных и онтогенетических изменений, но и вскрывать закономерности их развития и множественных связей друг с другом и со средой. Отсюда вытекает необходимость теснейшей связи с экологией (биологией) и систематикой (филогенетикой) животных.

Морфология животных должна заниматься изучением становления морфологической специфики их в целом и отдельных групп, эволюцией структур с определением направлений и причин специализации в разных линиях развития. Морфофункциональные и эколого-морфологические аспекты призваны вскрывать причины морфологических изменений, объяснять их особенности. Морфофункциональные и экологоморфологические аспекты призваны вскрывать причины морфологических изменений, объяснять их особенности. Морфология должна быть эволюционной в прямом смысле, т.к. нас интересуют морфологические преобразования в эволюции групп и их причины. На данный момент экологическая морфология оказалась оторванной от сравнительной, т.к. изучаемые объекты всегда рассматривались как ступеньки, ведущие к человеку и не использовался исторический подход в исследованиях. Задача морфолога – дать верную картину развития определенных структур, оценивая их специфику, исходя из собственно морфологии, из известных и новоустановленных закономерностей развития структур, их связей с внешней средой в конкретной группе животных. История отечественной морфологии насчитывает немало блестящих имен, оказавших огромное влияние на последующее ее развитие.

Принято считать, что эволюционная морфология устанавливает связи организма со средой, а функциональная – зависимость строения органов от их функций. На самом деле из четырехзвенной цепи:

- 1) строение организма и его отдельных структур;
- 2) функции обусловившие становление их специфической формы;

3) условия протекания функций, обеспечиваемые как органам, так и средой и экологией;

4) сама среда и все, что понимается под экологией: – при экологическом подходе должны исследоваться два последних компонента, а при функциональном – 2 и 3. Оба подхода не могут существовать друг без друга.

Стержнем, вокруг которого должна строиться вся морфология, является эволюционная морфология в узком смысле, т.е. изучение эволюционных преобразований структур, в понимание которых вносят свою лепту и общая морфология и экологическое и функциональное направление морфологических исследований.

К сожалению, вопросы эволюционных преобразований структур резко затрагиваются в работах териологов. Несмотря на отдельные недостатки, ряд исследований по опорно-двигательной, пищеварительной, нервным системам находятся в передовых рядах мировой науки. И есть все возможности к дальнейшему подъему всех сторон морфологии животных.

1 Основные проявления жизни и системы, их обеспечивающие

Каждый организм состоит из ряда функциональных систем органов и аппаратов, обеспечивающих все проявления его жизни и прежде всего реактивность, обмен веществ и размножение.

Реактивность – свойство живой материи не только воспринимать раздражения, исходящие из внешней или внутренней среды, но и отвечать на эти раздражения соответствующей реакцией. Реактивность организма проявляется изменениями двигательной активности, секреторной функции и интенсивности обменных процессов, что находится в зависимости от состояния нервной системы. Таким образом, движение и секреция являются основным проявлением жизни живых организмов, на каком бы уровне своего развития они ни были. Нервная система, находясь в тесной морфофункциональной взаимосвязи со всеми частями и органами тела, осуществляет координацию всей их деятельности, что, в свою очередь, обеспечивает объединение всего организма в единую целостную систему.

Обмен веществ и энергии в организме возможен лишь в определенных физико-химических условиях внешней и внутренней среды, что и обеспечивает их единство. Когда эти условия изменяются, то происходят нарушения обменных процессов, сопровождающиеся заболеваниями или приводящие к гибели организма.

Обмен веществ и энергии осуществляется в организме при активном участии сердечно-сосудистой системы, которая транспортирует от органов пищеварения и дыхания ко всем органам и тканям питательные вещества и кислород, а забирает от них продукты метаболизма к органам выделения. Теплопродукция в организме осуществляется мышечной системой. Регуляция и адаптивная перестройка интенсивности обменных процессов происходят под контролем нервной системы через посредство желез внутренней секреции и сердечно-сосудистой системы.

Размножение обеспечивает преобладание жизни на нашей планете и сохранение определенной численности видов. При ослаблении этой способности или с ее прекращением виды обречены на вымирание.

Для позвоночных свойственно половое размножение. Половые клетки, вырабатываемые в половых железах, содержат в себе всю необходимую генетическую информацию, передаваемую будущему потомству при оплодотворении. Процесс размножения находится под воздействием нервной и гуморальной регуляции. Таким образом, все жизненные процессы, происходящие в организме, обеспечиваются определенными структурами, которые составляют основу его сомы и внутренностей, объединенных между собой сердечно-сосудистой и нервной системами.

Система органов (аппарат) – исторически сложившаяся совокупность органов, находящихся между собой в тесной морфологической и функциональной взаимосвязи и взаимозависимости.

С дидактических (познавательных) позиций под *аппаратом* следует понимать совокупность органов, которые, несмотря на различия в своем строении, топографии и происхождении, объединяются между собой для обеспечения какого-либо определенного жизненно важного процесса в организме (аппарат движения, аппарат пищеварения, аппарат дыхания).

Под *системой* органов следует понимать совокупность органов, имеющих общее происхождение, тесную морфологическую взаимозависимость и выполняющих строго определенную функцию (система органов крово- и лимфообращения, нервная система). Отдель-

ные органы и системы могут входить составными частями в аппарат (мышечная и костная системы составляют аппарат движения; органы мочеотделения и органы размножения объединяются в мочеполовой аппарат).

В организме млекопитающих аппараты и системы органов принято подразделять на *соматические*, составляющие основу тела (*soma*) животного, и *висцеральные*, входящие в состав его внутренностей (*viscera*). Соматические органы и внутренности объединены между собой сердечно-сосудистой и нервной системами.

1 К соматическим органам и аппаратам относятся аппарат движения и общий покров.

Аппарат движения – состоит из костной и мышечной систем, которые обеспечивают функцию перемещения тела в окружающей среде, защиту тела и выполнение тех жизненных процессов, связанных с обменом веществ и размножением.

Общий покров – служит наружном оболочкой тела животного и не только выполняет защитную роль от вредных воздействии внешней среды, но и обеспечивает с ней тесную взаимосвязь через многочисленные рецепторы, а также участвует в обеспечении обмена веществ (газообмен, терморегуляция и выведение продуктов метаболизма). К общему покрову относится кожа и ее производные (волосы, перья, мякиши, роговые образования и железы кожи).

2 К внутренностям – относятся органы, объединенные в пищеварительный, дыхательный и мочеполовой аппараты.

Пищеварительный аппарат – обеспечивает процессы приема пищи и воды. Пища после механической и химической обработки переводится в водорастворимые питательные вещества, которые затем поступают в кровь и лимфу, а непереваренные частицы корма выводятся из организма во внешнюю среду. К пищеварительному аппарату относятся органы ротоглотки, передней, средней и задней кишок с их внутрисстенными и застенными железами.

Дыхательный аппарат – служит для поступления в организм из внешней среды кислорода (O_2) и выделения из организма двуокси углерода (CO_2), воды (в виде паров) и излишков тепла. В состав дыхательного аппарата входят органы, проводящие воздух (носоглотка, гортань, трахея, бронхи), и орган газообмена (легкие), где осуществляется обмен газами между кровью и внешней средой.

Мочеполовой аппарат – подразделяется на системы мочеотделения и размножения.

Система (или органы) *мочеотделения* – обеспечивает выведение из организма продуктов белкового, солевого и водного обменов. В состав органов мочеотделения входят орган мочеобразования (почки) и органы мочевыделения (мочеточники, мочевой пузырь, мочеиспускательный канал). Система (или органы) *размножения* служит для обеспечения функции размножения в сохранения жизнедеятельности вида. К органам размножения относятся органы, где происходит развитие половых клеток, или мужские и женские гениталии (семенники, яичники), органы, проводящие половые продукты (семяпроводы, яйцеводы), органы совокупления (наружные половые органы) и у самок еще и орган плодоношения (матка).

3 Системы нейрогуморальной регуляции, или системы жизнеобеспечения, осуществляющие объединение всех систем и органов организма в единое целое и его взаимосвязи с внешней средой. К ним относятся железы внутренней секреции, сердечно-сосудистая и нервная системы:

а) железы внутренней секреции – вырабатывают гормоны, которые, поступая в кровь и, разносясь по организму, участвуют в регуляции всеми важнейшими процессами, происходящими в организме (рост, развитие и обмен веществ). К железам внутренней секреции относятся гипофиз, эпифиз, надпочечник, щитовидная, околощитовидная железы инкреторные образования поджелудочной и половых желез;

б) сердечно-сосудистая система – представлена системой кровеносных и лимфатических сосудов, заполненных кровью и лимфой, выполняющих транспортную и иммунобио-

логическую функции. В состав сердечнососудистой системы входят кровь, лимфа, кроветворные органы, сердце, артериальные, венозные и лимфатические сосуды. Совокупность лимфатических сосудов и лимфоидных образований составляет единую лимфатическую систему; в) нервная система – выполняет регулирующую, координирующую и объединяющую функции, обеспечивая гармоничную целостность организма и его единство с окружающей средой. Нервная система, функционируя по принципу рефлекса (reflexus – отражение), осуществляет всю высшую и низшую нервную деятельность организма. В состав нервной системы входят центральные органы (головной и спинной мозг) и периферические нервы, осуществляющие взаимосвязь центральных отделов с соматическими (соматические нервы) и висцеральными (вегетативные нервы) органами.

С внешней и внутренней средами центральные отделы нервной системы связаны с помощью воспринимающих экстеро- и интерорецепторов, богато представленных в коже, во всех внутренних органах и сосудах, и органов чувств (органы зрения, слуха, обоняния и вкуса), воспринимающих свет, цвет, звук, запах и вкус.

2 Основные законы построения и развития животного организма

Каждый живой организм, несмотря на многообразие и разнообразие своих форм и адаптивных приспособлений к условиям существования и функционирования, в своем строении и развитии подчинен строго определенным биологическим законам.

1 Закон исторического развития. Все ныне живущие растительные и животные организмы, независимо от уровня их организации, прошли длительный путь своего исторического развития, этот закон, впервые подмеченный М. В. Ломоносовым (1747) и сформулированный Ч. Дарвиным (1859), нашел дальнейшее развитие в трудах А. Н. Северцова (1912, 1939) и особенно И. И. Шмальгаузена (1934, 1964), обосновавших монофилетическую теорию происхождения наземных позвоночных.

2 Закон единства организма и среды, впервые четко обоснованный И. М. Сеченовым (1861), гласит о том, что «Организм без внешней, среды, поддерживающей его существование, невозможен, поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него». Без нее многообразие животных форм и различий их строения обусловлено особенностями адаптации организмов к определенным условиям существования и функционирования. Единство организма и среды составляет основу эволюции органических форм, которое обеспечивается нервной системой. Ведущая роль нервной системы в этом процессе выступает как «тончайший инструмент, уравнивающий организм с окружающей средой» (И. П. Павлов, 1927).

3 Закон целостности и неделимости организма. Этот закон выражается в том, что каждый организм является единым целым, в котором все органы и системы находятся в тесной генетической, морфологической и функциональной взаимосвязи, взаимозависимости и взаимообусловленности. Впервые высказанный классиками естествознания еще во второй половине XIII в., этот закон нашел убедительное обоснование в трудах И. М. Сеченова (1866) и особенно И. П. Павлова (1924, 1927).

4 Закон единства формы и функции. В основе жизнедеятельности каждого живого организма лежат физиологические и адекватные им морфологические реакции, которые под воздействием факторов внешней среды и целенаправленного воздействия человека подвергаются изменениям. Антон Дорн (1875), сыгравший большую роль в развитии зоологии и сравнительной анатомии на принципах дарвинизма, разработал учение о смене функций. Он первый указал пути к исследованию эволюции их жизнедеятельности. В дальнейшем учение Л. Дорна нашло широкое развитие в трудах Н. Клейнберга (1886); Л. Плате (1913), А. Н. Северцова (1912, 1939) и И. И. Шмальгаузена (1934, 1964), которыми указывалось, что каждая часть и каждый орган организма обладает несколькими функциями. Во время исторических преобразований органа одна из функций может получить преобладающее значение, другие – исчезнуть или измениться. При всех этих преобразованиях в одинаковой степени участвуют и строение органа, и его отправления; одно всегда определяет другое, т. е. форма и функция образуют неразрывное целое. Этот закон нашел отражение в трудах Ф. Энгельса (1875 – 1876), впервые опубликованных в России в 1924 г., и дальнейшую научную разработку в трудах П. Ф. Лесгафта, В. П. Воробьева, В. Н. Тонкова и др.

5 Закон наследственности и изменчивости. Наследственность – это исторически сложившееся в процессе смены поколений свойство живых организмов требовать определенных условий для своего развития, роста и жизнедеятельности. Наследственной основой, или генотипом организма, являются гены, обладающие большой устойчивостью и обеспе-

чивающие относительное постоянство (консерватизм) видовых признаков, т. е. обуславливают фенотип живых организмов.

Фенотип – это совокупность внешних и внутренних признаков организма, обусловленных взаимодействием наследственной основы организма с условиями внешней среды. Управляя законами изменчивости (модификационной, мутационной, цитоплазматической), можно изменять не только фенотип организма, но и его генотип, что широко используется в селекционной работе. Знание законов передачи наследственных признаков имеет большое значение в медицинской и ветеринарной практике.

6 Закон гомологичных рядов гласит о том, что «чем ближе генетические виды, тем резче и точнее проявляется сходство рядов морфологических и физиологических признаков:». Этот закон был подготовлен значительным числом исследователей, придававших большое значение изучению гомологичных (сходных по развитию) органов (И. Гете, Ж. Кювье, Внк д'Азир, Э. Геккель, К. Гегенбаур), но нашел свое окончательное оформление в трудах Н. И. Вавилова (1920. 1922).

7 Закон экономии материала и места, согласно которому каждый орган и каждая система построены так, чтобы при минимальной затрате строительного материала они могли бы выполнять максимальную работу (П. Ф. Лесгафт, 1895). Подтверждение этого закона можно видеть в строении всех органов живого организма, и особенно он выражен в строении центральных отделов нервной системы, сердца, почек, печени, обладающих исключительно высокими потенциальными возможностями при выполнении своих функций.

Для всех позвоночных характерны общие принципы построения тела и гомологичных органов, а именно:

а) одноосность, или биполярность, выражающаяся в наличии двух дифференцированных полюсов тела – головного, или краниального, и заднего, или каудального;

б) сегментарность, или метамерия;

в) антимерия (*anti* – против, *meros* – часть), двусторонняя, или билатеральная (*bi* – два, *latus* – сторона), симметрии, характеризующаяся зеркальным сходством правой и левой половин тела животного. Билатеральная симметрия, как и биполярность, есть отражение развития прямолинейного, поступательного движения, свойственного большинству хордовых;

г) закон трубкообразного построения. Все системы и аппараты животного организма развиваются как трубчатые образования (пищеварительная, дыхательная, мочевая, половая, нервная). Для большинства трубчатых органов присущ принцип трехслойности. Трубчатые структуры есть результат отражения закона экономии материала и места.

3 Понятие о норме, вариантах и аномалиях

Под нормой строения тела животного понимается гармоническая совокупность структурно-функциональных данных организма, адекватных его окружающей среде и обеспечивающих организму оптимальную жизнедеятельность (Г. И. Царьгородцев).

Норма с точки зрения анатомии – наиболее часто встречающийся вариант строения конкретного вида животных, характеризующийся динамическим соответствием морфологических и физиологических особенностей организма изменяющимся условиям окружающей среды. В рамках видовой нормы и наряду с ней существует возрастная и половая изменчивость форм и строения, которая определяет также общие, но не для всего вида, а для определенной группы животных (популяция, порода) возрастные и половые нормы.

Варианты – разновидности общепринятой нормы, которые могут носить прогрессивные признаки, если они повышают жизнеспособность организма или отвечают требованиям селекции, и регрессивные, когда в них проявляются признаки пройденного пути эволюционного развития. Резко выраженный регрессивный признак называется атавизмом (atavus – предок).

Аномалии – отклонения от нормы, характеризующиеся необычной топографией органов или частей тела, их чрезмерным или, наоборот, слабым развитием, не сопровождающимся глубокими нарушениями жизнедеятельности организма. Отсутствие или сверхкомплектность органов или частей тела животного, приводящие к тяжелым нарушениям всей жизнедеятельности организма или даже неспособности к существованию, носят название уродства. Последние чаще возникают при близкородственных разведениях животных или под влиянием каких-либо тератогенных факторов (повышенная радиация, воздействие химических веществ и т. п.). Наука, изучающая уродства и причины их возникновения, называется тератологией (teratus – уродства).

4 Опорно-двигательная система

4.1 Преобразование костного остова тела в филогенезе

4.1.1 Хорда, позвоночник

Водная среда имеет ряд особенностей, к которым обитающие в этой среде животные должны приспосабливаться. Прежде всего это среда, плотная; ее, удельная, масса сопоставима с таковой тела животных. Это обстоятельство открывает возможность существования форм, «взвешенных» в воде, и оказывает решающее влияние на условия передвижения в водной среде. Водные животные затрачивают мало энергии на создание «плавучести», но много – на преодоление лобового сопротивления плотной среды. Второе важное свойство вещной среды – относительно слабая растворимость в ней кислорода. Дефицит кислорода оказался фактором, направившим эволюцию дыхательной системы водных, животных. Наконец, в водной среде всегда растворено какое-то количество минеральных и органических веществ. Это приводит к закономерным осмотическим взаимоотношениям организма водных животных с окружающей средой и. послужило фактором возникновения эволюционного закрепление специфических механизмов водно-солевого обмена и осморегуляции.

Рассмотрение прогрессивной, эволюции водных позвоночных: невозможно без учета эколого-морфологических и экологических приспособлений к свойствам водной среды; выше перечисленных трех классов эти процессы всегда шли в едином комплексе.

Наиболее примитивное строение внутренних скелет имеет у кишечнополостных, у которых он представлен бесклеточными соединительнотканными перепонками, расположенными между эктодермой и энтодермой. У отдельных видов кишечнополостных перепончатый скелет может достигать значительного развития за счет прорастающих в него мезенхимных клеток, не только участвующих в образовании волокнистых структур, но и продуцирующих минеральные соединения в виде извести или кремния.

У головоногих моллюсков соединительнотканый остов в наиболее жизненно важных участках тела (голова, спина, основание плавников) замещается более плотными структурами, напоминающими хрящ.

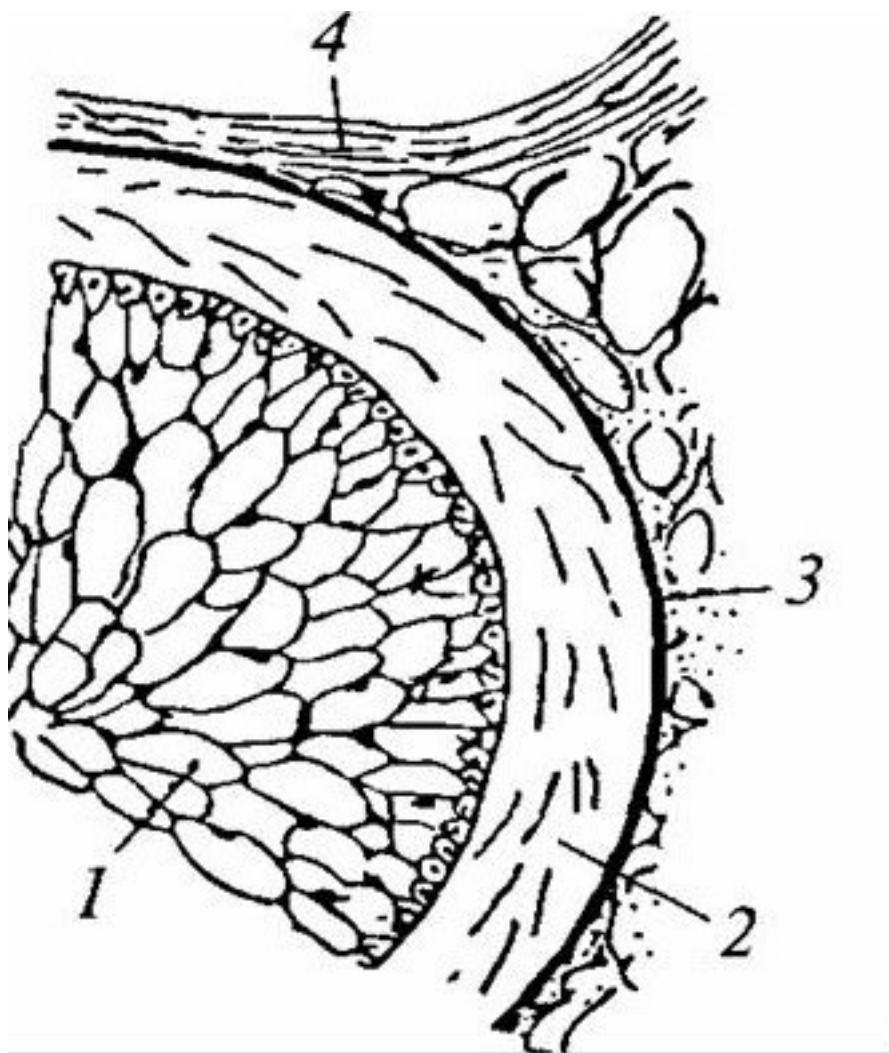
Одна из ведущих черт морфофункциональной организации хордовых – неперенное формирование внутреннего скелета. Он закладывается на ранних этапах их онто- и филогенеза в виде *спинной струны*, или *хорды*.

На более поздних стадиях (онто- и филогенеза) основу осевого скелета позвоночных животных составляют *позвоночник* и *мозговой череп*. Производные соединительной ткани образованы хрящом или костью, в которых накапливаются соли кальция. Хорда же сохраняется в относительно редуцированном состоянии. В состав опорно-двигательной системы кроме внутреннего скелета входит и соматическая мускулатура.

Хорда представляет собой нечленистый веретеновидный тяж, имеющий внутри относительно мягкое студенистое содержимое, образованное сильно вакуолизированными клетками. С поверхности она ограничена волокнистой оболочкой, наружной мембраной и сложенными кольцевыми волокнами. Они придают спинной струне эластичность и способствуют легкому ее изгибанию (рисунок 1). В волокнистой оболочке у низших позвоночных – круглоротых – формируются элементы позвонков в виде метамерно расположенных палоч-

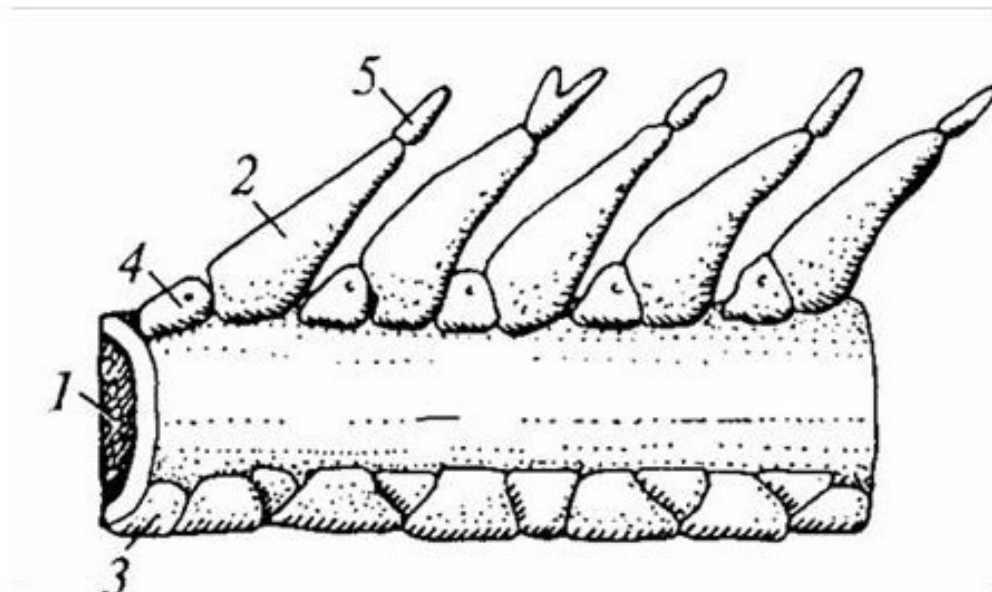
ковидных хрящей, прикрывающих с боков нервную трубку. Они омологичны верхним дугам позвонков рыб. Упругость хорды допускает боковые изгибы тела, особенно в его хвостовом отделе, что и лежит в основе локомоции в плотной водной среде. Непарный хвостовой плавник усиливает эффективность движения, а непарные спинные плавники способствуют стабилизации положения тела.

В раннем эмбриогенезе хорда закладывается энтодермально как вырост первичной кишки (или спинной губы бластопора). Продвигаясь вперед, она размещается под нервной трубкой. Эта осевая структура сложилась исторически на ранних этапах филогенеза типа хордовых. Как пожизненная основа осевого скелета хорда сохранилась у современных бесчерепных, круглоротых, цельноголовых хрящевых рыб, двоякодышащих рыб, у кистеперой рыбы (латимерии) и хрящевых ганоидов (осетровых и веслоносов) (рисунок 2).



1 – ткань хорды; 2 – волокнистая оболочка; 3 – наружная эластичная оболочка; 4 – соединительная ткань.

Рисунок 1 – Участок поперечного через хорду личинки миноги



1 – хорда; 2 верхние дуги; 3 – нижние дуги; 4 – вставочные хрящи; 5 – остистые отростки.

Рисунок 1 – Участок позвоночник осетровой рыбы поперечного разреза через хорду личинки миноги

Эмбрионально хорда закладывается у всех позвоночных. Ее передний конец доходит до гипофизарной воронки, а задний – до основания мясистой лопасти хвоста. У взрослых форм хорда или сохраняется пожизненно, или присутствует в редуцированном виде, замещающаяся телами позвонков.

У низших позвоночных хорда четковидной формы, утончаясь внутри тел позвонков и расширяясь между их соседними телами. У ланцетника хорда имеет хрящеподобное строение, в то время как весь остальной остов представлен волокнистой бесклеточной соединительной тканью, которую следует считать предшественницей всем остальным тканям, участвующим в образовании внутреннего скелета позвоночных.

Преобразование перепончатого скелета в хрящевой (хрящевые рыбы), а затем в костный (костистые рыбы, земноводные, рептилии, птицы, млекопитающие) есть отраженное тех адаптивных изменений, которые происходят в опорных тканях животных при усложнении их организации, совершенствовании локомоторных функций и смене среды существования.

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

Осевой скелет позвоночных сложен главным образом скелетогенной тканью, закладывающейся в раннем эмбриогенезе в склеротомах сомитов. С простейшим выражением скелетогенной мезенхимы мы встречаемся у ланцетника, у которого соединительнотканый чехол покрывает с поверхности хорду и нервную трубку и в виде миосепт проникает между мышечными сегментами. Внутренние скелетные образования складываются в *соматический комплекс*.

В теле позвоночного хорду замещает позвоночник, образуя его основную ось. Таким образом, эластичность и гибкость первичной оси – хорды – усиливаются прочностью возникающих позже скелетных структур. Кроме того, элементы позвоночника, разрастаясь от

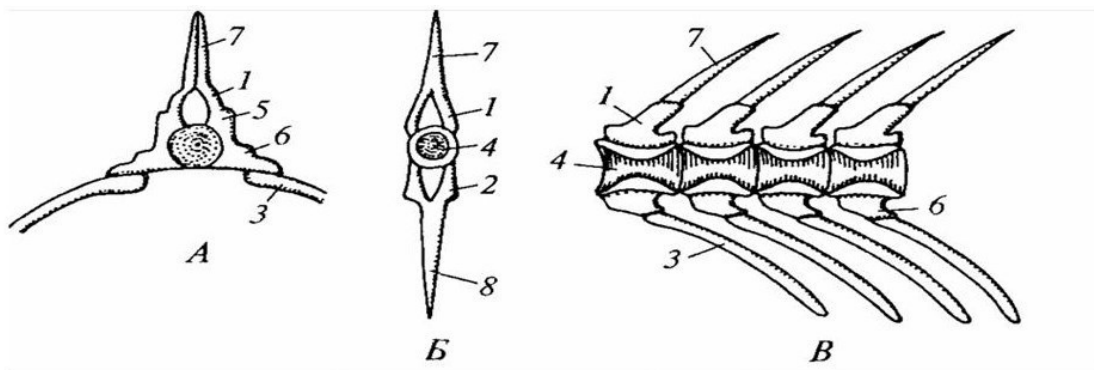
хорды вверх, образуют невральный канал и защищают спинной мозг, а снизу создают защиту крупным кровеносным сосудам в виде гемального канала.

Позвоночник в отличие от хорды – структура, более прочная и сегментированная. Он состоит из позвонков и подразделяется на отделы. У рыб выделяют *туловищный* и *хвостовой* отделы. Разделение позвоночника на туловищный и хвостовой отделы имеет как функциональную, так и морфологическую основу. У наземных позвоночных туловищная часть дифференцируется далее на *шейный*, *грудной*, *поясничные* и *крестцовый*.

Преобразования осевого скелета у хрящевых и костных рыб, повышающие эффективность плавания, шли по двум направлениям: образование позвоночника, состоящего из большого числа подвижно сочлененных позвонков, и его дифференциация на туловищный и хвостовой отделы. Расчленение единого осевого стержня на позвонки способствовало увеличению гибкости тела, т. е. повышению энергичности плавания. При этом основная локомоторная функция от ундуляции всего тела смещается на изгибы хвоста. Это связано с тем, что изгибам тела препятствует возможность сдавливания внутренних органов, тогда как мускулистый хвост способен развить большую амплитуду движений. Плавание с помощью хвостового плавника используется для длительного перемещения с постоянной скоростью и для совершения бросков, ускорений и быстрых поворотов. У движущихся таким способом рыб хвостовой плавник имеет большую площадь, хвостовой стебель высокий и часто усилен непарными-задним спинным и анальным плавниками.

Структурной единицей осевого скелета является **позвонки** (рисунок 3). Число позвонков, как правило, соответствует числу эмбрионально закладывающихся сомитов.

Позвонки закладываются в соединительнотканной оболочке хорды отдельными парными очагами хрящевой ткани. У хрящевых рыб они в течение всей жизни хрящевые, а у костных в онтогенезе хрящ заменяется костью. В оформленном виде позвонок имеет *тело* и две *дуги*: *верхнюю* (невральную) и *нижнюю* (гемальную). Невральные дуги сомкнуты по всей длине позвоночника, гемальные – только в хвостовой его части, образуя гемальный канал. Верхние элементы позвонков, разрастаясь, охватывают спинной мозг с боков, и смыкаются наверху, остистый отросток. Нижние закладки позвонка дают начало поперечным отросткам, к которым у туловищных позвонков, примыкают, *ребра*, поддерживающие стенки брюшной полости и служащие для прикрепления миомеров. В хвостовых позвонках поперечные отростки смыкаются на брюшной стороне, образуя нижние дуги с гемальным каналом, в котором расположены крупные кровеносные сосуды, снабжающие хвостовую мускулатуру. Образование гемального канала имеет важное значение, поскольку нижние дуги предохраняют сосуды от сжатия при помощи мощных сокращений мышц хвоста.

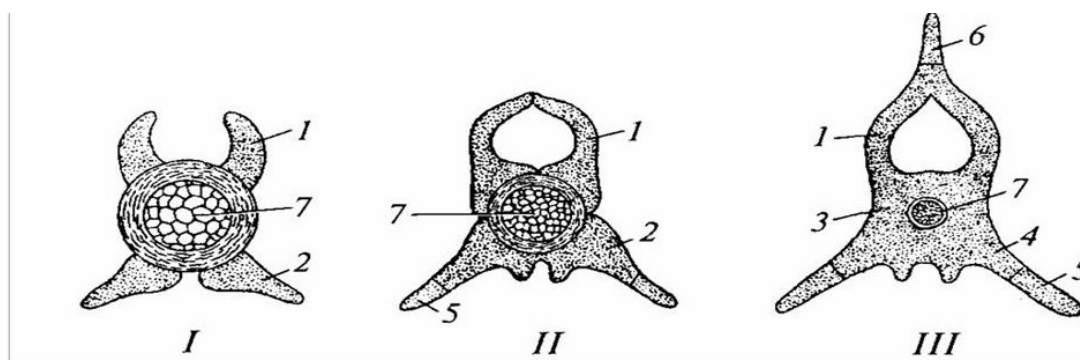


1 – верхние дуги; 2 – гемальные дуги; 3 – ребра; 4 – тела позвонков; 5 – сочленовные отростки; 6 – боковые отростки; 7 – верхние и 8 – нижние остистые отростки.

Рисунок 3 – Позвоночник костистой рыбы в сагиттальном разрезе (В). Отдельные позвонки из туловищной (А) и хвостовой (Б) областей

Исторически закладка позвоночника начиналась с дуг позвонков. Усиление соматического комплекса среди современных позвоночных обнаруживается впервые у круглоротых: их миосепты укреплены коллагеновыми волокнами. В туловищных сегментах тела миног вблизи хорды есть маленькие парные хрящи – зачатки невральных дуг (рисунок 4). У миксин их находят только в хвостовой части тела. У хрящевых рыб (акул) парные верхние хрящи смыкаются в невральные (верхние) дуги и образуют спинномозговой канал. Нижние пары хрящей смыкаются у них в хвостовой части, образуя гемальный канал.

Основания всех первичных складок формируют охватывающее хорду *тело позвонка*. У хрящевых рыб хорда сохраняется в течение всей жизни, заполняя канал, пронизывающий тела позвонков, а между ними линзообразное пространство, образованное вогнутыми поверхностями соседних позвонков. Частично сохраняется она и у низших костных рыб, а у высших групп этого класса (костистые рыбы) полностью вытесняется костными телами позвонков.



1 – верхняя дуга; 2 – нижняя дуга; 3 – тело позвонка; 4 – поперечный отросток; 5 – ребро; 6 – остистый отросток; 7 – хорда.

Рисунок 4 – Последовательные стадии развития (I – III) туловищного позвонка акулы (поперечные разрезы, по И. И. Шмальгаузену)

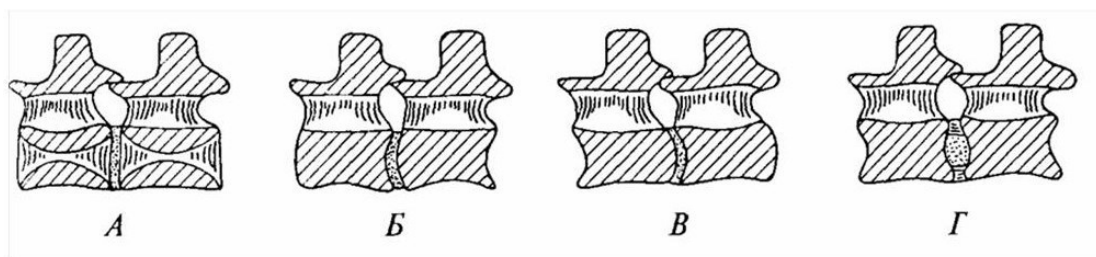
Тела позвонков по форме весьма разнообразны. У круглоротых роль осевого скелета выполняет хорда и тела позвонков отсутствуют. У акул эти тела имеют вид двояковогнутых коротких цилиндров (*амфицельные*) (рисунок 5). Они образованы концентрическими слоями хряща вокруг хорды внутри ее волокнистой оболочки. Клетки скелетогенной мезенхимы проникают через поры в наружной мембране хорды и вызывают обызвествление волокнистой оболочки. Так формируется одна – внутренняя – часть тела позвонка. Другая часть образуется путем разрастания оснований верхних и нижних дуг.

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

Тела позвонков костистых рыб, тоже амфицельные по форме, образованы костной тканью, заместившей хрящ. Между собой позвонки соединяются через студенистую подушку – остаток хорды.

Среди тетрапод амфицельные позвонки есть у примитивных хвостатых амфибий, некоторых ящериц, у гаттерий. У большинства наземных позвоночных и некоторых рыб между позвонками развивается в виде дисков замещающий хорду *хрящ*. Внутри дисков заключено желеобразное ядро – остаток хорды. Суставная щель между позвонками ориенти-

рована по-разному. В *опистоцельных* позвонках она выпуклая, причем выпуклость направлена вперед (высшие хвостатые амфибии, панцирная щука), в *процельных* позвонках (бесхвостые амфибии, высшие рептилии) выпуклость обращена назад. Тела *гетероцельных* позвонков птиц имеют сложную седловидную форму. Наконец, *платицельные* позвонки млекопитающих имеют плоские сочленяющиеся поверхности. Их межпозвонковые диски состоят в основном из кольцевидного волокнистого хряща, придавая позвонкам взаимную подвижность и гибкость.



А – примитивный амфицельный; Б – опистоцельный; В – процельный; Г – ацельный (предшественник платицельного).

Рисунок 5 – Различные типы позвонков у позвоночных (схемы сагиттальных разрезов; передние концы обращены влево)

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

Различают *верхние* и *нижние* ребра. Их структура и эмбриональная закладка неоднозначно объясняется специалистами. Согласно одним авторам (А. Ромер, Т. Парсонс, 1992), верхние ребра развиваются из мезенхимы сютеротомов, расположенной рядом с телами позвонков, а нижние – из мезодермы боковой пластинки. Их считают гомологами гемальных дуг. По мнению других (Ф.Я.Держинский, 1998), нижние ребра формируются в эмбриогенезе из хряща вблизи тел позвонков и растут центробежно от позвоночника к периферии. Верхние же не имеют хрящевого предшественника. Они формируются в покровных тканях и растут от периферии к центру (центростремительно).

К позвонку ребро прикрепляется головкой. У наземных позвоночных головка раздвояна. Один выступ – истинная головка – прикреплен к нижней дуге или непосредственно к телу позвонка, другой – бугорок – соединен суставом с основанием верхней дуги (поперечным отростком).

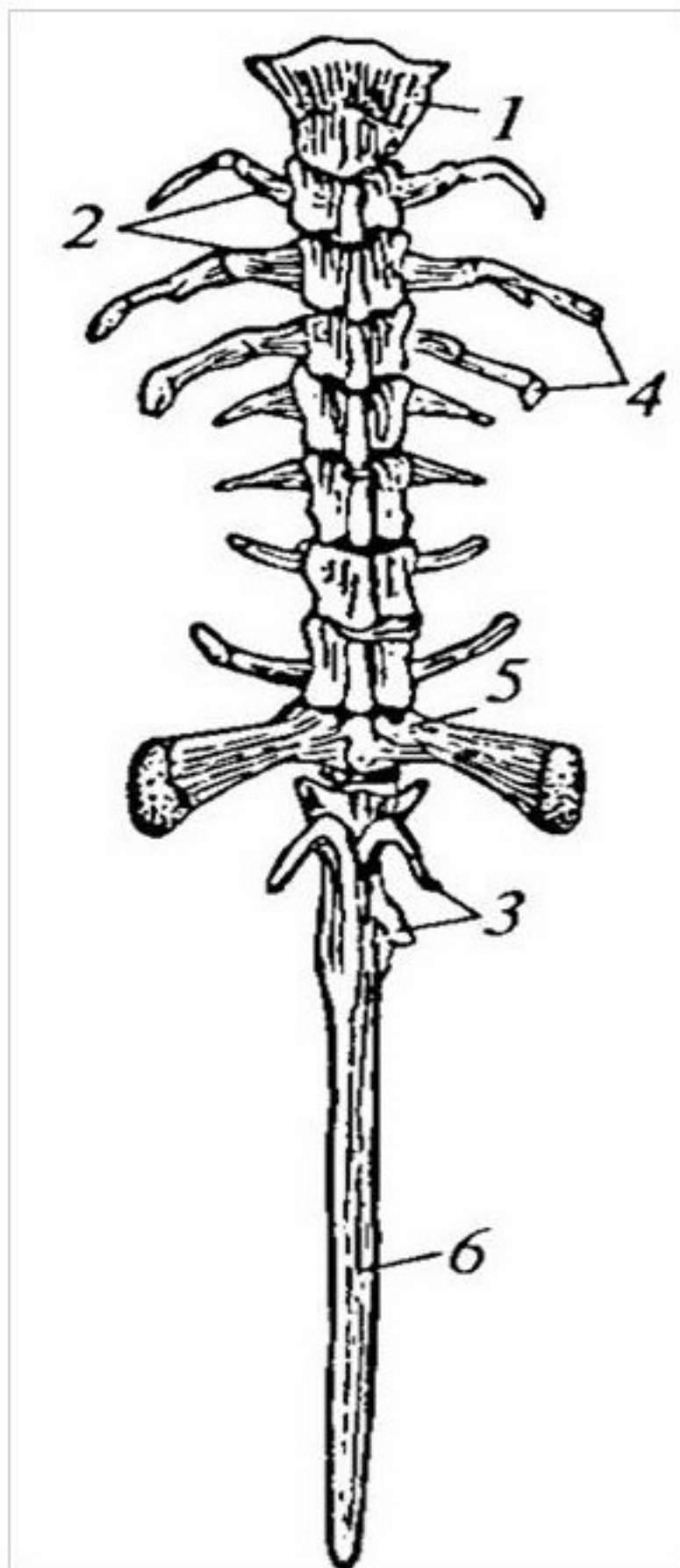
Круглоротые ребер не имеют. Считают, что короткие ребра акул принадлежат к нижнему ряду. У многоперов и большинства костистых рыб есть и верхние, и нижние ребра. Они укрепляют мускулатуру, ограничивающую полость тела. Некоторые костистые рыбы имеют только нижние ребра. Ребра тетрапод, вероятно, соответствуют верхним ребрам рыб (А.Ромер, Т. Парсонс, 1992). Полагают, что у предков тетрапод ребра присутствовали на всех позвонках от головы до основания хвоста.

У кистеперых рыб имеются как нижние, так и верхние ребра. Для большинства хрящевых и костистых рыб характерно наличие нижних, для низших наземных позвоночных – только верхних, а для высших позвоночных – только нижних ребер. Вершина гемальной дуги (особенно у селажий и осетровых рыб) продолжается в *нижний остистый отросток*.

У современных наземных позвоночных ребра развиты по-разному. Шейные ребра у рептилий укорочены, у птиц и млекопитающих они прирастают к позвонкам. Ребра грудного отдела у современных бесхвостых амфибий сильно редуцированы и даже могут отсутство-

вать вовсе. У хвостатых они не достигают грудины и раздвоены на дистальном конце (рисунок 6). У безногих ребра развиты хорошо.

У большинства настоящих наземных животных ребра утолщенные и дугообразно изогнутые. Они обеспечивают опору туловища на плечевой пояс. За счет соединения вентральных концов нижних ребер образуются парные хрящевые пластинки, которые, срастаясь между собой, образуют *тело грудины*. У рептилий, птиц и млекопитающих грудные ребра связаны с грудиной и образуют с ней *грудную клетку*. Грудная клетка защищает внутренние органы и участвует в механизме легочного дыхания. У рептилий (ящериц, крокодилов) грудные ребра обычно имеют два сегмента – проксимальный (верхний) окостеневший и дистальный (грудинный) хрящевой. Подвижный сустав между этими сегментами позволяет грудной клетке расширяться и сжиматься. У змей грудная клетка отсутствует вторично. Грудные ребра у черепах (8 пар) прочно сращены с прилегающими к ним сверху пластинами карапакса.



1 – шейный позвонок; 2 – поперечные отростки туловищных позвонков; 3 – поперечные отростки хвостовой области; 4 – ребра; 5 – крестцовый позвонок; 6 – уростиль.

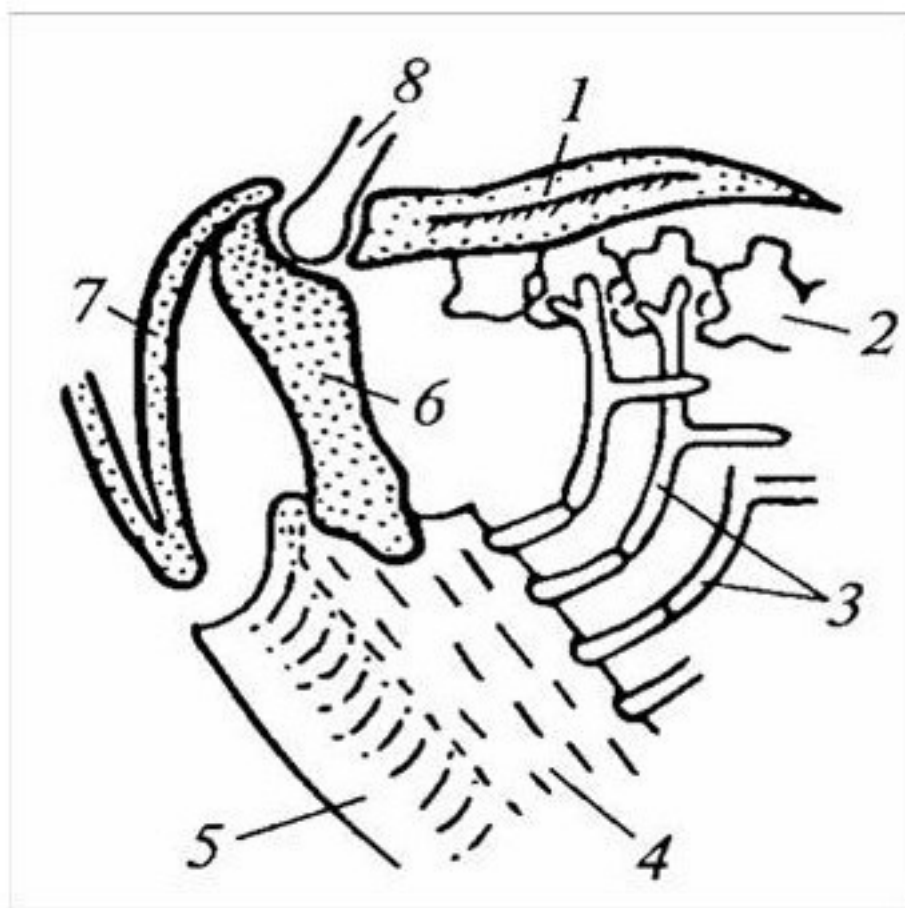
Рисунок – 6 Позвоночник бесхвостой амфибии

Грудные ребра крокодилов, клювоголовых и птиц имеют крючковидные отростки для прикрепления мышц (рисунок 7). Это создает (особенно птицам) высокую эффективность расширения грудной клетки при вдохе.

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

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

Отделы позвоночника. Как сказано выше, в позвоночнике рыб выделяют два отдела – *туловищный* и *хвостовой* (рисунок 8). Голова и туловище у них взаимно неподвижны, что достигается соответствующим соединением позвоночника и мозгового черепа. Наземный образ жизни потребовал большой подвижности головы и усиления опоры парным конечностям. В этой связи у наземных позвоночных в туловищной области выделяются отделы: *шейный, грудной, поясничный, крестцовый*.



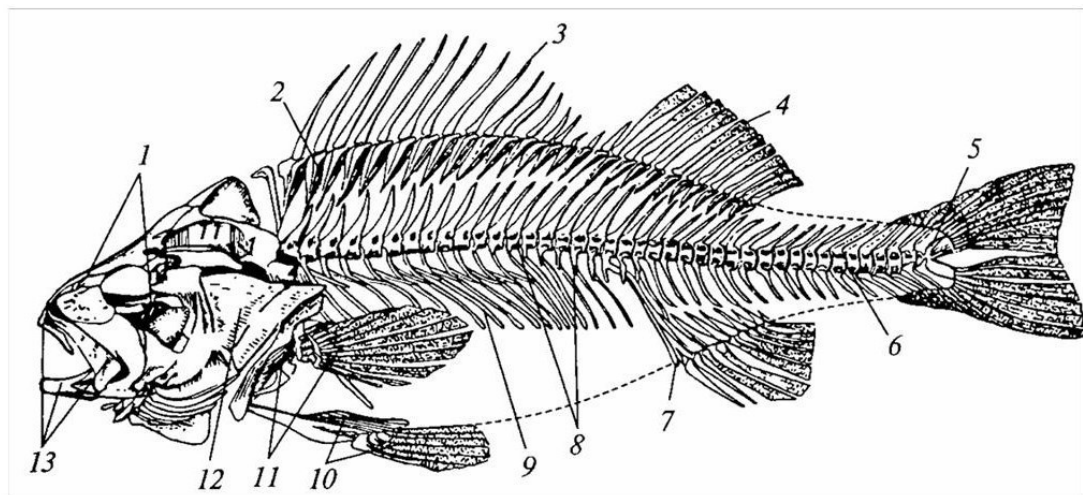
1 – лопатка; 2 – позвоночник; 3 – ребра; 4 – грудина; 5 – киль; 6 – коракоид; 7 – ключица; 8 – плечо.

Рисунок 7 – Грудные ребра птиц

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

У рептилий, птиц и млекопитающих число шейных позвонков возрастает. У птиц длина шеи меняется заметно, количество позвонков варьирует от 11 до 22. Большинство млекопитающих имеет постоянное число шейных позвонков – 7. Длина шеи у них определяется величиной самих позвонков. Такая стабильность шейного отдела у зверей – следствие большой механической нагрузки на этот отдел позвоночника (тяжелая голова, опора плечевого пояса через мышцы), которая и обусловила скоординированность морфогенеза ее конструкции (Ф.Я.Дзержинский, 1998). Есть и исключения. У ленивцев число шейных позвонков варьирует от 6 до 10, у ламантина их 6. Их голову поддерживает сильная мускулатура. Подвижность головы очень важна для хищников, что обусловлено способом добывания пищи. Наоборот, у грызунов, норников и особенно у землероев шейные позвонки укорочены, а подвижность шеи ограничена. Наиболее мощный шейный отдел с большими остистыми отростками характерен для копытных.

Подвижность головы улучшается также благодаря выделению в шейном отделе у настоящих наземных позвоночных двух первых позвонков: *атланта* и *эпистрофея* (рисунок 9). Невральная дуга атланта образует кольцо с суставной поверхностью, а его тело прорастает в виде отростка к телу эпистрофея.



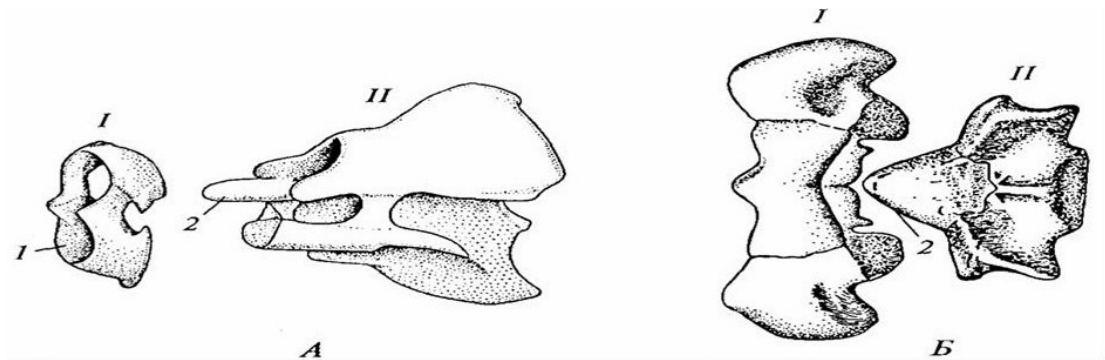
1 – кости черепа; 2 – основные элементы спинного плавника; 3, 4 – лучи спинного плавника; 5 – уростиль; 6 – хвостовые позвонки; 7 – основные элементы анального плавника; 8 – туловищные позвонки; 9 – ребра с придатками; 10 – кости и лучи брюшного плавника; 11 – кости и лучи грудного плавника; 12 – жаберная крышка; 13 – верхняя и нижняя челюсти.

Рисунок 8 – Скелет костистой рыбы (окуня)

У рептилий и птиц с атлантом сочленяется суставом один затылочный мыщелок черепа, что обеспечивает высокую вращательную подвижность головы. У птиц наблюдается угол поворота головы, наибольший среди позвоночных (у сов, например, до 270°С). У млекопитающих и птиц на теле эпистрофея имеется зубовидный отросток. При эмбриональной закладке он возникает за счет прорастания тела атланта к телу эпистрофея. При двух затылочных мыщелках у зверей через зубовидный отросток проходит ось вращения.

Грудной отдел позвоночника у хвостатых амфибий не отделяется от поясничного и имеет ребра. У бесхвостых они отсутствуют. Число поясничногрудных позвонков у репти-

лий 22. Все они несут ребра, но только ребра первых пяти из них присоединены к груди. Грудные позвонки у птиц срастаются в единую кость.



1 – сочленовная ямка для мыщелка черепа; 2 – зубовидный отросток.

Рисунок 9 – Атлант (I) и эпистрофей (II) гуся (А) и носорога (Б).

У млекопитающих грудной отдел включает чаще 12 – 15 позвонков, однако возможны отклонения. К примеру, самое малое количество позвонков – 9 – обнаружено у одного из видов броненосцев и клюворылого кита. Максимальное число грудных позвонков – 24 – у ленивца.

К передним грудным позвонкам (обычно к семи) у зверей при-членяются ребра, соединенные с грудиной (истинные ребра). Остальные грудные позвонки несут ребра, не достигающие до грудины (ложные ребра). Грудина представляет сегментированную костную пластинку, заканчивающуюся удлинённым хрящом – *мечевидным отростком*. Расширенный передний сегмент носит название *рукоятки грудины*. У летучих мышей и у зверей, конечности которых хорошо приспособлены для рытья (кроты), грудина теряет ясно выраженную сегментацию и несет *киль*, служащий, как и у птиц, для прикрепления сильных грудных мышц.

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

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

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

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

и у некоторых хвостатых амфибий, однако у них разлом происходит у основания хвоста между соседними позвонками.

4.1.2 Череп

Череп принято рассматривать, как единое образование, подразделяющееся на мозговой (осевой) и висцеральный отделы. Следует, однако, иметь в виду, что и по выполняемой функции, и по характеру закладки и онтогенетического развития эти два отдела представляют собой совершенно самостоятельные образования, и их объединение во внешне единую структуру – явление вторичное. У круглоротых и рыб осевой и висцеральный отделы черепа выражены отчетливо и слабо связаны друг с другом.

Мозговой череп. Черепная коробка (мозговой череп) формируется как продолжение осевого скелета из хрящевых закладок соединительнотканной оболочки переднего конца хорды (*парахордалии*) и самостоятельных очагов образования хряща сбоку (*боковые хрящи*) и впереди от них (*трабекулы*). Они составляют основу дна черепа. С боков и спереди к дну примыкают хрящевые капсулы органов чувств – обонятельные, глазные и слуховые.

Отделы мозгового черепа формируются путем смешанного сочетания элементов. Парахордалии и затылочные хрящи закладываются из ткани, общей с позвоночником, – мезенхимы склеротомов, трабекулы и капсулы органов чувств – из скелетогенной ткани кожного происхождения, которую продуцирует нервный гребень (Ф.Я.Дзержинский, 1998).

У позвоночных выделяют два типа строения мозгового черепа: *латибазальный* и *тропобазальный*. Латибазальный череп имеет широкое основание. Глазницы широко раздвинуты, мозговая полость продолжается между ними. Такой тип черепа характерен для хрящевых рыб, круглоротых, амфибий. Настоящие наземные позвоночные имеют тропобазальный тип черепа: глазницы в нем сближены и часто разделены лишь межглазничной перегородкой. Мозговая полость при этом оттеснена назад. О различии в организации двух типов мозгового черепа можно судить по расположению в них головного мозга (рисунок 10).

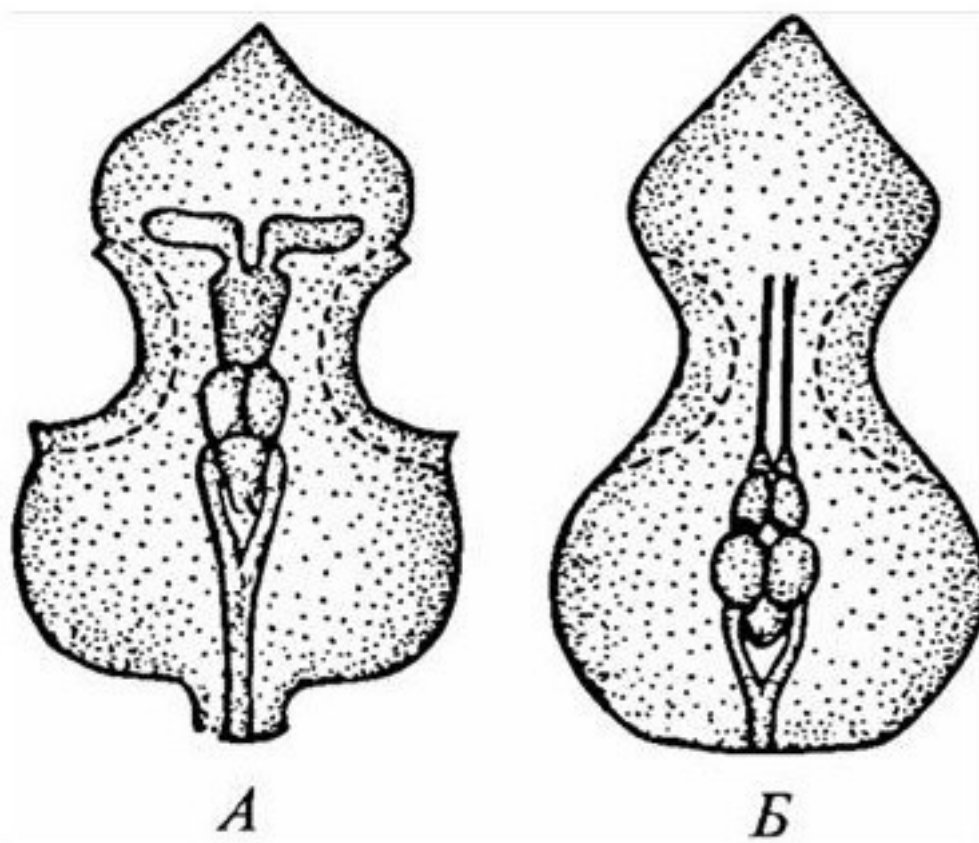
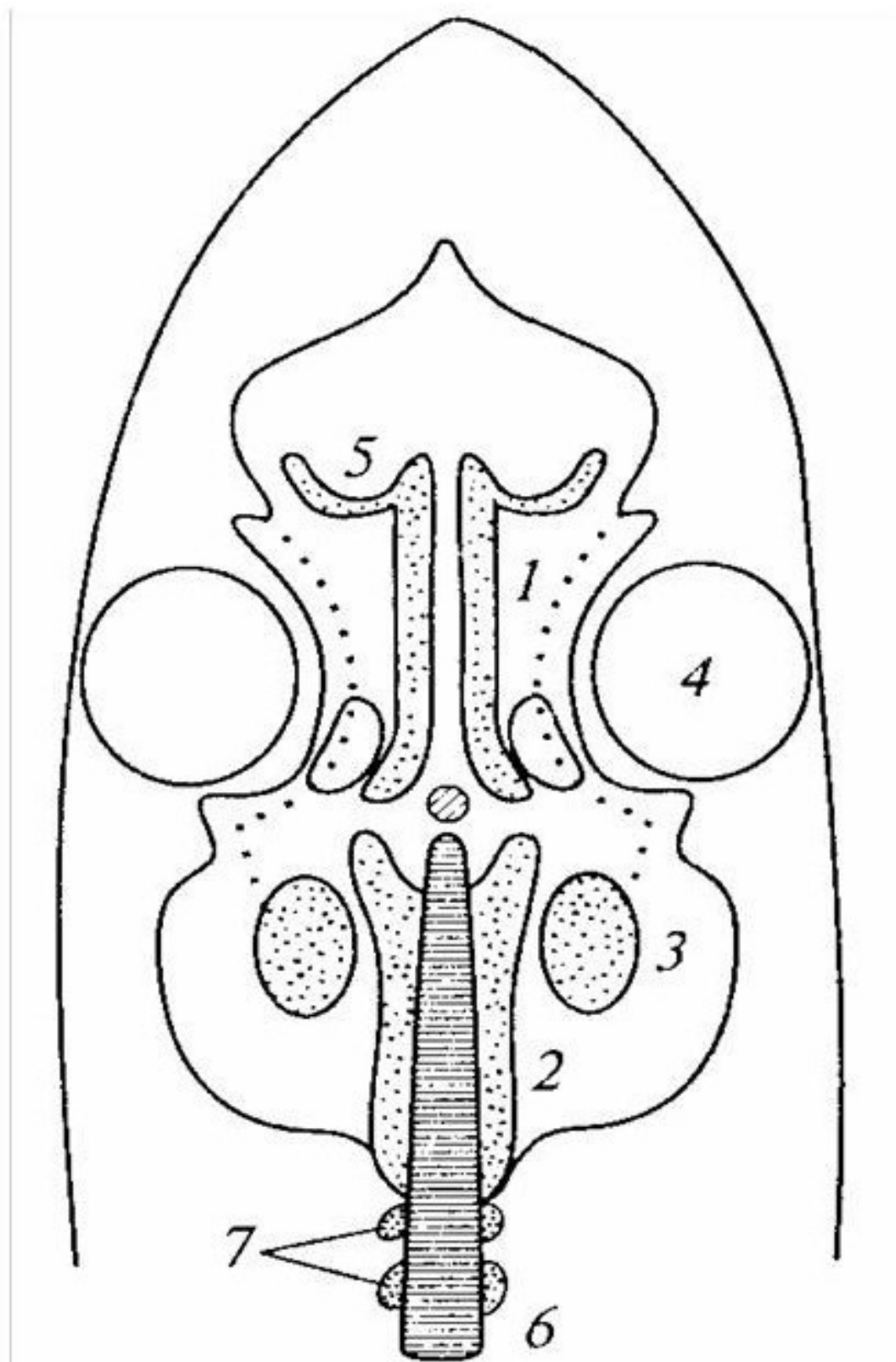


Рисунок 10 – Положение мозга в платибазальном (А) и тропибазальном (Б) черепах

У круглоротых и хрящевых рыб дно черепа закладывается в виде парных хрящей – паракордалии и трабекул (рисунок 11). У них примыкают капсулы органов чувств: непарная обонятельная, парные глазничные и слуховые (рисунок 12). У хрящевых рыб хрящевой мозговой череп приобретает вид оформленной коробки, так как капсулы органов чувств, прирастая к дну черепа, образуют бока черепа и частично формируют крышу. Крыша никогда не бывает полной, в ней присутствует чаще одно (иногда больше) отверстие – *фонтанель*. Эта неполнота хондральной крыши проявляется в онтогенезе большинства других позвоночных. У взрослых акул образуется единый хрящевой череп, в котором можно выделить несколько морфологически и функционально различающихся основных отдела мозгового черепа: затылочный, слуховой, глазничный и обонятельный.

Затылочный отдел прикрывает головной мозг сзади, в нем имеется большое *затылочное отверстие*, через которое проходит спинной мозг. Под ним располагается *затылочный мышцелок*, который смыкается с первым позвонком.

Слуховой отдел соответствует вросшим в стенку черепа слуховым капсулам, окружающим внутреннее ухо. Спереди от затылочного отдела мозговая коробка расширяется, образуя *слуховые капсулы*, окружающие мешочки и каналы внутреннего уха. Затем спереди мозговая коробка сужается, образуя глазничные впадины: в них расположены глазные яблоки и их мускулатура. Здесь, в дне мозговой коробки, имеется срединное углубление, к которому прилегает гипофиз.

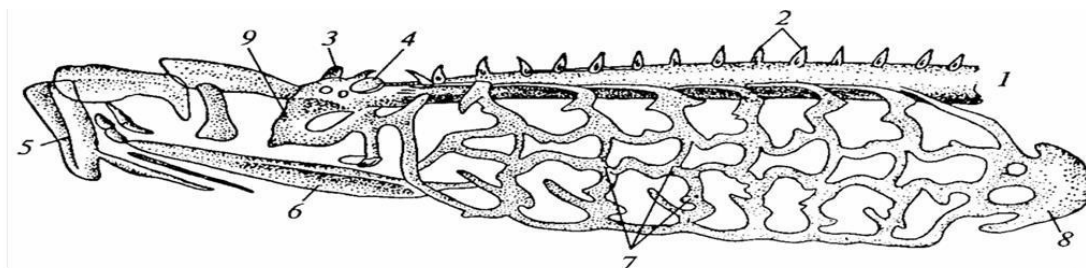


1 – трабекулы; 2 – паракордалии; 3 – слуховая капсула; 4 – глазница; 5 – обонятельная капсула; 6 – хорда; 7 – закладка.

Рисунок 11 – Расположение хрящевых закладок мозгового черепа акулы

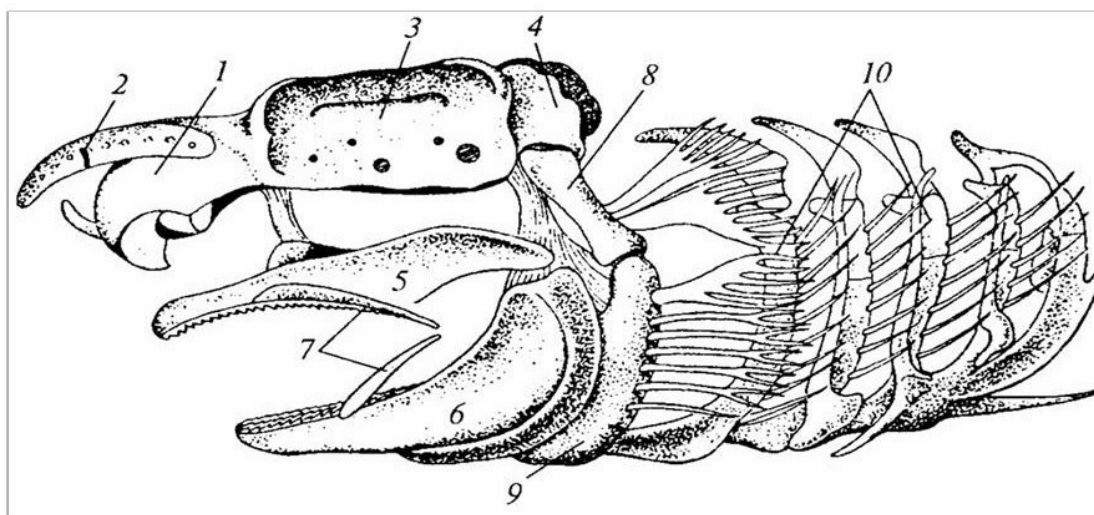
Обонятельный отдел находится в передней части черепа и представляет собой парные обонятельные капсулы, выстланные с внутренней поверхности обонятельным эпителием.

Снизу черепную коробку подстилает *дно черепа*, а сверху она закрыта хрящевой *крышей* с небольшим отверстием – *фонтанелью*. Заканчивается мозговой череп спереди рылом – *ростром*, состоящим из трех хрящей (рисунок 13).



1 – хорда; 2 – зачатки верхних дуг позвонков; 3 – обонятельная капсула; 4 – слуховая капсула; 5 – скелет присасывательной воронки; 6 – подъязычный хрящ; 7 – жаберные дужки; 8 – околосердечный хрящ; 9 – подъязычная дуга.

Рисунок 12 – Череп и скелет жаберного аппарата миноги



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

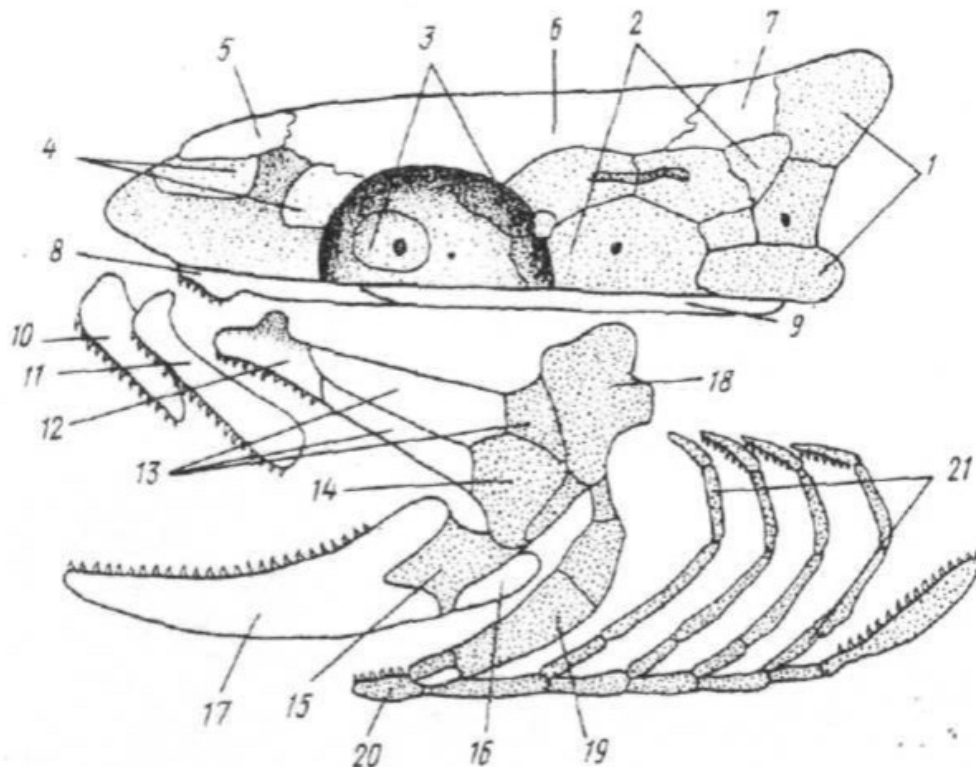
Рисунок 13 – Череп акулы

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

Мозговой череп костных рыб складывается из костей разного происхождения. Одни – *хондральные* – замещают хрящ в первичном хрящевом черепе, другие – *покровные*, формируются в соединительнотканном слое кожи. Исторически покровный костный скелет считают первичным. У костных рыб осевой череп частично или (у костистых) полностью окостеневает. Группы окостенений соответствуют отделам черепа хрящевых рыб: в затылочной области образуются *затылочные* кости, в слуховой – *ушные*, в стенках глазницы – *клиновидные*, в области обонятельных капсул – *обонятельные* кости. В крыше черепа располагаются пар-

ные *носовые, лобные и теменные* кости вторичного происхождения. Дно черепа представлено также вторичными костями: непарными *сошником* и *парасфеноидом*. Костный череп более легкий и прочен (рисунок 14).

У современных амфибий заметна тенденция к относительному расширению и уплощению мозговой коробки и редукции ее окостенений. Мозговой череп амфибий значительной части остается хрящевым, что обусловлено слабым развитием как хондральных, так и накладных окостенений.



Осевой череп: 1 – затылочные кости, 2 – ушные, 3 – клиновидные, 4 обонятельные, 5 – носовые, 6 – лобные, 7 – теменные, 8 – сошник, 9 – парасфеноид; висцеральный череп: 10 – предчелюстные кости, 11 – верхнечелюстные, 12 – небные, 13 – крыловидные, 14 – квадратная, 15 – сочленовная, 16 – угловая, 17 – зубная, 18 – подвесок, 19 – гиоид, 20 – копула, 21 – жаберные дуги.

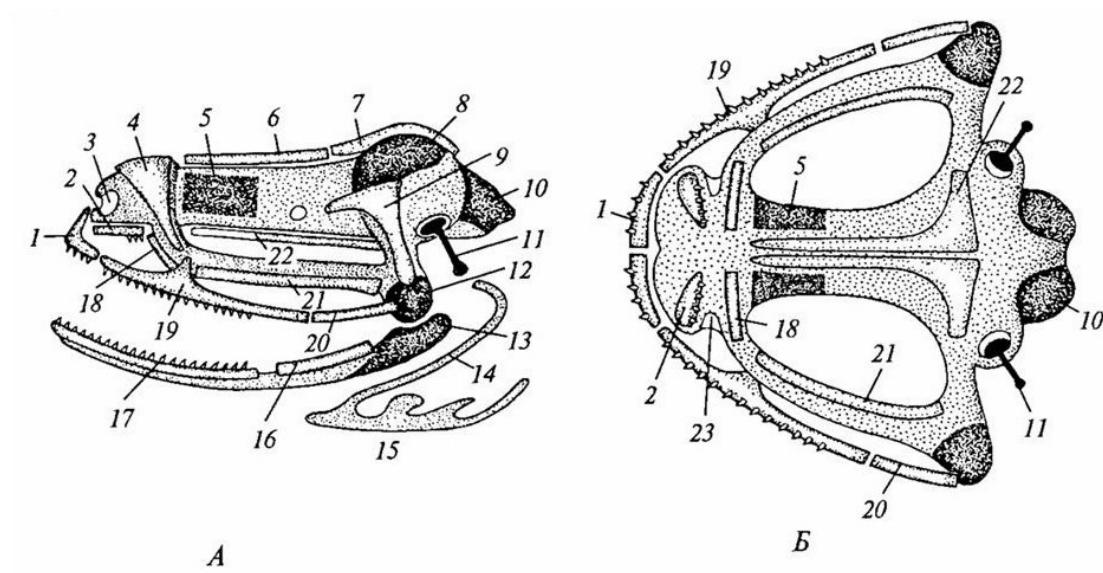
Рисунок 14 – Череп костистой рыбы (схема)

У современных амфибий в сравнении с ранними тетраподами сильнее выражена редукция крыши черепа. В широком и плоском черепе современных бесхвостых и хвостатых амфибий сохранилась лишь малая доля покровной крыши предковых форм (рисунок 15).

В мозговой коробке амфибий развиваются следующие хондральные кости. В затылочной области есть две *боковые затылочные кости*. На них заметны два затылочных мыщелка. Места, соответствующие основной и верхней затылочным костям рыб, у амфибий остаются хрящевыми. В области слуховой капсулы формируется одна небольшая *переднеушная кость*, большая часть капсулы остается хрящевой. В передней части глазницы мозговой череп сужается. Здесь у бесхвостых амфибий развивается *клинообонятельная кость*; у хвостатых эта кость парная. Обонятельная капсула остается хрящевой.

Покровных костей также немного. Крышу черепа составляют *теменные и лобные кости*, которые у бесхвостых срастаются в *лобно-теменные кости*. Кпереди от них находятся *носовые кости*, у безногих они срастаются с предчелюстными костями. По бокам зад-

ней части черепа расположены *чешуйчатые кости*, особенно сильно развитые у безногих. Дно черепа подстилает большой крестообразный *парасфеноид*, а впереди от него лежат парные *сошниковые кости*. Снизу на черепе видны отверстия для выхода нервов (зрительного и тройничного). На поверхности крыши слабо заметными желобками проступают трубчатые ходы боковой линии. У древних тетрапод поверхность крыши была структурирована гребнями и ямками, к которым прикреплялась кожа.



1 – межчелюстная кость; 2 – сошник; 3 – носовая полость; 4 – носовая кость; 5 – клинообонятельная (поясок); 6 – лобная; 7 – теменная; 8 – переднеушная; 9 – чешуйчатая; 10 – боковая затылочная; 11 – стремячко; 12 – квадратная; 13 – сочленовная; 14 – гиоид; 15 – подъязычная пластинка; 16 – угловая; 17 – зубная; 18 – нёбная; 19 – верхнечелюстная; 20 – квадратно-скуловая; 21 – крыловидная; 22 – парасфеноид; 23 – хоаны.

Рисунок 15 – Схема строения черепа земноводного (А – сбоку; Б – снизу; хрящевые элементы показаны точками, хондральные кости – черным цветом, покровные – светлым)

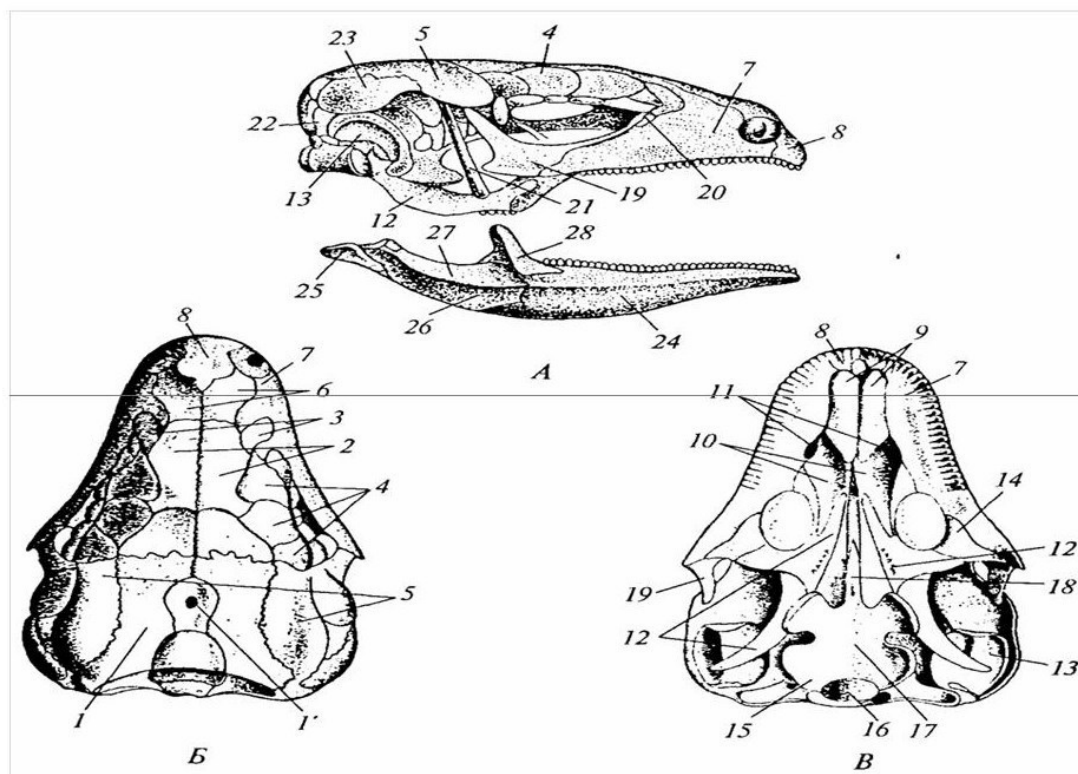
Общей особенностью мозгового черепа рептилий является почти полное окостенение первичного хрящевого черепа и развитие большого числа кожных костей, формирующих крышу, бока и дно черепа.

Затылочная область мозгового черепа состоит из четырех костей хондрального происхождения: *верхнезатылочной*, *основной затылочной* и двух *боковых затылочных* (рисунок 16). Все эти кости окаймляют *затылочное отверстие*, книзу от которого лежит *единственный затылочный мышцелок*. В его образовании участвуют обе боковые затылочные и основная затылочная кости.

Спереди от основной затылочной кости лежит *основная клиновидная кость*, принимающая участие в образовании дна черепа. У некоторых рептилий – (змей, крокодилов – есть дополнительные *боковые клиновидные кости*. *Парасфеноид* мал и расположен у переднего конца основной клиновидной кости. Сошниковые кости редуцированы.

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

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

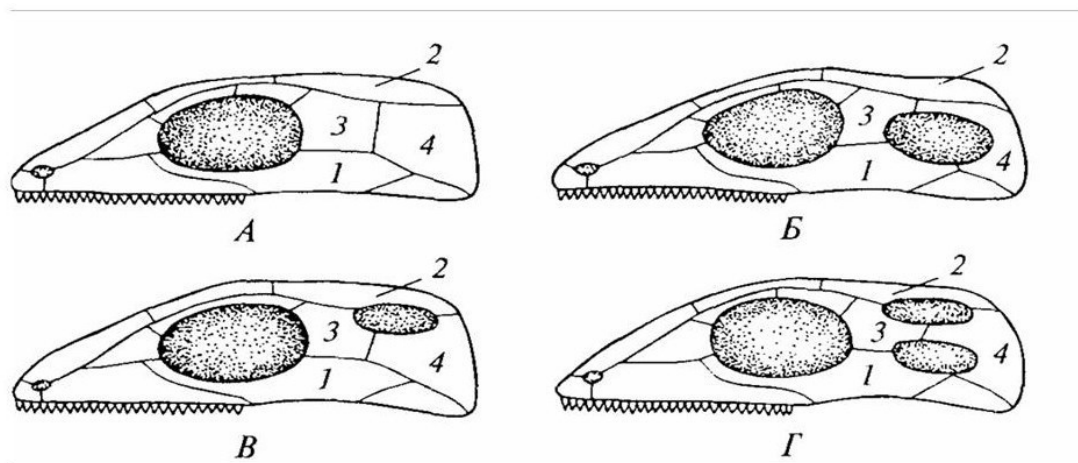


1 – теменные кости (1' – отверстие для теменного глаза); 2 – лобные; 3 – предлобные; 4 – надглазничные; 5 – заглазничные; 6 – носовые; 7 – верхнечелюстные; 8 – межчелюстные; 9 – сошники; 10 – нёбные; 11 – хоаны; 12 – крыловидные кости (12' – зубы на крыловидных костях); 13 – квадратные; 14 – поперечные; 15 – основная затылочная; 16 – затылочный мыщелок; 17 – основная клиновидная; 18 – остаток парасфеноида; 19 – скуловая; 20 – слезная; 21 – столбчатая (надкрыловидная); 22 – чешуйчатая; 23 – надписочная; 24 – зубная; 25 – сочленовная; 26 – угловая; 27 – надугловая; 28 – венечная кость.

Рисунок 16 – Череп ящерицы (А – сбоку; Б – сверху; В – снизу)

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

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



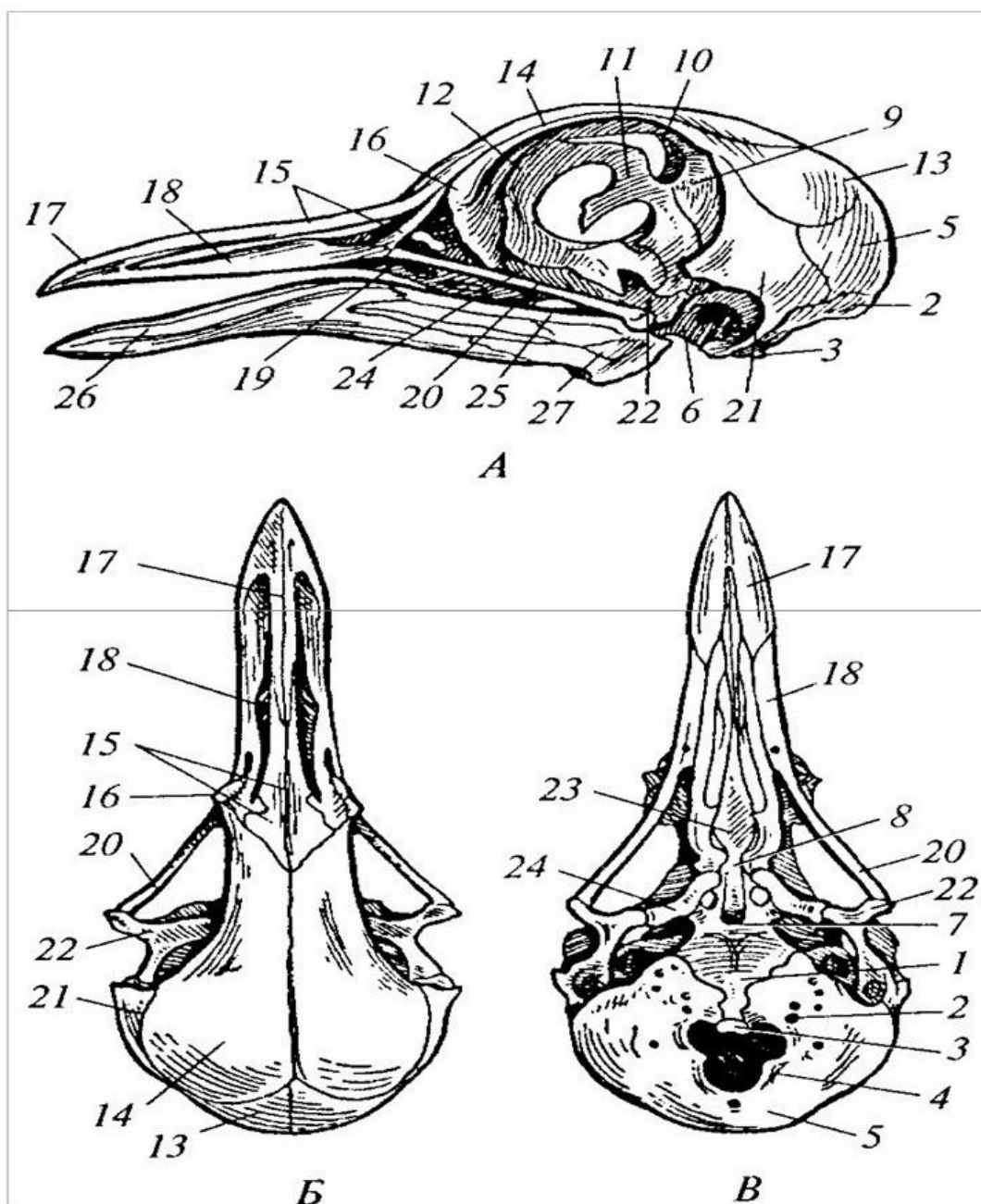
A – анапсидный тип (котилозавры, черепахи); *Б* – синапсидный тип (звероподобные рептилии); *В* – эвриапсидный тип (вымершие плезиозавры и др.); *Г* – диапсидный тип (клювоголовые; архозавры, а также ящерицы и змеи, утратившие одну или обе височные дуги); 1 – скуловая кость; 2 – теменная; 3 – заглазничная; 4 – чешуйчатая.

Рисунок 17 – Схемы расположения височных ям в черепах разных типов рептилий

Многие важные изменения в крыше черепа рептилий связаны с развитием височных впадин (окон, ям). Для ранних рептилий (котилозавров, черепах) характерна сплошная крыша без впадин. Этот примитивный тип называли *анапсидным* (рисунок 17). Черепа современных черепах в сравнении с древними изменились: у многих видов теменные кости часто образуют глубокие выемки. Иногда вся височная область превращается во впадину, и элементы крыши от глазницы до заднего края черепа отсутствуют.

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

Мозговой череп птиц по общей схеме строения весьма близок к черепу рептилий (рисунок 18). Затылочный отдел оформлен обычными четырьмя *затылочными костями* (основой, двумя боковыми и верхней). *Затылочный мышцелок*, как и у рептилий, один. Слуховая капсула закладывается, как у рептилий, из *трех ушных костей*, которые у взрослых птиц сливаются в одну.



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

Рисунок 18 – Строение черепа голубя (А – сбоку; Б – сверху; В – снизу)

Дно черепа представлено *основной клиновидной и переднеклиновидной костями*, а также *нёбными и крыловидными костями*. Крышу черепа формируют парные *носовые, лобные, теменные и чешуйчатые кости*. В связи с тонкостью костей, ранним и прочным их срастанием череп птицы значительно облегчен. Швы между костями зарастают рано и незаметны. Объем мозговой коробки и размеры глазниц существенно увеличены. Глазницы как

бы сжали щечный отдел исходно диапсидного черепа, а перекладины позади глазниц и между двумя височными впадинами исчезли. Увеличение мозговой коробки произошло за счет разрастания парных элементов крыши – лобных, теменных, чешуйчатых и комплекса *боковых клиновидных костей*.

Череп млекопитающих (рисунок 19) также характеризуется относительно более крупной в сравнении с рептилиями мозговой коробкой, что связано, как и у птиц, с большими размерами головного мозга. Швы между костными комплексами у млекопитающих зарастают сравнительно поздно, что обеспечивает возможность увеличения объема головного мозга по мере роста животного. У молодых зверей мозговая коробка по сравнению с лицевой частью обычно развита относительно сильнее, чем у взрослых. Число отдельных костей в черепе млекопитающего меньше, чем у ранее охарактеризованных групп позвоночных. Это обусловливается срастанием ряда костей мозгового черепа между собой: так, в единый комплекс срастаются *основная, боковые и верхняя затылочные кости*; сращение ушных костей приводит к образованию *единой каменистой кости*.

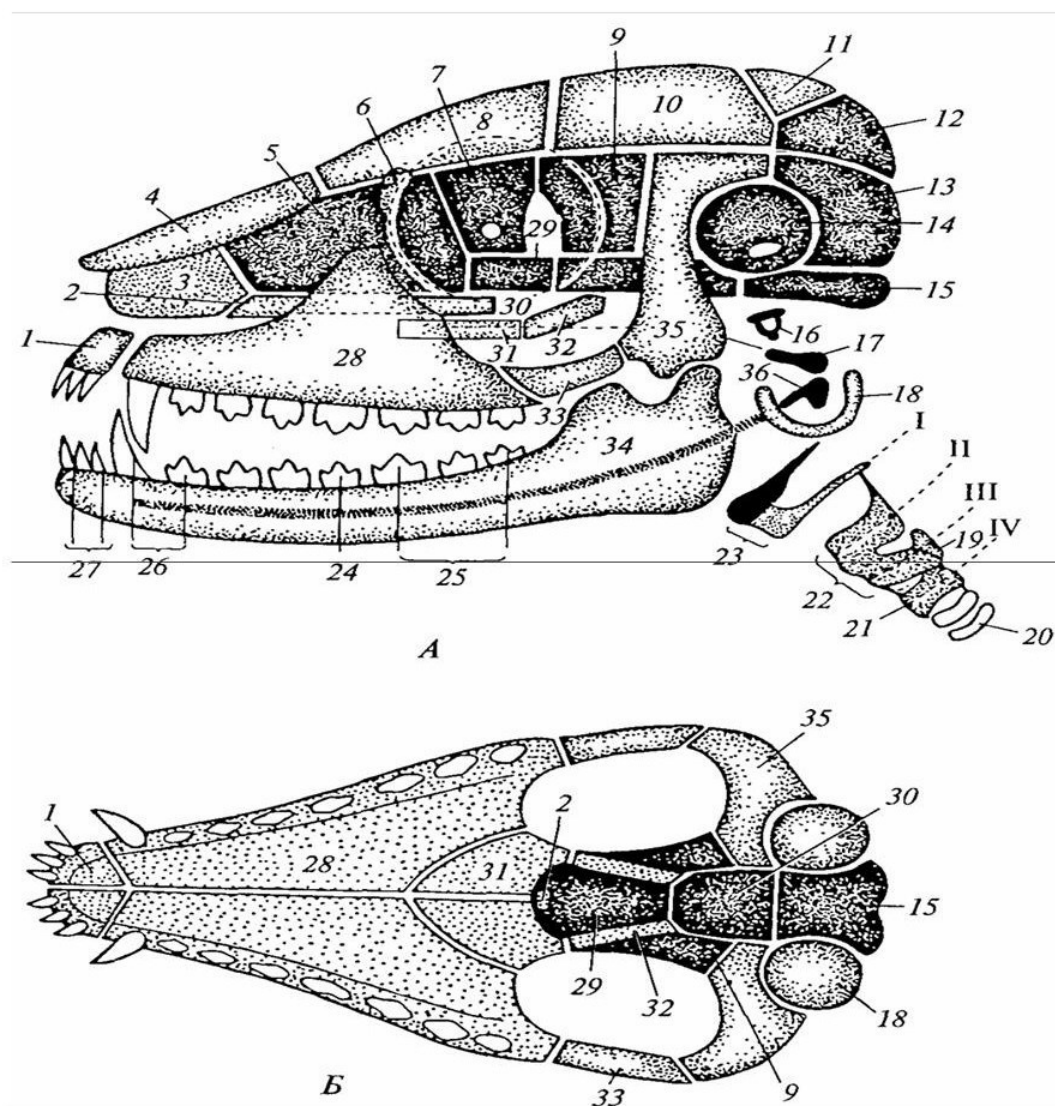
Крыловидная кость срастается с *основной клиновидной костью*, а *глазноклиновидная кость* срастается с *передней клиновидной костью*. Бывают случаи образования и более сложных комплексов. Единая затылочная кость несет два мыщелка для сочленения с атлантом.

Крыша черепа образована парными *носовыми, лобными, теменными* и непарной *межтеменной костями*. Такое строение крыши характерно, к примеру, для черепа собаки. Весьма изменчиво и в черепе различных млекопитающих расположение ноздрей. У форм с гибким рылом (тапиры) или с хоботом (слоны, сирены) наружное отверстие ноздрей бывает сдвинуто по крыше черепа назад. У китообразных такое «дыхало» находится на вершине черепа, так как носовая область сместилась назад, а затылочные кости продвинулись вперед.

Бока черепной коробки образованы *чешуйчатыми костями*, от них наружу и вперед отходят *скуловые отростки*. Последние соединяются со *скуловой костью*, которая, в свою очередь, спереди сочленена со скуловым отростком верхнечелюстной кости. В итоге образуется весьма характерная для млекопитающих *скуловая дуга*.

Парасфеноид в дне мозгового черепа отсутствует. Дно образуют поразному сочетающиеся *основная клиновидная, крылоклиновидная и крыловидная кости*. В отдельных случаях они срастаются в единую *клиновидную кость*. *Переднеклиновидные* и *глазноклиновидные* кости тоже могут образовывать перед ней единую структуру. У приматов, грызунов и хищников под ними развивается *срединная обонятельная кость*, разделяющая две носовые полости. В пределах носовых полостей развиваются костные или хрящевые *завитки*, либо *раковины*. Они увеличивают поверхность обонятельных ходов.

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



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

Рисунок 19 – Череп млекопитающего (А – сбоку; Б – снизу; хондральные кости темные, покровные – светлые)

Весьма примечательна изменчивость общего облика черепа разных млекопитающих. К примеру, у мелких млекопитающих его дорсальная поверхность выглядит вздутой из-за относительно большого мозга. У крупных видов на облике мозговой коробки отражается развитие височных и шейных мышц, в результате чего на поверхности черепа образуются *гребни* (например, *сагиттальный гребень* у хищных, *выйный гребень* у копытных). Высокая куполообразная крыша черепа слона объясняется в основном не увеличением мозга, а развитием широкой поверхности для прикрепления шейных мышц и связок, поддерживающих тяжелую голову с бивнями и хоботом.

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

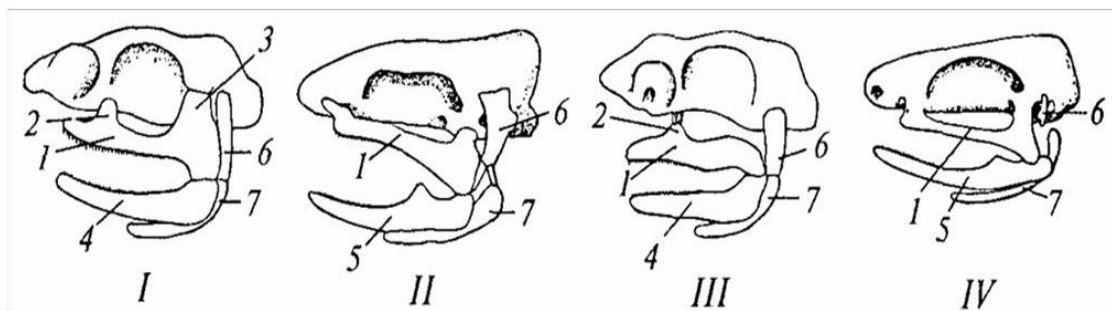
Висцеральный череп. Висцеральный (или лицевой) череп закладывается в стенках передней части кишечной трубки. Функция его – опора ротового и жаберного аппарата. Как уже говорилось, жаберные щели у низших хордовых прежде всего выполняли функцию фильтрации, т. е. участвовали в процессе питания. С появлением жабр как органов дыхания их скелетная опора (жаберные дуги) также участвовала в фильтрующей функции. Древние круглоротые, вероятно, были микрофагами, питаясь мелкими органическими частицами, взвешенными в воде или входящими в состав отстоя. Рыбы перешли к макрофагии; этот переход сопровождался укреплением скелетной основы жаберного и ротового аппаратов. Видимо, на этой основе и возникли принципиальные отличия в схеме строения висцерального аппарата между круглоротыми, с одной стороны, и обоими классами рыб (а также всеми наземными позвоночными) – с другой. Они заключаются в том, что у круглоротых висцеральный аппарат состоит из нерасчлененных элементов, поддерживающих ротовую воронку, язык и стенки глотки в области межжаберных перегородок. Висцеральный череп такого строения несет чисто опорную функцию. У всех рыб висцеральный аппарат также располагается в межжаберных перегородках, но в каждой из них закладываются парные *висцеральные дуги*, состоящие из нескольких (исходно – четырех) элементов, подвижно сочлененных друг с другом. Это открывает возможность участия висцерального скелета не только в опорной функции, но и в активных движениях, связанных с захватом пищи (передние висцеральные дуги преобразуются в подвижные челюсти) и дыханием (жаберные дуги).

Эти отличия дают основание для деления всех позвоночных на два раздела: *Бесчелюстные* (Agnatha), к которым относятся ныне живущие круглоротые и два вымерших класса, и *Челюстноротые* (Gnathostomata), включающие всех остальных позвоночных. Такая неравномерность объясняется тем, что активное участие висцерального аппарата в актах питания и дыхания давало челюстноротым несомненное преимущество в прогрессивной эволюции перед придонными или плавающими микрофагами-фильтраторами с неподвижной ротовой воронкой и малоактивными дыхательными движениями, какими были ныне вымершие классы бесчелюстных. В эволюционном «соревновании» с более активными челюстноротыми смогли сохраниться лишь формы, использовавшие сосущий тип ротового аппарата для специфического способа питания: круглоротые (миноги и миксины) присасываются предротовой воронкой к телу рыб и, разрушая роговыми «зубами» языка покровы жертвы, поршневыми движениями языка высасывают жидкость тканей и кровь. Миксины при этом глубоко вгрызаются в тело жертвы, перетирая с помощью роговых «зубов» языка все мягкие ткани.

Учитывая указанные принципиальные отличия, рассмотрим строение висцерального скелета круглоротых и рыб. У круглоротых (рисунок 12) он представлен хрящами, поддерживающими ротовую воронку и язык, а также ажурной хрящевой *жаберной решеткой*, поддерживающей стенки тела в месте расположения жаберных отверстий. Один из непарных хрящей предротовой воронки (задний верхний хрящ) прирастает к мозговой коробке; это единственная структура, связывающая висцеральный и осевой отделы черепа.

Челюстноротые, как уже говорилось, имеют висцеральный череп, состоящий из серии висцеральных дуг, расположенных в межжаберных перегородках. Передняя пара их функционирует в качестве подвижных челюстей. У хрящевых рыб (рисунок 13) *челюстная дуга* представлена двумя хрящами: *нёбноквадратным*, играющим роль верхней челюсти, и *меккелевым*, образующим нижнюю челюсть. Челюсти вооружены коническими, загнутыми назад зубами, происходящими от покрывающей тело плакоидной чешуи и состоящими из дентина, одетого снаружи чехликом из прочной эмали.

Следующая висцеральная дуга – *подъязычная* – включает два парных хряща: *подвесок* (hyomandibulare) и *гиоид* (hyoideum); гиоиды правой и левой подъязычных дуг объединяются непарным хрящом – копулой. Функция подъязычной дуги – подвижное сочленение висцерального аппарата к осевому черепу: подвесок своим верхним концом с помощью сустава соединен со слуховым отделом мозговой коробки, а нижним – с обоими элементами челюсти в области челюстного сустава. Такой тип связи висцерального и осевого отделов черепа называется *гиостилией* (рисунок 20) и характерен для большинства хрящевых рыб. У некоторых примитивных акул имеется дополнительная связь в виде отростка в передней части небноквадратного хряща, причленяющегося к дну мозгового черепа. Такой тип связи носит название *амфистилии*. У химер (подкласс Holocerphali) верхняя челюсть полностью срастается с дном осевого черепа – возникает *аутостилия*.



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

Рисунок 20 – Типы причленения висцеральных дуг к мозговому черепу

Подъязычная дуга ограничивает сзади остаток жаберной щели, которая сохраняется у хрящевых рыб в виде *брызгальца*, соединяющего, как и все жаберные щели, полость глотки с внешней средой. У скатов, жаберные щели смещены на брюшную сторону, расположенное на спинной стороне брызгальце, играет важную роль в дыхании.

Позади подъязычной дуги расположены однотипно устроенные *жаберные дуги*. У большинства хрящевых рыб их пять – соответственно числу жаберных щелей: первая расположена позади подъязычной дуги, вторая – позади 1-й жаберной и т. д. У некоторых акул число жаберных щелей может достигать 6 – 7. Каждая жаберная дуга состоит из четырех подвижно сочлененных парных элементов, объединенных снизу непарной копулой. На жаберных дугах, кроме последней, расположены органы дыхания – жабры.

У костных рыб (рисунок 14) сохраняется тот же принцип строения висцерального черепа, но висцеральные дуги составлены не хрящевой, а костной тканью. В челюстной дуге образуется большое число первичных и вторичных костей. В верхней челюсти первичные кости представлены *задней крыловидной* и *квадратной*, а в нижней – *сочленованной*; квадратная и сочленованная кости образуют челюстной сустав. Вторичные кости в верхней челюсти представлены *предчелюстной*, *челюстной*, *небной* и двумя *крыловидными*, а в нижней – *большой зубной* костью и *маленькой угловой*. Предчелюстная, челюстная и зубная кости формируют вторичные челюсти, снабженные зубами; кроме того, зубы имеются на небной кости.

Череп костных рыб – типично гиостилический; соединение висцерального черепа с осевым осуществляется с помощью подъязычной дуги. Эта дуга образована первичными костями, соответствующими ее отделам у хрящевых рыб: *гиомандибуляре* (подвесок), гиоид

и непарная *копула*. Кроме того, к подвеску прикрепляются кости, образующие жаберную крышку, – новое по сравнению с хрящевыми рыбами образование, обеспечивающее интенсификацию дыхательных движений. Эти кости – вторичные по происхождению.

Жаберные дуги (их у костистых рыб четыре) построены по тому же плану, что и у хрящевых рыб; их элементы составлены первичными костями. Пятая жаберная дуга редуцирована и не несет жабр.

Висцеральный череп амфибий в сравнении с рыбами изменен значительно. Личинки амфибий (и некоторые взрослые) имеют жаберы, соответственно у них развиваются жаберные дуги. Количество жаберных дуг уменьшается до четырех; часто они не имеют расчленения на элементы и являются цельными.

У амфибий, прошедших метаморфоз, висцеральные дуги преобразуются в скелетные элементы, характерные для наземных позвоночных. Они входят в состав подъязычного аппарата, служащего опорой языку, в состав скелета гортани и кольцевидных хрящей трахеи, а также участвуют в совершенствовании слухового аппарата. Подъязычный аппарат располагается у лягушки в дне ротовой полости между ветвями нижней челюсти и представляет собой хрящевую пластину с рожками. Ее передние рожки, загибаясь вверх, охватывают кишечную трубку и прикрепляются к слуховым капсулам.

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

Элементы первичного челюстного комплекса, образованного *исбноквадратным* хрящом, принимают участие в формировании та мозгового черепа: *нёбная кость* прилегает к сошнику, а *квадратная кость* – к чешуйчатой кости. В нижней челюсти меккелев хрящ прикрыт снаружи *зубной* и *угловой костями*.

Череп амфибий *аутостилический*: челюстная дуга прирастает непосредственно к мозговому черепу (рисунок 15). Подъязычная дуга не принимает участия в прикреплении челюстного аппарата к черепу. Верхний элемент этой дуги – гиомандибуляре – прекращен в маленькую кость – *стрема*, которая, как подвесок у рыб, верхним концом упирается в слуховую капсулу. Она лежит в преобразованной из брызгальца полости и выполняет роль *слуховой косточки*.

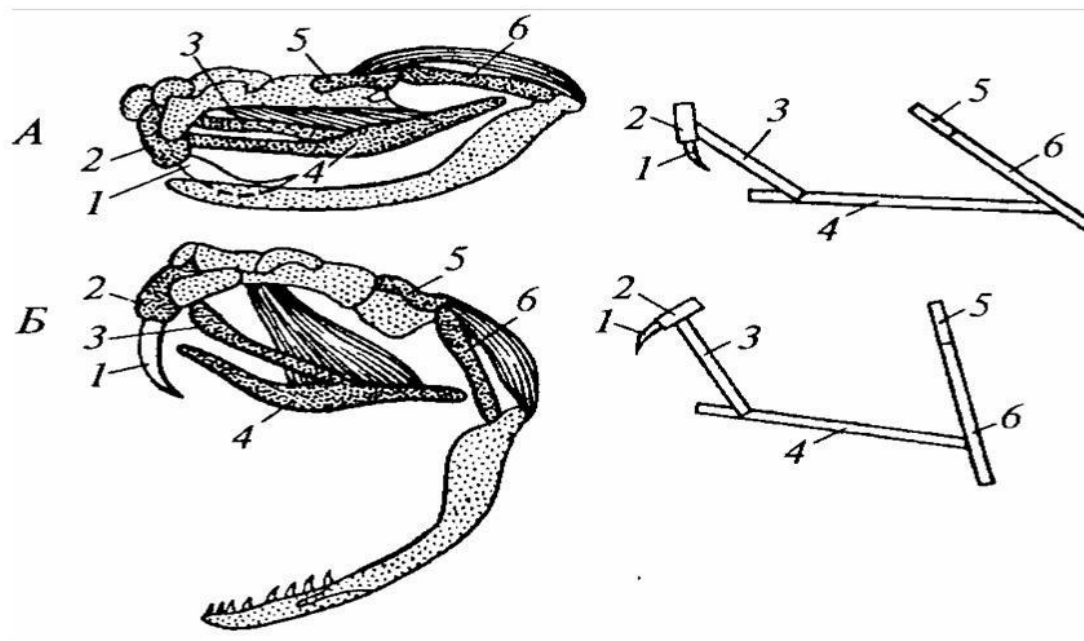
Висцеральный скелет рептилий (ящериц) в значительной степени близок к амфибиям. Верхние челюсти образованы *межчелюстными* и *верхнечелюстными костями*, несущими зубы.

Нёбноквадратный хрящ подвергается дальнейшим превращениям. Хондральная *квадратная кость* своим верхним отделом связана с мозговой коробкой; снизу к ней причленяется нижняя челюсть. Остальная часть нёбноквадратного хряща покрывается кожными костями – в передней части *нёбными*, а в срединной – *крыловидными*. Все эти кости участвуют в укреплении дна черепа. Появляются новые покровные *поперечные кости*, соединяющие крыловидные кости с верхнечелюстными, а у ящериц и гаттерий еще и хондральные *столбчатые кости*, соединяющие крыловидные кости с теменными.

Нижняя челюсть, гомологичная меккелеву хрящу, состоит из хондральной *сочленовой кости*, которая причленяется к квадратной, и ряда накладных костей, облегающих меккелев хрящ: *зубной*, *угловой*, *надугловой*, *венечной*, *пластинчатой*. Верхний отдел подъязычной дуги, гомологичный гиомандибуляре, представлен (как и у земноводных) слуховой косточкой – *стремнем*. Остальные элементы висцерального скелета образуют подъязычный аппарат, состоящий из хрящевой пластинки (гомолог копулы) и трех пар рожков (гомологи гиоидов и жаберных дуг).

Весьма своеобразно строение черепа у змей. Для них характерно подвижное соединение элементов челюстного аппарата и связанных с ними костей: нёбных, крыловидных

и чешуйчатых. Эта особенность позволяет змее заглатывать пищу целиком, даже довольно крупных животных. Механизм заглатывания достигается попеременным движением левой и правой половин нижней челюсти. При наблюдении за кормящейся змеей создается впечатление, что она как бы наползает на свою добычу. У ядовитых змей подвижность костей облегчает перемещение ядовитых зубов (рисунок 21).

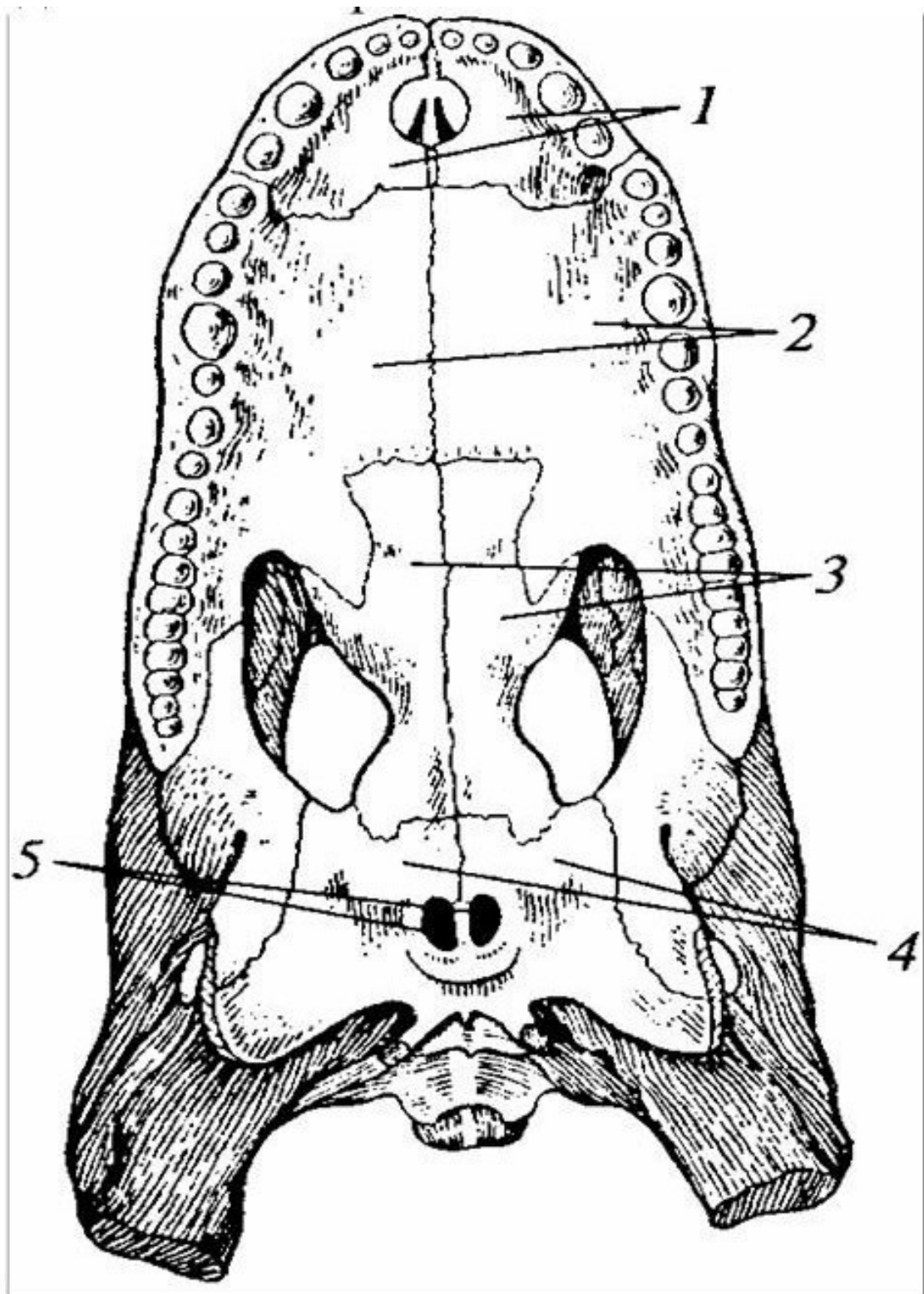


1 — ядовитый зуб; 2 — верхнечелюстная кость; 3 — поперечная кость; 4 — крыловидная кость; 5 — чешуйчатая кость; 6 — квадратная кость.

Рисунок 21 — Череп гремучей змеи с закрытой (А) и раскрытой (Б) пастью

У крокодилов зубы расположены на межчелюстных, верхнечелюстных и зубных костях и сидят в альвеолах, как у млекопитающих. В связи с разрастанием нёбных отростков межчелюстных и верхнечелюстных, а также нёбных костей у крокодилов развивается костный помост — *вторичное костное нёбо*. Оно разделяет полость рта на верхний отдел, носоглоточный ход, и нижний отдел, собственно ротовую полость (рисунок 22). Таким образом, внутренние отверстия ноздрей (хоаны) открываются не непосредственно в ротовую полость, а в ее заднюю часть, поэтому пища, находящаяся во рту, не мешает поступлению воздуха к органам дыхания. У черепах нёбо прирастает к мозговому черепу. Квадратная кость массивная и на большом протяжении контактирует с ушным отделом, повышая прочность задней части черепа.

В висцеральном черепе птиц много общего с черепом рептилий. Верхняя челюсть включает парные *межчелюстные* и *верхнечелюстные* кости. К последним причленяются палочковидные *скуловые* и *квадратноскуловые* кости, которые, в свою очередь, соединяются с *квадратными* костями. В итоге образуется весьма характерная для птиц *нижняя височная дуга*, отграничивающая снизу глазницу и височную яму. Нижняя челюсть состоит из гомологичной меккелеву хрящу *сочленовной кости* и из кожного происхождения *зубной, пластинчатой, угловой и венечной* костей. Вместе с верхней челюстью она образует характерный для птиц клюв. *Челюсти*, как правило, сильно вытянуты, их кости срастаются между собой. Возникает весьма совершенный, прочный хватательный аппарат (рисунок 18). Слуховая косточка, стремечко, одна, как и у рептилий.



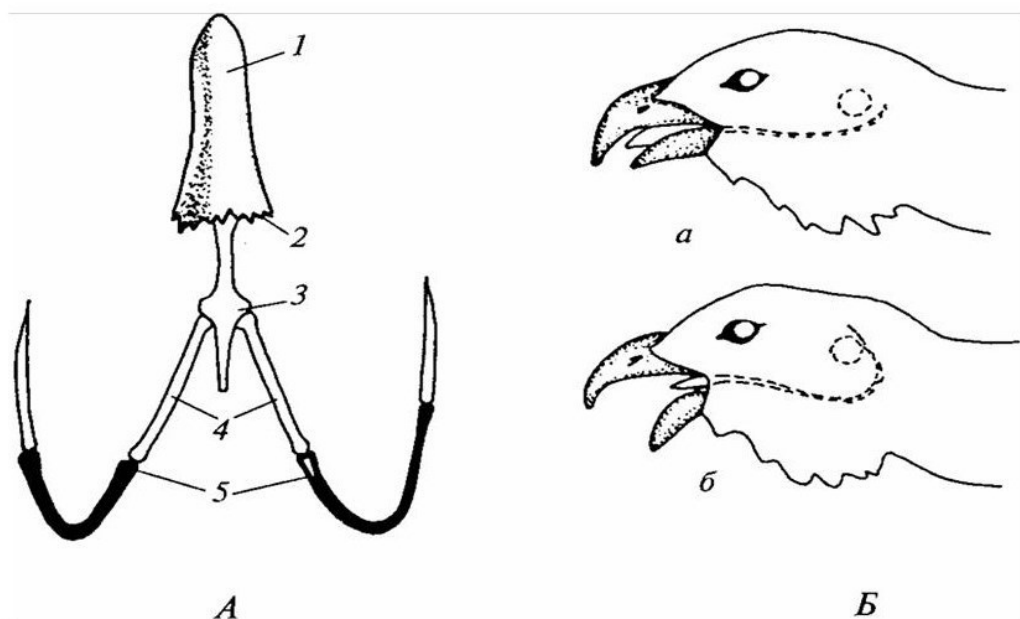
1 – межчелюстные кости; 2 – верхнечелюстные кости; 3 – нёбные кости; 4 – крыловидные кости; 5 – хоаны.

Рисунок 22 – Вторичное костное у нёбо у крокодила

Костный подъязычный аппарат имеет вид удлиненной пластинки с очень длинными рожками, гомологичными первой паре жаберных дуг. Подъязычная пластинка участвует у птиц в движении языка при захвате пищи, а также при звукообразовании. Специалисты отмечают, что, например, у токующего глухаря во время второго колена призывной песни, когда

птица глубоко втягивает язык в гортань, загнутые рожки сдвигают набухшую кровью кожу и соединительнотканную пленку на голове, отчего глухарь временно глохнет (рисунок 23).

Строение висцерального черепа млекопитающих в сравнении с рептилиями существенно меняется. Верхние челюсти состоят из парных *межчелюстных* и *верхнечелюстных костей*. Для всех млекопитающих характерно развитие *вторичного костного нёба*, образованного *нёбными* отростками межчелюстных и верхнечелюстных костей и нёбными костями. В связи с его образованием хоаны открываются не между верхнечелюстными костями, как у других наземных позвоночных, а как у крокодилов и черепах – позади нёбных костей. Такое строение нёба предотвращает закупорку хоан (т.е. перерыв дыхания) в то время, когда пищевой комок задерживается в ротовой полости при обработке пищи во рту и при глотании. *Крыловидные* кости уменьшаются и прирастают к дну черепа.



1 – язык; 2 – ороговевшие шипики языка; 3 – костная основа языка; 4 – передние рожки; 5 – задние рожки; а – обычное положение языка; б – язык втянут в глотку.

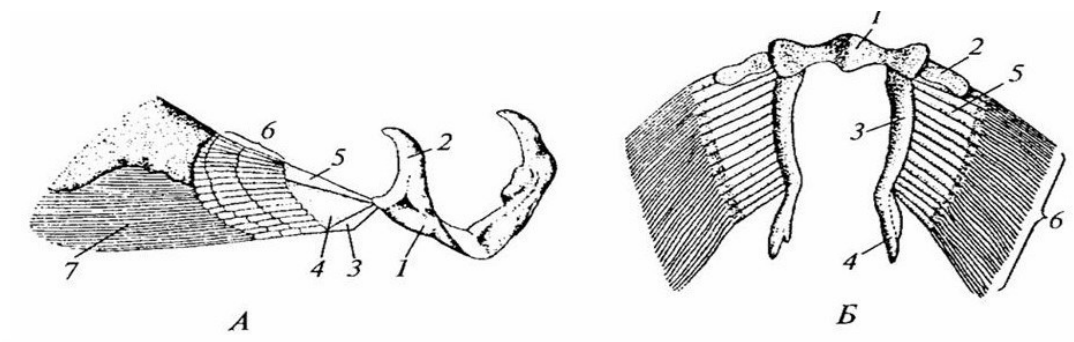
Рисунок 23 – Подъязычный аппарат глухаря (А) и его положение относительно слухового прохода (Б)

Нижняя челюсть образована только парными *зубными* костями, которые несут два отростка – *венечный* и *угловой*. Нижние челюсти причленяются непосредственно к *чешуйчатым* костям. Наиболее серьезным преобразованием становится превращение сочленовной кости в слуховую косточку – *молоточек*, а квадратной – в *наковальню*. Вместе со стремением они лежат в полости среднего уха и участвуют в звукопередаче. Наружная стенка последней, а также часть наружного слухового прохода окружены *барабанной* костью, гомологичной, по-видимому, угловой кости нижней челюсти прочих позвоночных. Таким образом, у млекопитающих наблюдается дальнейшее превращение части висцерального аппарата в слуховой аппарат среднего уха. Остатки подъязычного аппарата располагаются у млекопитающих в нижней части глотки и входят в состав части гортани. Функциональное значение скелета подъязычного аппарата определяется его ролью в движениях языка, связанных с захватыванием, обработкой в ротовой полости и проглатыванием пищи, с движениями глотки и гортани во время глотания, при воспроизведении звуков и т.д.

4.1.3 Скелет парных конечностей и их поясов

Ногообразные конечности наземных позвоночных произошли из парных плавникообразных конечностей предковых форм, живших в водной среде. В примитиве за исходную форму конечностей берется кожно-мышечная складка, которая проходила вдоль тела животного и выполняла роль рулей глубины и сохранения определенного положения тела в водном пространстве. Впоследствии средняя часть боковой складки редуцируется и образуются парные грудные и брюшные плавники, располагающиеся в менее подвижных участках осевого отдела туловища. Плавникообразные конечности, присущие всем рыбам, сохраняют первоначальную основную функцию складок, но приобретают большие возможности для адаптивных изменений, связанных как с совершенствованием локомоторной функции, так и с выполнением каких-либо дополнительных приспособлений.

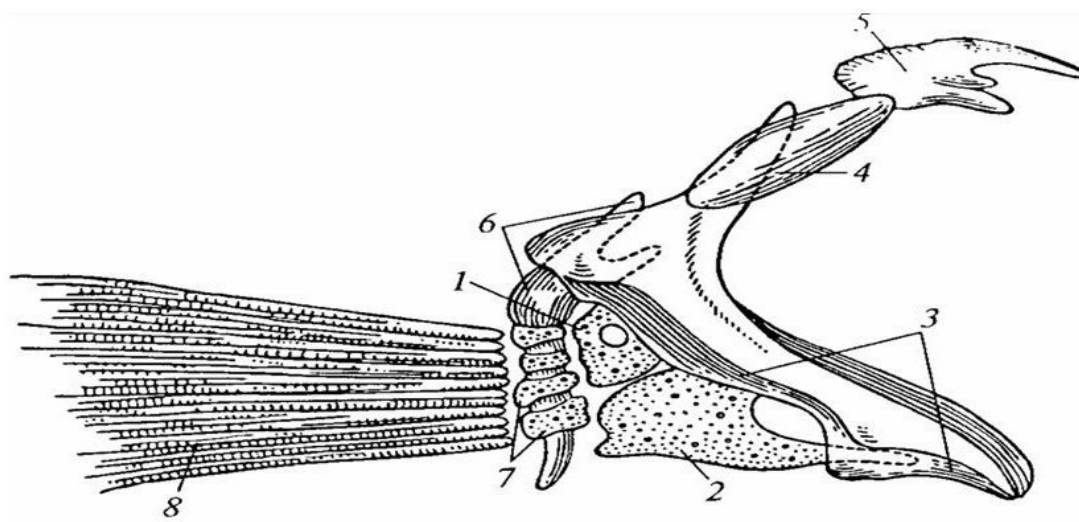
У хрящевых рыб плавники располагаются в горизонтальной плоскости, выполняют роль рулей глубины и незначительную опорную функцию. Увеличение размеров плавников приводит к усилению в них хрящевой основы, которая первоначально представлена метамерно расположенными лучами. Хрящевые лучи своими основаниями, образуют общую хрящевую пластинку, которая затем преобразуется в скелет пояса конечности (рисунок 24).



А – плечевой пояс и грудные плавники: 1 – коракоидный отдел; 2 – лопаточный отдел; 3, 4, 5 – базалии; 6 – радиалии; 7 – эластоидиновые нити. Б – пояс задних конечностей и брюшные плавники: 1 – пояс; 2, 3, 4 – базалии; 5 – радиалии; 6 – эластоидиновые нити.

Рисунок 24 – Скелет поясов и парных конечностей самца акулы

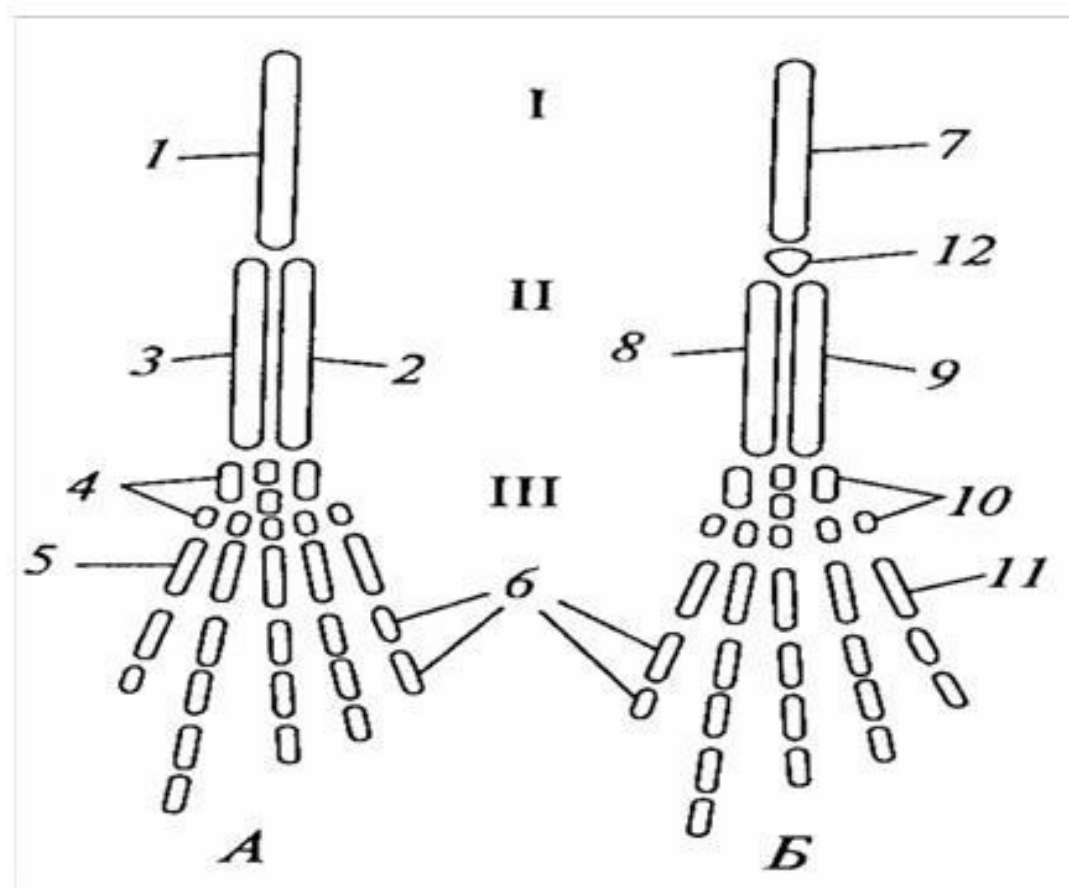
У костистых рыб, с их более разнообразными приспособлениями к условиям существования, плавники стали выполнять функцию изменения направления движения, роль органов опоры (особенно у двоякодышащих), и даже в осуществлении планирующего полета (летающие рыбы). Такие адаптации сопровождалась усилением хрящевого пояса, охватывающего тела со всех сторон, и образованием на его боковой поверхности выступа для соединения с главным, или осевым, лучом плавника. Плавник по отношению к осевому отделу туловища стал занимать не горизонтальное, а наклонное или даже поперечное положение, в результате чего бывшая дорсальная поверхность становится краниолатеральной. Усиление функциональной нагрузки на плавникообразные конечности привело к дополнительному усилению их хрящевого остова костными образованиями кожного происхождения, которые затем постепенно замещают хрящевой скелет. Одновременно происходит и усложнение костной основы плавника, где наряду с расчленением конечностей на звенья происходит и их дифференциация. Брюшные плавники, имеющие меньшую функциональную загруженность, длительное время сохраняют и более примитивное строение (рисунок 25).



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

Рисунок 25 – Грудной пояс костистой рыбы судака

У наземных позвоночных за счет соединения вентральных концов нижних ребер образуются парные хрящевые пластинки, которые, срастаясь между собой, образуют тело грудины. У амфибий в связи с вторичной редукцией нижних ребер грудина развивается независимо от ребер и имеет непосредственное отношение к плечевому поясу, так как служит местом прикрепления коракоидных костей. В связи со сменой среды обитания на воздушную плавникообразные конечности преобразуются в короткие ногообразные конечности с характерным подразделением их остова на скелет пояса и скелет свободного отдела, как и у последующих классов наземных позвоночных, подразделенного на три основных звена – плечо – бедро, предплечье – голень, кисть – стопа (рисунок 26). Несмотря на наличие коротких ногообразных конечностей, основной принцип движения для хвостатых амфибий, точно так же и для ящерицеобразных, сохраняется прежний – боковые изгибы осевого отдела туловища и хвоста.



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

Рисунок 26 – Схема строения парных конечностей наземных позвоночных

Скелет плечевого пояса у низших наземных позвоночных сохраняет многие черты такового костистых рыб. Однако в связи с большим значением при опоре и передвижении животного его отделы приобретают большую дифференцированность и усиление за счет развития аналогичных костных образований кожного происхождения, которые в конечном итоге преобразуются в дорсальный – лопатку и вентральный отделы – коракоид и ключицу (рисунок 27). Наибольшее развитие приобретают коракоидная кость, как опорное звено, и лопатка, обеспечивающая прочное соединение конечности с туловищем.

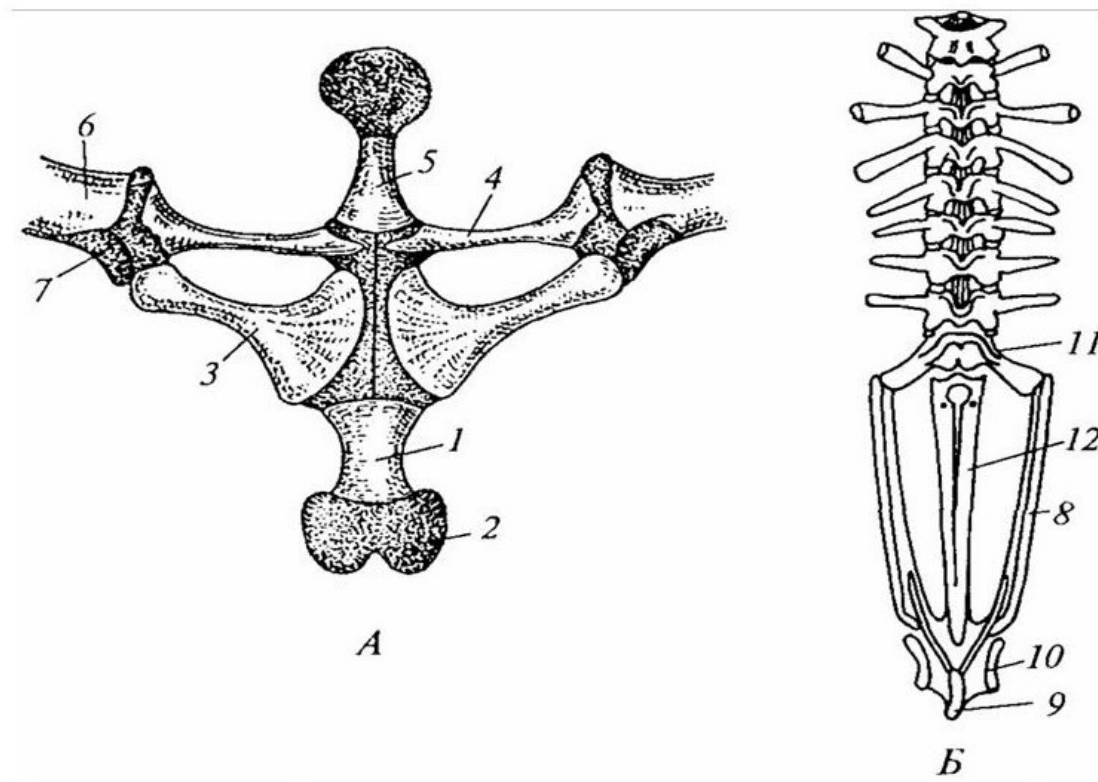
Тазовый пояс, как и плечевой, имеет те же отделы, из которых большее развитие получил вентральный, представленный; седалищной и лонной костями, в то время как подвздошная, относящаяся к дорсальному отделу развита значительно слабее (рисунок 27). Она имеет вытянутую заостренную форму, направлена дорсокаудально и соединяется с боковой поверхностью ребер и одним из позвонков.

У рептилий, в частности у ящериц и крокодилов, плечевой пояс включает в основном те же элементы, что и у амфибий (рисунок 28).

Брюшная его часть представлена *коракоидами*, несущими сочленовные ямки для причленения плечевых костей. Спинная часть пояса состоит из *лопатки* и *надлопаточного хряща*. Коракоид связан с *грудиной* и обладает подвижностью. Впереди от него расположена *ключица*. Характерно наличие крестообразного *надгрудника*, лежащего перед грудиной и

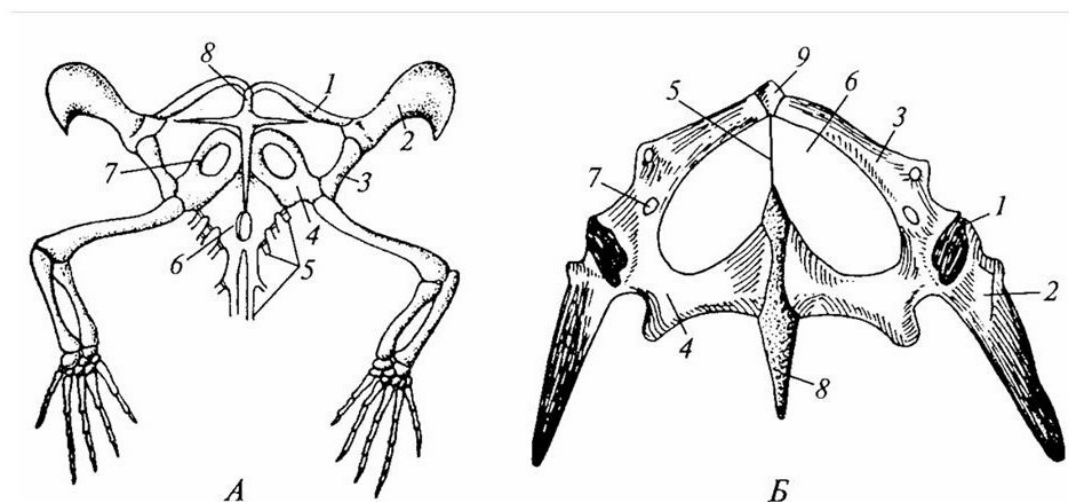
связывающего ее с ключицами. В целом плечевой пояс рептилий более прочен, чем у амфибий, и эта его черта отражает их лучшую приспособленность к передвижению по суше.

В тазовом поясе парные кости: *подвздошная*, *седалищная* и *лобковая* соединены в единый *замкнутый таз*. Спереди и сзади, на стыке костных элементов расположены передний и задний хрящевые отростки. Подвздошными костями пояс причленяется к поперечным отросткам двух крестцовых позвонков. На стыке трех костей таза расположена *вертлужная впадина*: в нее входит круглая головка бедренной кости.



1 – грудина; 2 – хрящевая задняя часть грудины; 3 – коракоид; 4 – ключица лежит на прокоракоиде; 5 – предгрудина; 6 – лопатка; 7 – сочленовная впадина на лопатке для плеча (хрящ покрыт точками); 8 – подвздошная кость; 9 – седалищная кость; 10 – вертлужная впадина; 11 – крестцовый позвонок, 12 – уростиль.

Рисунок 27 – Плечевой (А) и тазовый (Б) пояс лягушки (вид спереди)



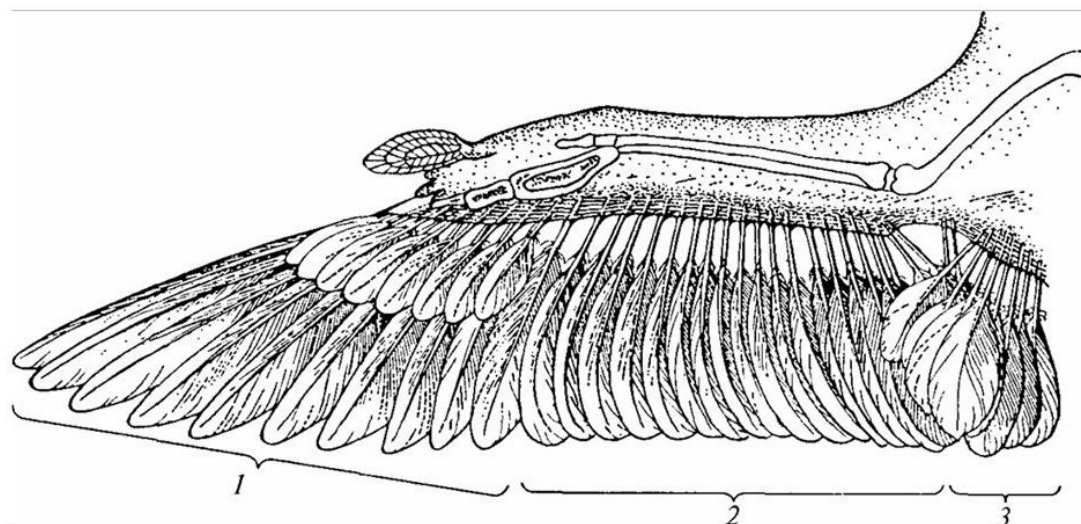
А: 1 – ключица; 2 – надлопаточный хрящ; 3 – лопатка; 4 – коракоид; 5 – ребра; 6 – грудина; 7 – переднекоракоидный хрящ; 8 – надгрудник. *Б:* 1 – суставная впадина для головки бедра; 2 – подвздошная кость; 3 – лобковая кость; 4 – седалищная кость; 5 – связка; 6 – «окно»; 7 – запирающее отверстие; 8 –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

Рисунок 28 – Плечевой (*А*) и тазовый (*Б*) пояс ящерицы

Передняя и задняя конечности имеют типичное строение. Особенность конструкции суставов в конечностях рептилий иная, чем у амфибий: сочленение в передней конечности лежит между костями запястья (*межзапястный*, или *интеркарпальный*, тип), а в заднем – между костями предплюсны (*межпредплюсневый*, или *интертарзальный*, тип). Конструкция сустава создает сгибательно-разгибательную подвижность конечности. Сходное строение имеют суставы птицы.

У птиц скелет *передних конечностей* (пояс и свободная конечность) имеет черты, преемственные от рептилий, но в связи с приспособлением к полету отличается рядом особенностей. Пояс включает *лопатки*, *коракоиды* (вороньи кости) и *ключицы*, которые своими проксимальными концами формируют площадки для причленения плечевых костей. Лопатка длинная, саблевидно изогнутая, лежит на ребрах, по которым она может свободно скользить. Коракоид развит очень хорошо. Одним концом он упирается в грудину, другой конец дает опору для причленения плеча. Грудина, являющаяся местом прикрепления мощной вентральной группы мышц плечевого пояса и выполняющая основную функциональную нагрузку при полете получает наиболее сильное развитие. Левая и правая *ключицы* срастаются между собой, образуют характерную для птиц *вилочку*, придающую поясу особую упругость.

Скелет крыла состоит из всех типичных для пятипалой конечности отделов (рисунок 29). При этом *плечо* и *предплечье* существенно не изменены, а *кисть*, наоборот, имеет ряд своеобразных особенностей. Сильно видоизменено *запястье*. Его проксимальные части срастаются в две косточки, а дистальные – с пястью. *Пясть* состоит из двух удлинённых костей, сращенных как в проксимальном, так и в дистальном отделах и образующих в итоге сложную *пястно-запястную кость*, или *пряжку*.



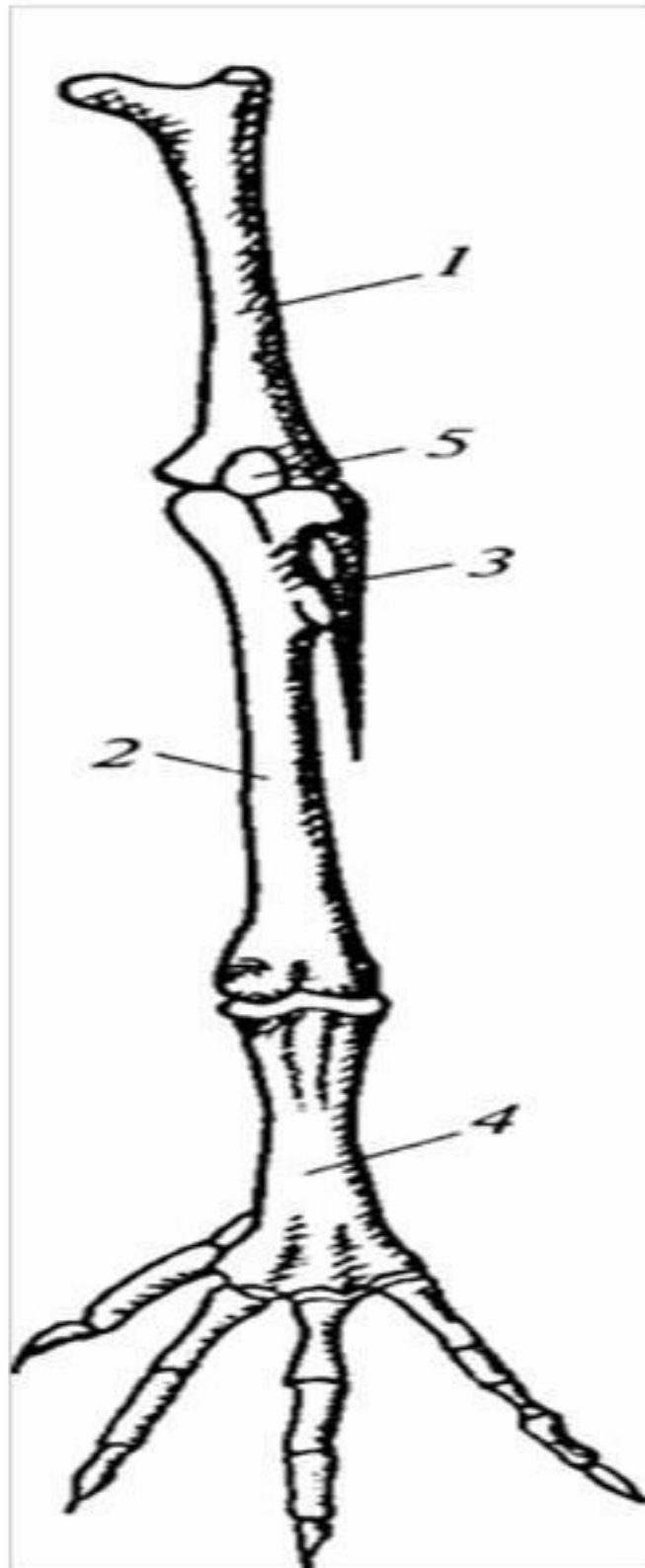
1 – кисть (первостепенные); 2 – предплечье (второстепенные); 3 – плечо (третьестепенные).

Рисунок 29 – Скелет крыла птицы и расположение маховых перьев

Из *пальцев* сохраняются только три – *второй, третий и четвертый*, при этом только третий палец имеет две фаланги, а второй и четвертый – по одной. В связи с наличием особых мускулов, сухожилий и кожистых перепонки кости крыла соединены между собой так, что все крыло не может быть вытянуто по прямой, и его части расположены под некоторым углом друг к другу. Отделы конечности могут двигаться только в одном направлении – в плоскости крыла, складывая и расправляя его.

Скелет задних конечностей (рисунок 30) (пояс и свободная конечность) птиц также имеет ряд особенностей, связанных с тем, что при движении по земле птица переносит на них всю тяжесть тела. Прочность осевого корпуса тела определяется срастанием больших подвздошных костей по всей их длине со сложным крестцом. С *подвздошными костями* срастаются также весьма крупные *седалищные кости*. *Лобковые кости*, наоборот, малы; в виде тонких палочек они присоединены к наружному краю костей седалищных. Все три кости таза участвуют в образовании *вертлужной впадины*. В отличие от других наземных позвоночных (рептилий, млекопитающих) у птиц отсутствует лобковый симфиз – сочленение тазовых костей внизу: две половины тазового пояса широко расставлены, что связано с откладыванием крупных яиц, покрытых твердой скорлупой, и необходимостью в широком тазовом выходном отверстии. Такой тип таза называют *открытым*. Закрытый таз имеют только африканские страусы.

Бедро типичного строения. *Голень* состоит из двух типичных костей, однако полностью развивается только *большая берцовая* кость, *малая берцовая* кость рудиментарна и прирастает к первой. К дистальной части голени прирастает проксимальный ряд косточек *предплюсны*. Лежащий вслед за голенью отдел конечности носит название *цевки*. У взрослой птицы он состоит из одной длинной кости, подвижный сустав у птиц (как и у пресмыкающихся) расположен между двумя рядами костей предплюсны, а не между предплюсней и голенью, как у амфибий. Это сочленение именуется *межпредплюсневым*, или *интертарзальным*.



1 – бедро; 2 – большая берцовая кость; 3 – редуцированная малая берцовая кость; 4 – цевка; 5 – чашечка.

Рисунок 30 – Скелет задней конечности голубя

Дальнейшие дифференциация и специализация грудных и тазовых конечностей наземных позвоночных стали возможными лишь после поворота конечностей из трансверсальной

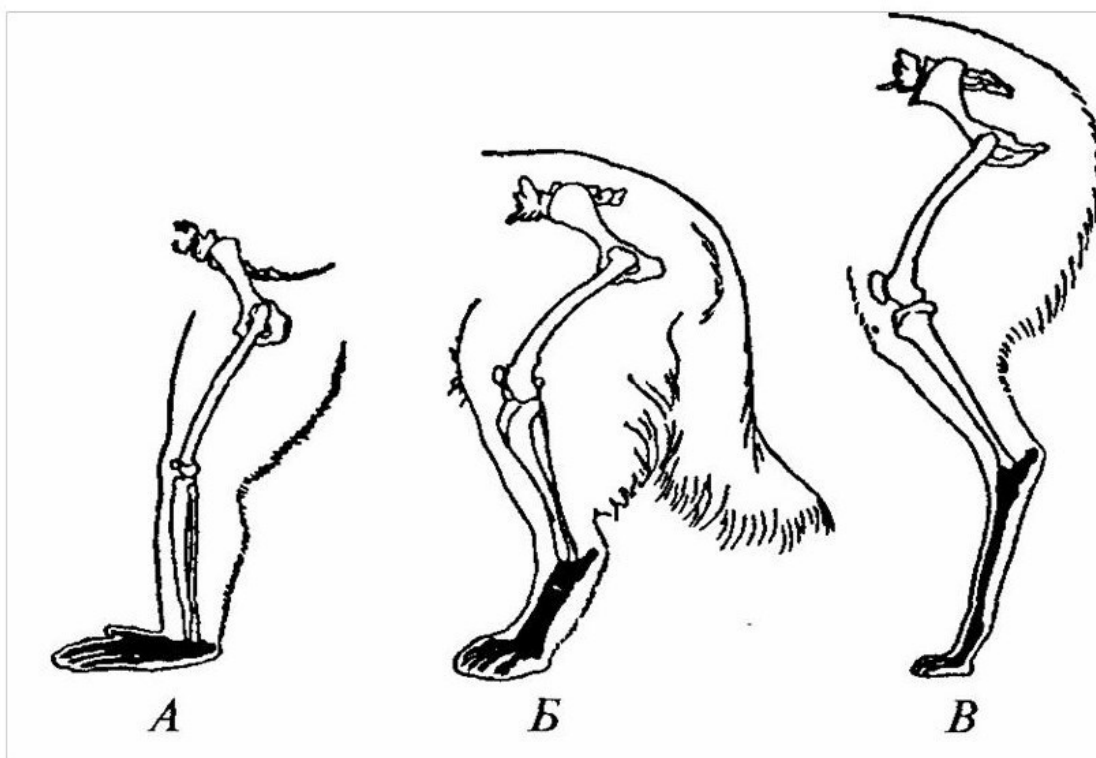
(поперечной) плоскости в боковую, отрыва тела животного от земли и подведения конечностей под туловище. Эти преобразования привели к усилению дорсальных отделов поясов и превращению конечностей в активные органы локомоции. На грудных конечностях в связи с усилением грудной кости и развитием лопатки произошла полная редукция коракоида, а с утратой элементов мультифункциональности – значительное ослабление или редукция ключицы. Редукция вентральных звеньев плечевого пояса привела к значительному усилению мышц, обеспечивающих укрепление тела животного междуконечностями в подвешенном состоянии.

Из-за того, что тазовые конечности стали выполнять роль основных движителей в осуществлении поступательного движения, в тазовое поясе произошли значительное усиление дорсального отдела, смещение его в дорзосокраниальное положение и прочное сращение с позвоночным столбом. Кости вентрального звена срослись между собой по вентральной срединной линии и приняли участие в образовании вентральной срединной полости, которая стала продолжением брюшной. Включение тазового пояса в состав осевого отдела привело к тому, что он стал основным передатчиком двигательных усилий, исходящих от тазовых конечностей. Свободные отделы грудных и тазовых конечностей, имеющих в примитиве аналогичные по строению и гомологичные по происхождению звенья, с перемещением конечностей из трансверзальной плоскости в парамедианную испытали характерные изменения в их взаимоотношениях.

На грудных конечностях при подведении их под туловище при незначительной изменении положения костей кисти поворот отдельных звеньев осуществлялся в плечевом и локтевом суставах, что привело к Х-образному перекресту костей предплечья. Каудальная поверхность плеча стала медиальной, а вершина локтевого сустава, имевшая дорсолатеральное направление, стала располагаться с каудальной стороны конечности. На тазовых конечностях, в отличие от грудных, поворот осуществлялся всем свободным отделом так, что бывшая латеральная поверхность стала краниальной, а краниальная – медиальной. Кости стопы, имевшие латерокаудальное направление пальцев, стали располагаться краниально. В связи с одновременным перемещением всех звеньев конечностей Х-образного перекреста костей голени не произошло, и поэтому у всех видов животных малая берцовая кость на голени занимает латеральное положение. Дальнейшая специализация аппарата движения происходила в зависимости от характера выполняемых функций и типа опоры животного.

У животных с развитием и совершенствованием скорости передвижения в процессе эволюции происходит смена опоры от стопо- через пальце- к фалангохождению (рисунок 31).

При смене опоры изменения в строении конечностей касаются не только редукции боковых пальцев, как это имеет место у парнокопытных (жвачные, нежвачные, мозолоногие), и непарнокопытных (тапиры, носороги и лошади), но и всех выше расположенных звеньев, которые выразились в изменении их длины, толщины, рельефа суставных поверхностей, степени развития связок, соответствующих мышц сосудов и нервов.



А – обезьяна павиан; Б – собака; В – лама.

Рисунок 31 – Задние конечности пальце- и стопоходящих млекопитающих. Элементы стопы затемнены

Знание коррелятивных изменений в строении периферического скелета при различных адаптациях позволяет при анализе палеонтологических материалов вскрыть основные закономерности эволюции конкретных видов животных, как это было сделано В.О. Ковалевским в отношении современной лошади. Он убедительно доказал, что одним из древнейших предков современной лошади был *фенакод*, который жил в начале третичного периода (около 50 млн. лет назад) в восточной части Северной Америки, где условия того времени характеризовались теплым влажным климатом и мягкими почвами с богатой сочной растительностью. Фенакод имел небольшие размеры (68 см в высоту) и пятипалую конечность. Из пяти пальцев два боковых были самыми короткими, а из трех других средний имел наибольшую длину с роговым башмачком на конечной фаланге, что свидетельствует о ведущей роли при передвижении.

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

ных плавниках, использовавшихся в качестве опоры при движении по грунту дна, послужило основой для формирования пятипалой конечности наземного типа.

4.2 Типы окостенений и их биологическое значение. Локомоция

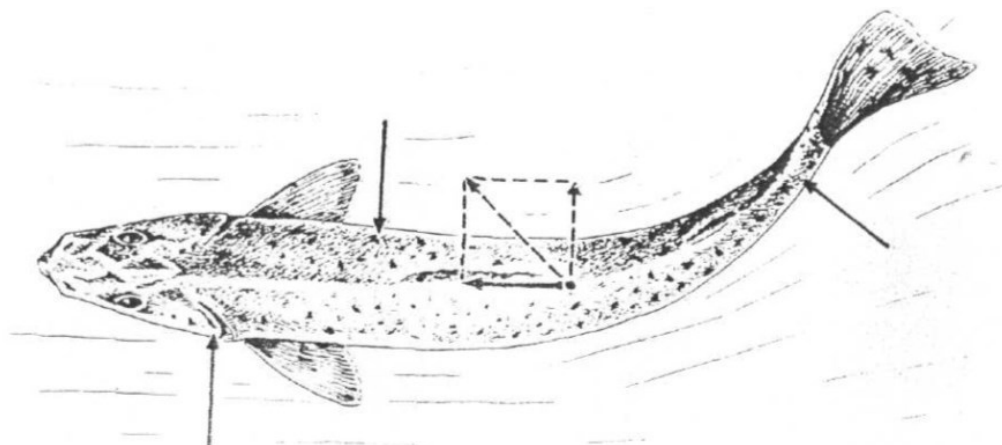
Как уже указывалось, скелет костных рыб частично или полностью состоит из костной ткани. Значение этого преобразования заключается в том, что костный скелет обеспечивает эффективное выполнение опорных функций при меньших массе и объеме. Это определяется большей, чем у хряща, прочностью и сложной внутренней структурой костей. Кроме того, при формировании костного скелета образуются новые структуры, способствующие расширению ряда функций. Закладка костных элементов скелета происходит двумя путями. Костная ткань может формироваться непосредственно в исходных хрящевых закладках, постепенно полностью замещая хрящ. Так возникают *первичные* или *замещающие* кости. Кости такого типа полностью принимают на себя функции хрящевых предшественников. Второй путь формирования костей – образование очагов окостенений в соединительнотканном слое кожи (кориуме), вне связи с внутренним хрящевым скелетом. Возникшие таким путем кости называются *вторичными* или *покровными*. Они или сохраняются как самостоятельные образования например, «жучки» в коже осетровых рыб) или накладываются на хрящевую основу внутреннего скелета (например, покровные кости черепа тех же осетровых). В последнем случае хрящевая основа может полностью резорбироваться и соответствующие части скелета оказываются составленными исключительно из вторичных костей, смыкающихся с первичными. Это происходит со скелетом черепа, парных конечностей и их поясов у костистых рыб.

Появление в эволюции вторичных окостенений имеет важное значение. Возникая вне хрящевого скелета, они могут формировать новые его элементы и приобретать различный внешний вид, дополняя и расширяя функции, свойственные скелету предковых форм. Напомним, что именно вторичными костями образована часть плечевого пояса костистых рыб, прочно фиксирующая его на неподвижном осевом черепе. Это интенсифицирует опорную функцию пояса, способствует более энергичной и маневренной деятельности грудных плавников и расширяет разнообразие их функций. Из вторичных костей состоит жаберная крышка костных рыб – орган, появляющийся только в этом классе и определяющий формирование более энергичного и эффективного механизма жаберного дыхания.

Не менее важна и роль вторичных челюстей. Массивные, нерасчлененные хрящевые челюсти акул рыб жестко связаны с функцией открывания и закрывания рта и потому ограничены в собственно хватательной функции. Отсюда – малая степень морфоэкологического разнообразия этой группы: это преимущественно или активно плавающие хищники (акулы), или придонные формы, челюсти и зубы которых приспособлены к раздавливанию панцирей-иглокожих, раковин моллюсков (скаты) и т. п. У костистых рыб функция челюстного сустава сохраняется за первичными костями, а собственно хватательная роль переходит к комплексу костей вторичной челюсти. У разных видов они приобретают разнообразную форму и способствуют расширению способов захвата пищи, а отсюда – и дифференциации большого числа жизненных форм. Поэтому именно костистые рыбы представляют собой наиболее многочисленную, разнообразную и широко распространенную группу в современной фауне водных позвоночных.

Выше описанное строение опорно-двигательного аппарата и обтекаемая форма тела обеспечивают эффективную локомоцию в плотной среде. Боковые движения хвоста, сочетаясь с сопротивлением среды, препятствующим отклонениям головного конца в стороны, формируют силу; направленную вперед (рисунок 32). Такой способ локомоции очень экономичен. Современные исследования гидродинамики показывают, что коэффициент полез-

ного действия при таком типе движения почти в 1,5 раза превосходит эффективность винтовых судовых движителей.



Стрелками обозначены направления сил, в сумме формирующих поступательное движение.

Рисунок 32 – Схема локомоции рыб

Таким образом, в эволюции опорно-двигательного и висцерального аппарата водных позвоночных можно отметить два важных этапа: формирование единого принципа локомоции в плотной водной среде на основе внутреннего осевого скелета и метамерной мускулатуры и дивергенция по принципу организации висцерального скелета на бесчелюстных и челюстноротых. При этом принцип организации челюстноротых открыл возможность прогрессивной эволюции, связанной с повышением энергетического метаболизма, увеличением биологической активности и расширением экологического разнообразия, тогда как эволюция бесчелюстных шла по пути специализации, в результате чего сформировалась боковая ветвь в развитии позвоночных. В пределах челюстноротых прогресс в значительной степени связан с формированием костного скелета.

У рептилий и хвостатых амфибий конечности расставлены в стороны от тела. Животные перемещаются, прижимая тело к земле, используя одновременно возможности хвоста. Такая позиция требует значительного расхода энергии на поддержание тела и движение. В истории наземных позвоночных соотношение тела и конечностей решалось различными путями. Экономичность движения была достигнута перемещением обеих пар конечностей под тело и изменением ориентации локтевого и коленного суставов.

Попытка приподнять тело над землей при четырехногой локомоции свойственна некоторым крокодилам, черепахам, ящерицам. Известно, что некоторые из них могут быстро бегать. Ящерица-василиск, например, встает на задние конечности при беге.

Бипедальная локомоция, при которой задние ноги удлинены, а колени вывернуты вперед под тело, известна уже у некоторых динозавров. Позднее это стало основой движения в наземной среде и привело у птиц и некоторых млекопитающих к бипедальной (двуногой) локомоции. Другой путь – утрата конечностей, как это свойственно змеям (и безногим амфибиям).

5 Пищеварение и питание

Живым организмам необходима пища как источник энергии для осуществления своих функций, а также как материал для роста и обновления структур тела. Несмотря на разницу в типах и способах питания, потребность в питательных веществах у всех животных почти одинакова. Животные, как гетеротрофы, должны питаться готовыми органическими соединениями. Получение пищи ее обработка в организме и удаление во внешнюю среду непереваренных остатков – одна из форм обмена веществом между организмом и средой его обитания.

Для обеспечения обмена веществ животным нужны примерно 0,25 % встречающихся в природе химических элементов. Из них 11 элементов (99,9 % всех атомов тела) входят в состав наиболее важных биохимических соединений. Это углерод, азот, водород, кислород, фосфор, сера, а также натрий, калий, кальций, магний и хлор, которые поддерживают электролитический баланс тканей. Необходимы и малые количества ионов металлов, имеющих в молекулах коферментов и гемоглобина.

Добывание и поглощение пищи называют питанием. Пища животных состоит из сложных соединений, которые не могут усваиваться и использоваться как источник энергии непосредственно, т. е. в целом виде. Крупные пищевые частицы не могут также пройти через поры мембран стенок пищеварительной полости или стенки кишечника. Поэтому они должны быть расщеплены на более мелкие частицы вплоть до простых соединений. Такое расщепление, происходящее с участием ферментов, называется *перевариванием пищи* или *пищеварением*. В ходе переваривания органических соединений получают промежуточные вещества, или метаболиты, из которых уже синтезируются вещества собственного тела.

Выбор пищи и способы ее получения сильно различаются у отдельных групп животных. Исходя из места животных в пищевых цепях, экологи делят все разнообразие животного мира на фитофагов, зоофагов и сапрофагов, т. е. растительноядных, плотоядных (питающихся животной пищей) и потребляющих мертвую органику – опавшие листья, навоз или трупы животных. Нередко определить, чем именно питается животное, затруднительно. К примеру, фитофаги вместе с тканью листа заглатывают бактерий и все, что находится на поверхности или в тканях растения. То же самое можно сказать о характере питания дождевого червя, пропускающего через свой кишечник мертвую растительную массу вместе с почвой. В этом субстрате находятся бактерии, грибы, протисты, мелкие клещи и нематоды. Неизвестно, что при этом усваивается потребителем. Различные фазы развития (например, личинки и взрослые у насекомых) могут иметь различные пищевые режимы, так что вид в целом становится всеядным. По другой классификации животных делят на хищников, паразитов, детериофагов, фильтраторов, обрызгателей. Наконец, в зависимости от пищи можно выделять потребителей частиц различного размера, мягких тканей, жидкостей, веществ, образуемых симбионтами, и т.д.

Механизмы питания животных разных категорий могут значительно различаться. У простейших известны два способа приема пищи – пиноцитоз и фагоцитоз (рисунок 33). В первом случае «клеточное питье», а во втором – «клеточное заглатывание». Пиноцитоз начинается с появления узкого впячивания клеточной мембраны – пиноцитозного канала – диаметром от 0,5 до 2 мкм. Затем на конце этого канала отделяется пиносома – пузырек, окруженный мембраной и находящийся в цитоплазме. Здесь же происходит переваривание жидкого содержимого пузырька. Подобный процесс питания легко наблюдается у голых амёб. Фагоцитоз очень распространен у самых разнообразных простейших. При этом заглатываются твердые кусочки пищи, такие как одноклеточные водоросли, бактерии и т.п. В

цитоплазме они также окружаются мембраной, образуя фагосомы или пищеварительные вакуоли.

Фагоцитоз считается древним способом питания, сохранившимся у простейших до нашего времени. Явления фагоцитоза как показал еще в 1883 г. И.И. Мечников, широко распространены также у низших многоклеточных – губок, стрекающих и ресничных червей. У них отдельные клетки могут покидать стенку пищеварительной (гастральной) полости тела и внедряться в ее содержимое. Там они захватывают пищевые частицы и затем возвращаются в ткань стенки тела. Эти клетки из-за сходства с амебами получили название амебоцитов. И у высших животных есть кровяные клетки – фагоциты, которые захватывают попавших в кровь бактерий. Это открытие И.И. Мечникова легло в основу учения об иммунитете.

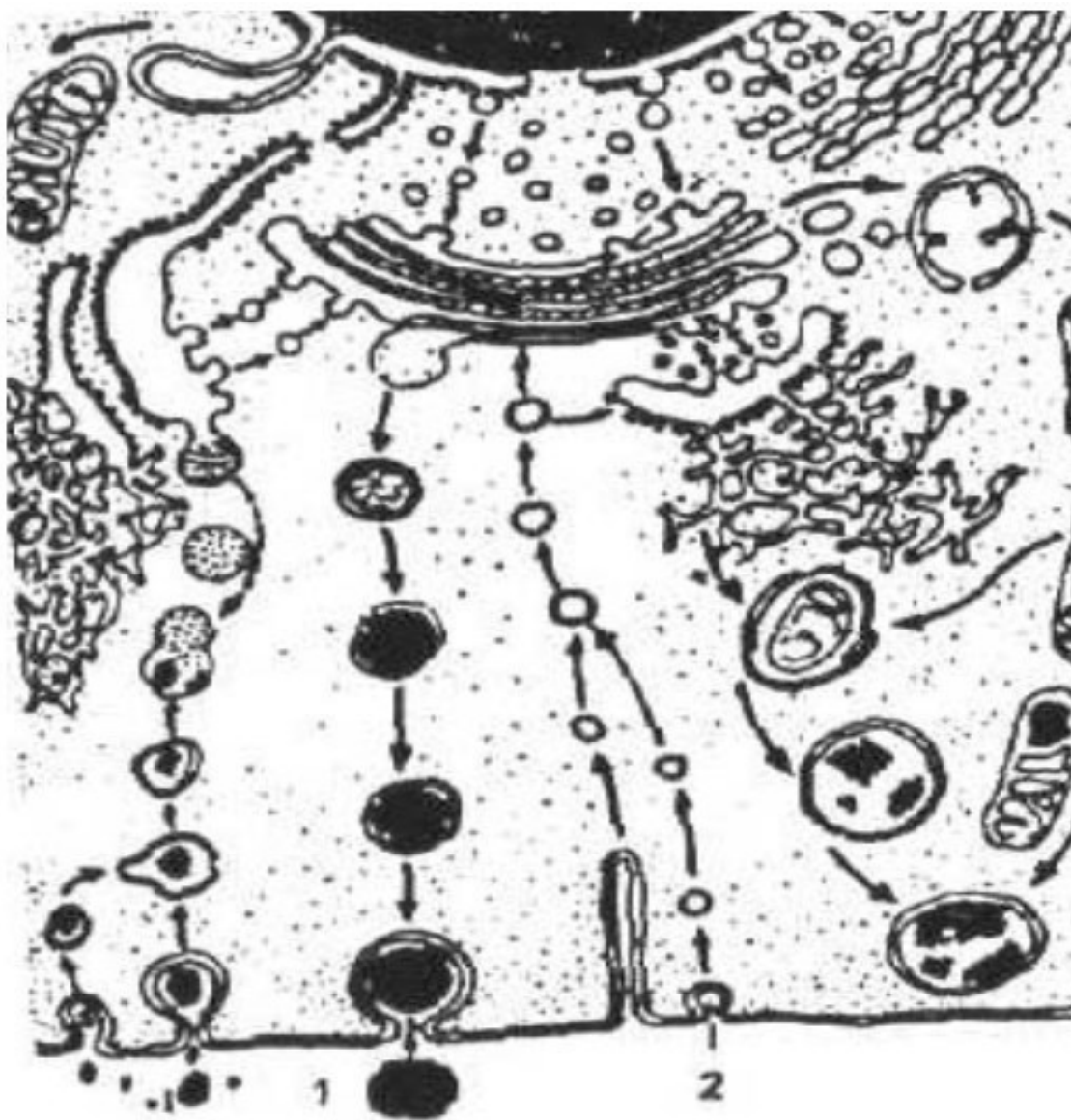


Рисунок 33 – Клеточный фагоцитоз (1) и пиноцитоз (2)

Фагоцитоз осуществляется либо в любом месте тела, как у голых амёб, либо в фиксированном, через так называемый цитостом или "клеточный рот", как у инфузорий. Переваривание твердой пищи проходит в пищеварительных вакуолях. Непереваренные остатки выбрасываются наружу также в специальных вакуолях.

Паразитические протисты нередко питаются осмотически, т. е. поглощают необходимые вещества через клеточную поверхность. Крайне специализированные кишечные паразиты из ленточных червей также питаются осмотрочно. Продукты пищеварения типа молекул углеводов диффундируют из кишечного содержимого хозяина в тело червя. У таких червей пищеварительная система исчезла.

У многоклеточных характер пищи и способы ее получения очень разнообразны. Низшие имеют гастральную полость, заполненную водой и открывающуюся наружу отверстием – устьем, или ртом. У губок стенка тела пронизана множеством каналов, с помощью которых гастральная полость сообщается с внешней средой. Гастральная полость может дифференцироваться в сложную систему отсеков и каналов, как это наблюдается у кишечнополостных и гребневиков. У плоских червей кишечник имеет вид слепо замкнутой на конце трубки, состоящей из передней и средней кишки. Начиная с круглых червей, появляется третий отдел кишечника – задняя кишка и анальное отверстие. Каждый из отделов приобретает свои функции. Функциями передней кишки являются захват и механическая обработка пищи, хотя благодаря слюнным железам в ней может происходить и ее химическое расщепление. Средняя кишка принимает на себя собственно пищеварительную функцию благодаря работе ферментов. Наконец, задняя кишка служит местом формирования экскрементов, откуда они выводятся через анальное отверстие.

Способы питания в зависимости от характера пищи показаны в таблице 1.

В таблице перечислены только наиболее распространенные способы получения пищи беспозвоночными животными. Типы питания и способы захвата пищи вырабатывались в процессе эволюционного развития, который привел к расхождению животных в различные экологические ниши. Благодаря этому на одной площади или в одном объеме могут одновременно жить без конкуренции многочисленные и разнообразные виды.

Тип пищи	Способ питания	Животные, использующие данный способ
Мелкие частицы	Образование пищеварительных вакуолей Образование слизистых ловушек Использование щупалец Фильтрация	Амебы, радиолярии, инфузории, губки, двусторчатые моллюски Брюхоногие моллюски Голотурии Мелкие ракообразные
Крупные частицы или массы	Заглатывание пассивных масс Соскабливание, жевание, сверление Ловля и заглатывание жертвы	Детритофаги, дождевые черви Улитки, насекомые, морские ежи Кишечнополостные
Жидкости или мягкие ткани	Высасывание сока растений, нектара Наружное пищеварение Поглощение через поверхность тела	Тли, пчелы Пауки Паразиты, ленточные черви
Питательные вещества, образуемые симбионтами	Использование внутриклеточных симбиотических водорослей	Инфузории (парамеции), губки, коралловые полипы, плоские черви, двусторчатые моллюски

Таблица 1- Способы получения пищи, зависящие от ее характера (по К. Шмидт-Ниelsenу)

Среди животных выделяют генералистов и специалистов. В смысле питания первых обычно называют *полифагами*. Они способны принимать в пищу объекты как растительного, так и животного происхождения. К этому типу можно отнести также фитофагов, которые питаются растениями из самых различных семейств. Такова, например, саранча, Вторых называют *олигофагами* (от греч. олиго – мало). Если это растительноядные животные, то круг кормовых растений у них ограничен одним семейством. К олигофагам можно отнести колорадского жука, грызущего листья пасленовых. Крайняя степень пищевой специализации – *монофагия* выражается в строгой приуроченности потребителя к единственному виду корма. Примером может служить гусеница тутового шелкопряда, питающаяся исключительно листьями тутового дерева (шелковицы). Много монофагов и среди паразитических насекомых.

Главная задача пищеварения состоит в расщеплении крупных и сложных молекул пищи, с тем, чтобы их фрагменты могли пройти через стенку кишечника и проникнуть в полостную жидкость или в кровь. После этого фрагменты становятся пригодными для использования в организме животного. Расщепление сложных молекул осуществляется с помощью ферментов и связано с поглощением воды, поэтому и называется гидролизом.

Пищеварение может быть как внутриклеточным, так и внеклеточным. *Внутриклеточное пищеварение* – тот же фагоцитоз. Это более древний способ и наблюдается он у простейших, – губок (фагоцитами являются такие клеточные элементы, как хоаноциты и амебоциты) и ресничных червей. *Внеклеточное пищеварение* заключается в поглощении и всасывании клетками питательных веществ в жидком виде (пиноцитоз, или просачивание через мембраны). В этом случае клетки кишечного эпителия и секретируют пищеварительные ферменты, и выполняют функцию всасывания. Пищеварительные ферменты, выделяемые клетками кишечного эпителия, относятся к группе гид рол аз. Их особенно много в лизосомах. В зависимости от субстрата пищеварительные ферменты подразделяются на протеазы, карбогидразы и эстеразы (главным образом липазы). Все они ускоряют процессы гидролиза, который без участия ферментов шел бы крайне медленно.

Переваривание белков в организме беспозвоночных проходит с участием протеаз, расщепляющих белки до аминокислот. Жиры расщепляются липолитическими ферментами до глицерина и жирных кислот. Особый случай переваривания пчелиного воска отмечен у гусениц восковой огневки – паразита пчелиных ульев. У морских беспозвоночных в организме также накапливаются воска и их потребители – моллюски, актинии, креветки – способны их переваривать.

Углеводы перевариваются в организме животных с участием ферментов карбоангидраз. Они расщепляют сложные сахара до моносахаридов. Особый случай представляет переваривание целлюлозы беспозвоночными. Насекомые – фитофаги, некоторые моллюски ("корабельный червь"), питающиеся почти исключительно древесиной термиты постоянно сталкиваются с необходимостью переваривать целлюлозу. Ведь стенки растительных клеток содержат целлюлозу и многие фитофаги в кишечнике имеют фермент целлюлазу. Однако большинство из них, а в отношении термитов это доказано экспериментально, содержат в своем кишечнике симбионтов – простейших и бактерий. Именно они ответственны за переваривание целлюлозы. Более того, в кишечной флоре термитов найдены и азотфиксирующие бактерии, которые служат добавочным источником белка.

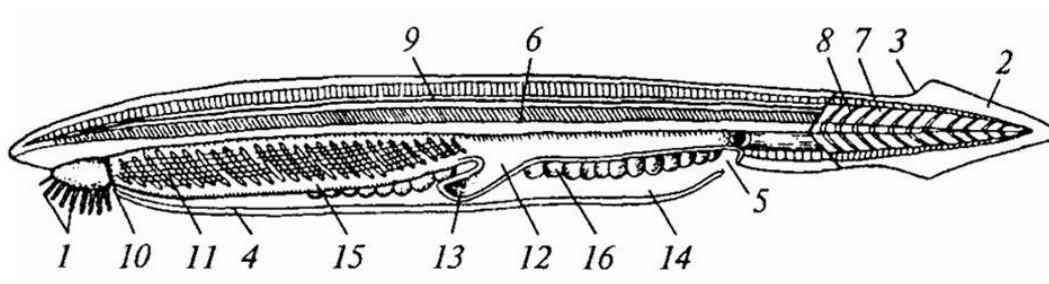
С характером питания и перевариваемостью пищи коррелирует длина кишечника. У зоофагов (хищников) кишечник всегда короче, чем у фитофагов. Так, отношение длины 1:1 кишечника к длине тела у хищного водного жука плавунца составляет 1:1, а у растительно-

ядного майского жука 7:1. Особенно длинный кишечник у сапрофагов. У навозника-скарabeя он в 13 раз длиннее тела, а у других видов этой же группы средняя кишка, где проходят процессы пищеварения, образует слепые отростки – дивертикулы, увеличивающие площадь пищеварения и всасывания.

5.1 Преобразование пищеварительной системы в филогенезе

Позвоночные, как и все животные, гетеротрофы и постоянно нуждаются в притоке органических веществ извне в виде пищи. Пища необходима для построения и возобновления клеток и тканей, поддержания постоянства их химического состава и для метаболических процессов. Кроме того, пища является источником энергии, затрачиваемой организмом на различные формы деятельности. Таким образом, питание – одна из важнейших составляющих общего обмена веществ и энергии организма с окружающей средой. Важная роль этой функции послужила причиной того, что общие принципы строения пищеварительной системы и физиологии питания сложились в эволюции животных очень рано. В частности, структура и функции ферментных систем, определяющих процессы пищеварения, практически однотипны у всех животных.

Глотка. Устройство ротового аппарата определяет захват пищи и ее передвижение в последующие отделы пищеварительной системы. У бесчерепных пищевые частицы с током воды поступают через предротовую воронку, а затем рот. За ротовой полостью у этих животных следует глотка, в которой совмещаются функции дыхания и проведения пищи: вода поступает сквозь жаберные щели наружу, а пища направляется в пищевод (рисунок 34).



1 – предротовое отверстие, окруженное щупальцами; 2 – хвостовой плавник; 3 – спинной плавник; 4 – метаплевральная складка; 5 – атриальное отверстие; 6 – хорда; 7 – миомер (показан только в хвостовой области); 8 – миосепта; 9 – нервная трубка; 10 – парус; 11 – жаберные щели; 12 – кишка; 13 – печеночный вырост кишечника; 14 – околожаберная полость; 15 – эндостиль; 16 – половые железы.

Рисунок 34 – Продольный разрез тела ланцетника (схема)

Строение глотки, пронизанной жаберными щелями, позвоночные унаследовали от своих предков – фильтраторов. Как известно, у этих животных отделению пищи от тока воды способствует система слизистых каналов (эндостиль и др.). Круглоротые и рыбы, перешедшие к макрофагии, утратили эту систему. Остатки ее у этих групп существуют в иной функции: на основе эндостилиа возникает эндокринная щитовидная железа, продуцирующая гормон тироксин.

Этот гормон, регулирующий процессы энергетического обмена и некоторые другие, появился в эволюции только с возникновением хордовых животных. Он формируется из белка тиреоглобулина путем последовательного иодирования аминокислоты тирозина. Эта реакция известна уже для эндостилиа оболочников (правда, первые ее стадии – образование моно- и диiodтирозина – у них происходят в тунике). У бесчерепных ткань эндостилиа также продуцирует тироксин (Т4) и его предшественник – трийодтирозин (Т3). У круглоротых эндостиль в измененном виде (так называемый гипобранхиальный мешок) сохраняется

только у личинок, и в процессе их метаморфоза клетки его полностью замещаются тиреоидными фолликулами, характерными для ткани щитовидной железы. У круглоротых и у некоторых рыб щитовидная железа имеет дисперсный характер, тогда как у ряда рыб она уже хорошо выражена морфологически.

Функция разделения воды и пищи у водных позвоночных решается на иной, нежели у низших хордовых, основе. У круглоротых ток жидкой пищи и воды разделяется благодаря дифференциации глотки на пищевод и дыхательную трубку (миноги) или путем перекрытия внутренних жаберных отверстий во время питания (миксины). У рыб выносу пищевых частиц наружу препятствует система расположенных на жаберных дугах выростов – *жаберных тычинок* (рисунок 32). Длина и форма жаберных тычинок соответствуют составу пищи: у планктоноядных форм очень многочисленные и длинные тычинки образуют густой цедильный аппарат; у видов, питающихся более крупной добычей, они короткие и толстые, а подчас и совсем не развиты: «решетку», задерживающую пищу, образуют сами жаберные дуги.

Интересный пример экологического варьирования цедильного аппарата демонстрирует гигантская акула – *Cetorhinus maximus*: летом она питается планктоном и имеет густой цедильный аппарат из тонких и длинных тычинок; зимой, когда этот вид переходит на питание более крупными бентическими организмами, жаберные тычинки отпадают.

Кишечный тракт. За глоткой следует пищевод – растяжимая трубка, по которой пища перемещается в желудок. Этот отдел кишечника имеет лишь транспортную функцию; пищеварительных процессов здесь не происходит.

Эволюция пищеварительной системы, связанная с повышением эффективности переваривания и, усвоения пищи, морфологически выражается в степени дифференцирования пищеварительного тракта на морфофункциональные отделы и в возрастании общей длины кишечника, что косвенно соответствует увеличению поверхности железистого эпителия и всасывающей части кишечника. Разделение пищеварительного канала позвоночных на отделы представлено на рисунке 35. У круглоротых идущая от пищевода кишка не дифференцирована на отделы и не образует изгибов.

Некоторое расширение ее внутренней поверхности достигается с помощью продольной складки кишечного эпителия спинной стороны кишки. Уже у круглоротых появляется довольно крупная печень, лежащая непосредственно позади сердца. В печени имеется желчный пузырь, проток которого открывается в передней части кишки. Кишка проходит по верхнему краю печени, а затем опускается на брюшную сторону и тянется назад, открываясь наружу анальным отверстием.

В обоих классах рыб кишечник дифференцируется на отделы. Переваривание пищи начинается в желудке: в его стенках расположены железы, продуцирующие пищеварительные ферменты и соляную кислоту (ферменты активны в кислой среде).

У хрящевых рыб желудок U-образно изогнут; начальная, более крупная часть его называется кардиальной; а часть, следующая за изгибом, пилорической. Позади этой части находится очень короткая тонкая кишка, в просвет которой открываются протоки *поджелудочной железы*, а также желчный проток, идущий из крупной трехлопастной печени. В тонком кишечнике продолжается переваривание пищи с участием ферментов, вырабатываемых в стенках кишки и в поджелудочной железе.

Морфологически выраженная поджелудочная железа появляется лишь у хрящевых рыб. Это сложная железа, работающая и как экзокринная (продукция пищеварительных ферментов), и как эндокринная (продукция инсулина, глюкагона и некоторых других гормонов). Инсулин и глюкагон – гормоны – антагонисты, регулирующие уровень сахара в крови: инсулин способствует резервированию углеводов в виде гликогена мобилизации глюкозы путем распада гликогена, а глюкагон – мобилизации глюкозы путем распада гликогена в печени.

Эндокринная функция железы связана с особыми клетками островков Лангерганса. У круглоротых ткань поджелудочной железы разбросана островками вдоль кишечника и внешне не выражена, хотя функциональная ее роль проявляется как в пищеварении, так и в продукции гормонов (прежде всего инсулина).

Разжиженная пищевая масса из тонкой кишки попадает в *толстую*, где заканчиваются процессы пищеварения, и происходит всасывание питательных веществ и воды. Толстая кишка хрящевых рыб имеет своеобразное строение: ее внутренние стенки образуют спиральный клапан, существенно увеличивающий поверхность контакта кишечного эпителия и пищевой массы. Этим компенсируется небольшая длина кишечника. Кроме того, спиральный клапан увеличивает время прохождения пищи через кишечник и таким образом – эффективность усвоения пищи. Толстый кишечник переходит в короткую *прямую кишку*, вырост которой у хрящевых рыб образует ректальную железу – орган солевого обмена. Прямая кишка впадает в клоаку – расширенный, задний отдел кишечной трубки, в который открываются анальное отверстие и отверстия мочевых в половых протоков.

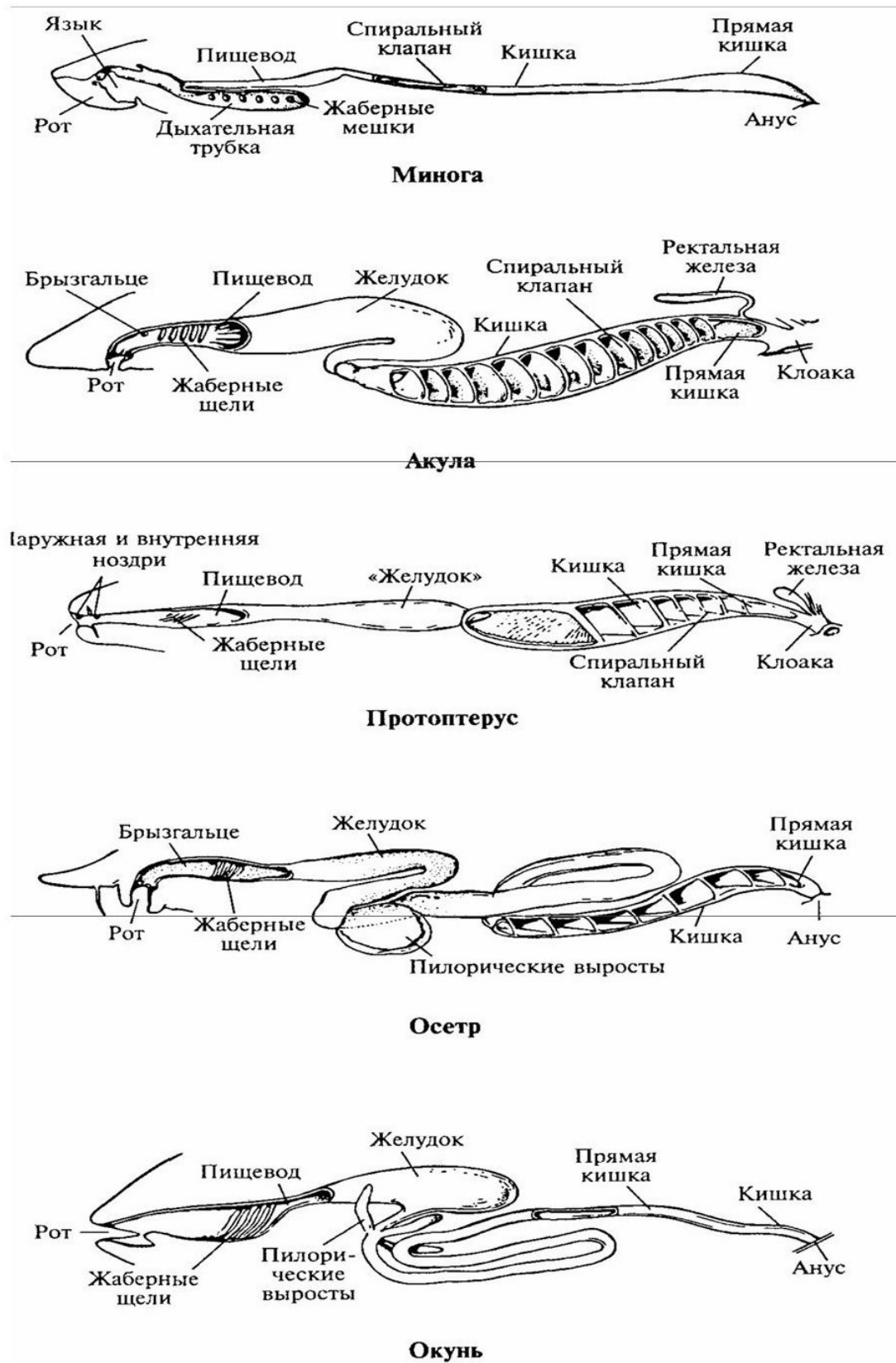


Рисунок 35 – Схема строения пищеварительной системы разных животных (по А.Ромеру, Т.Парсонсу, 1992)

Сходно подразделение пищеварительной системы на отделы у костных рыб. Желудок у некоторых “мирных” костистых рыб может и не выделяться морфологически, но выра-

жен функционально. Позади желудка, на границе с тонкой кишкой, у многих видов имеется несколько замкнутых выростов – *пилорические придатки*. Здесь тоже происходит переваривание белков, и всасывание. Тонкий кишечник длинный, образует петли, благодаря которым увеличивается его общая поверхность. Первая петля тонкой кишки формирует *двенадцатиперстную кишку*, в которую впадают протоки поджелудочной железы и желчные протоки, поэтому функционально этот отдел отличается от остальной части тонкой кишки. Толстый кишечник у костистых рыб морфологически почти не выделяется, но у низших костных рыб, как и у акул, имеется спиральный клапан. Клоаки у костных рыб (кроме двоякодышащих) нет, и кишечник открывается анальным отверстием прямо наружу.

Подразделение кишечного тракта на пищевод, желудок, кишечник (с двенадцатиперстной кишкой в его начале, толстую и прямую кишки) сохраняется у всех позвоночных животных, лишь в деталях строения.

У земноводных в связи с их адаптацией к водной и воздушной средам обитания и развитием органов дыхания происходит значительная перестройка головной кишки, которая приводит к обособлению ротовой и носовой полостей, редукции жаберного аппарата и развитию органов газообмена – легких. Средняя кишка удлиняется, вентральная брыжейка редуцируется и образуются петли кишечника, подвешенные на дорсальной брыжейке. Задняя кишка представлена клоакой и небольшим дорсальным выпячиванием – слепой кишкой.

У пресмыкающихся жаберный аппарат можно проследить лишь на ранних стадиях эмбриогенеза. У них происходит образование вторичного твердого, а у высших пресмыкающихся (крокодилы) – и мягкого неба; в желудке выделяется мышечная часть, получившая наибольшее развитие у птиц; слепая кишка достигает значительных размеров.

У млекопитающих отделы пищеварительного тракта достигают наибольшей степени развитости. Для них характерны полное разделение ротовой полости от носовой; дифференциация и специализация жевательного аппарата и особенно зубной системы; подразделение средней кишки на двенадцатиперстную, тощую и подвздошную, а толстой, полностью отделившейся от мочеполового аппарата, на ободочную, слепую и прямую кишки.

В зависимости от адаптации к определенным условиям существования и типа питания (травоядные, плотоядные, всеядные, насекомоядные, плодоядные и т. д.) различные отделы и органы пищеварительного аппарата приобретают характерные видовые различия. Так, у растительноядных пища, состоящая из клетчатки, требует более длительного времени для переваривания, что привело к значительному увеличению толстого отдела кишечника с его характерными расширениями (лошадь, зайцеобразные) или к увеличению количества камер желудка от двух (хомяки), трех (верблюды) до четырех (крупный и мелкий рогатый скот, олени, лоси) и более (некоторые китообразные). У плотоядных (собака, кошка), пища которых состоит из кормов животного происхождения, пищеварительный тракт значительно короче. Всеядные (свинья) занимают между травоядными и плотоядными промежуточное положение (таблица 2).

Таблица 2 – Длина отделов кишечника у домашних млекопитающих

Вид животного	Отделы кишечника			Отношение длины кишечника к длине тела животного
	Тонкий	Толстый	Отношение толстого отдела кишечника к тонкому	
Крупный рогатый скот	35-40	7-10	1: 5,0	1:22
Овца	21-32	4-7	1:5,7	1:32
Коза	17-25	4-7	1:4,3	1:25
Свинья	17-21	3,7-4,1	1:4,6	1:16
Лошадь	19-30	6-9	1:3,4	1:10
Собака	5,5-7,1	0,7-1,0	1:5,8	1:5
Кошка	1,4-1,8	0,3-0,45	1:5,4	1:4,5
Кролик	2,9-3,2	2,1-2,3	1:1,5	1:10

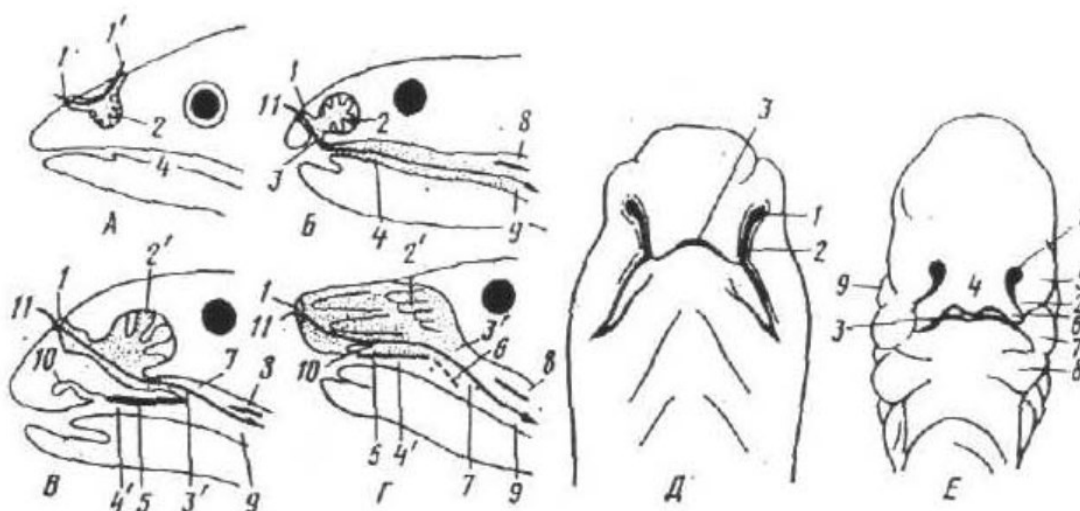
5.2 Развитие пищеварительной системы

В онтогенезе большинство внутренних органов аппарата пищеварения развивается из внутреннего зародышевого листка, или энтодермальной закладки первичной кишечной трубки, и лишь незначительная часть – из эктодермальной части первичной ротовой полости.

На ранних стадиях эмбриогенеза вентральная стенка первичной кишечной трубки широким отверстием сообщается с полостью желточного мешка. Место соединения кишечной трубки с желточным мешком составляет ее средний отдел, который продолжается в виде двух слепых выростов в краниальном (передняя кишка) и в каудальном (задняя кишка) направлениях. Краниальный слепой вырост от первичной ротовой полости отделяется перегородкой, или глоточной мембраной, покрытой с одной стороны эктодермой, а с другой – энтодермой. Каудальный конец, представляющий собой расширение задней кишки (клоака), примыкает непосредственно к эктодерме, которая носит название клоакальной мембраны. Глоточная и клоакальная мембраны, прорываясь, обеспечивают сообщение кишечной трубки с внешней средой через ротовое и анальное отверстия. Дальнейшие изменения кишечной трубки связаны с ее преобразованиями на дефинитивные отделы и развитием органов пищеварения.

Первичная ротовая полость с боков ограничена двумя парами отростков, представляющих собой расщепление первой жаберной (челюстной) дуги на верхнечелюстной и нижнечелюстной отростки, которые затем преобразуются в верхнюю и нижнюю челюсти. Сверху входное отверстие первичной ротовой полости ограничено лобным отростком; последний, в свою очередь, подразделяется на средний и два боковых носовых отростка, ограничивающих носовые ямки. Последующее срастание носовых отростков с верхнечелюстными и нижнечелюстными между собой приводит к формированию лицевого отдела головы и разделению первичной ротовой полости на носовую и собственно ротовую. На месте соединения небных отростков верхней челюсти сохраняется небный шов, а в области соединения резцовых костей – резцовый канал.

Носовая полость, представленная первоначально носовыми ямками, имеет первичные хоаны, которые затем разделяются носовой перегородкой, растущей от лобного отростка – вперед и вниз по направлению к твердому нёбу. Срастание носовой перегородки с твердым нёбом приводит к образованию дефинитивной носовой полости с парным отверстием в глотку.



А – у рыб; Б – амфибий; В – рептилий; Г – млекопитающих; 1 – вход в обонятельный орган; Г – выход из органа обоняния; 2 – орган обоняния; 2' – носовая полость; 3 – примитивная и 3' – дефинитивная хоана; 4 – примитивная ротовая полость), 4' – вторичная ротовая полость; 5 – вторичное твердое нёбо; 6 – нёбная занавеска; 7 – глотка; 8 – пищевод; 9 – гортань; 10 – сошниковоносовой орган; 11 – стрелкой показан дыхательный путь; Д, Е – развитие наружного носа (Д – голова акулы с вентральной поверхности, Е – голова эмбриона млекопитающего); 1 – вход в обонятельный орган; 2 – желоб, соединяющий обонятельную ямку с ротовой полостью; 3 – вход в ротовую полость; 4 – лобный валик; 5 – латеральный и 6 – медиальный носовые отростки; 7 – верхнечелюстной и 8 – нижнечелюстной отростки, 9 – глаз.

Рисунок 36 – Развитие ротовой и носовой полостей

По краям первичного ротового отверстия в процессе смыкания углов рта и образования щек происходит формирование эпителиального валика с продольным углублением. Из наружного края этого углубления развивается губа, а из внутреннего – десна. Само углубление, увеличиваясь в размерах, формирует преддверие рта. В закладку десны врастает утолщенная эпителиальная пластинка, дающая начало эпителиальным элементам зубов (рисунок 36).

Конец ознакомительного фрагмента.

Текст предоставлен ООО «ЛитРес».

Прочитайте эту книгу целиком, [купив полную легальную версию](#) на ЛитРес.

Безопасно оплатить книгу можно банковской картой Visa, MasterCard, Maestro, со счета мобильного телефона, с платежного терминала, в салоне МТС или Связной, через PayPal, WebMoney, Яндекс.Деньги, QIWI Кошелек, бонусными картами или другим удобным Вам способом.