

Ф.Я. Держинский

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Издание второе, исправленное, переработанное и расширенное

Рекомендовано Учебно-методическим объединением
Московского государственного университета им. М.
В. Ломоносова в качестве учебника для студентов
высших учебных заведений, обучающихся по
направлению «Биология», специальности
«Зоология»

Издательство Аспект-Пресс
Москва

2005 г.

Р е ц е н з е н т ы :

Кафедра биологии Медико-биологического факультета РМГУ,
академик РАМН профессор Романов Ю.А.; доктор
биологических наук, ведущий научный сотрудник ИЭМЭЖ РАН
В.Б.Суханов

Дзержинский Ф.Я.

Сравнительная анатомия позвоночных животных. — М.:
Аспект-Пресс 2005 г., — 320 с.: ил.

Учебник «Сравнительная анатомия позвоночных животных» в сжатой форме обобщает основные данные о строении и морфо-функциональных связях всех систем органов позвоночных животных с учетом их индивидуального развития и существующих представлений о филогении. Оно рассчитано на читателя, уже имеющего определенную подготовку в области морфологии позвоночных животных.

Предназначено для студентов старших курсов, специализирующихся в области зоологии и палеонтологии позвоночных животных, может быть использовано также аспирантами, преподавателями, научными сотрудниками.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Наука об анатомическом строении животных относится к старейшим зоологическим дисциплинам. Но она не может утратить своего значения и в наше время, несмотря на бурное развитие молекулярной биологии, а среди разделов общей биологии — на доминирующую популярность и актуальность дисциплин, изучающих надорганизменные системы. За свою более чем трехвековую историю сравнительная анатомия накопила не только огромный фактический материал, но и опыт его теоретической интерпретации, составляющий одно из важных достижений общей биологии.

Предлагаемое пособие отражает материал специального лекционного курса, который с 1974 г. читается автором на биологическом факультете Московского университета для студентов пятого курса кафедры зоологии позвоночных. Эти студенты уже имели в течение двух семестров годовой курс практических занятий по морфологии позвоночных и тем самым получили солидную подготовку, которая учитывалась при составлении лекций.

Строго говоря, название «сравнительная анатомия» может быть признано традиционным и несколько архаичным, в действительности настоящий курс посвящен эволюционной морфологии. Так назвал ее А.Н. Северцов, чье теоретическое наследие составляет основу преподавания морфологии позвоночных на упомянутой кафедре и, в частности, данного курса. Эволюционная морфология предусматривает комплексный подход к интерпретации анатомических фактов, т. е. с учетом особенностей процессов жизнедеятельности (на основе функционального анализа), данных эмбриологии и палеонтологии, с прицелом на реконструкцию хода филогенетического развития изучаемых животных.

Различные аспекты такого комплексного подхода нашли неодинаковое отражение в предлагаемом пособии. Существенный акцент в нем сделан на функциональной морфологии опорно-двигательной системы, т. е. скелета и мускулатуры, в соответствии с научными интересами автора. Поэтому два вышеназванных раздела в пособии превышают по объему остальные.

Это объясняется и богатством фактического материала, который дают исследователю различные аппараты скелетно-мускульной системы. К тому же первичные факты, относящиеся к скелету и мускулатуре, сравнительно легко доступны не только для наблюдения, но и для логически обоснованной функциональной интерпретации, поскольку механическое функционирование упомянутых аппаратов четко взаимосвязано с их топографическими особенностями. Тем самым эти системы представляют собой благоприятный объект для изучения

морфологии в связи с процессами адаптивных преобразований животных в эволюции.

В пособии отражены не только наиболее современные и четко обоснованные представления, но излагаются и некоторые сведения по истории их разработки, а также дискуссии и теории, сохраняющие ныне чисто исторический интерес.

В то же время настоящее издание не могло быть достаточно богато иллюстрировано. Для восполнения этого ограничения читатель может обратиться к таким изданиям, как Практическая зоотомия позвоночных Н. Н. Гуртового, Б.С. Матвеева и Ф.Я. Держинского, Систематика и анатомия хордовых животных Н.Н. Гуртового, Практикум по зоологии позвоночных Н.Н. Карташева, В.Е. Соколова и И.А. Шилова (см. список рекомендованной литературы).

Впервые текст пособия был составлен в 1989 г., и с тех пор им пользовались студенты. Первое издание, имевшее статус учебного пособия и вышедшее в 1998 г., представляло собой третью версию. В процессе его подготовки, как и настоящего расширенного издания, автору оказывали всестороннюю помощь сотрудники биологического факультета Московского университета — Т.И. Гринцевичене, К.Б. Герасимов, И.Р. Горяев, кандидаты биол. наук А.А. Банникова, А.Ю. Соколов, Н.В. Хмелевская — и Палеонтологического института РАН — А.С. Раутиан и канд. биол. наук Н.Н. Каландадзе. Несомненное влияние на автора оказал аналогичный лекционный курс докт. биол. наук Н.С. Лебедкиной, который он прослушал в 1973 г. Докт. биол. наук А.Н. Кузнецов любезно предоставил свои находящиеся в печати материалы по эволюции мускулатуры конечностей позвоночных. Помимо этого, Н.В. Хмелевская, доктора биол. наук П.П. Гамбарян и Н.Н. Иорданский, а также В.Б. Никитин эффективно помогли в работе над пособием своей конструктивной критикой. Всем перечисленным лицам автор приносит свою искреннюю благодарность.

ВВЕДЕНИЕ

Анатомическое строение животных поразительно легко доступно непосредственному наблюдению, в связи с чем уже давно возникла потребность в теоретическом обобщении получаемого анатомами описательного материала. В этом направлении наука о строении животных (в частности, позвоночных) продвинулась за длительное время своего развития гораздо дальше, чем другие биологические науки.

Довольно рано анатомы открыли сравнительный метод исследования, первое упоминание о котором появилось в "Сравнительной анатомии" Томаса Виллиса в 1666 г. Этот метод позволил открыть три пути интерпретации анатомического материала, три категории идей. Во-первых, это идея единства плана строения, основанная на усмотрении неочевидного сходства в строении, во-вторых — идея приспособленности живых организмов, давшая жизнь целому научному направлению — функциональной анатомии. Наконец, третий путь интерпретации фактов сформировался на основе естественной процедуры классификации, ранжирования изученных объектов и состояний, приводившего к построению сравнительно-анатомического ряда и породившего идею развития: действительно, ступени такого ряда подобно последовательным кинокадрам создают представление о процессе. Помимо сравнительно-анатомических рядов, используются и другие морфологические ряды — эмбриологические, палеонтологические.

Начнем с идеи единства плана. Ее успешно разрабатывал поэт И.В. Гете (1749—1832); он собирал доказательства общности плана строения животных, а также растений. Открыл межчелюстную кость человека, предложил "позвоночную теорию черепа", искал "общий остеологический тип". Фактически Гете ввел понятие морфологии, определив ее как "учение о форме органических тел, ее образовании и преобразовании". Таким образом, морфология — это анатомия в динамике, анатомия в процессах.

Жоффруа Сент-Илер (1772—1844) распространил представления об общем плане строения животных с позвоночных на насекомых, что ему, понятно, не удалось сделать без натяжек и фантазий. Из единства плана строения он делал выводы о родстве.

Немецкие натурфилософы-идеалисты, прежде всего Лоренц Окен (1779—1851), а также Спикс, Карус и другие выдвигали чудовищные фантазии о воплощении единого плана в строении черепа и других частей тела.

Без подобных ошибок разрабатывал проблему Ричард Оуен (1804—1892). Для него единый план строения — это мысли Бога.

Разработал представление об архетипе позвоночных как идеальном воплощении божественного плана.

Из ранних представителей функциональной анатомии, изучающей приспособительные особенности организации животных, назовем Феликса Вик д'Азира (1748—1794), изучавшего функционально-анатомические различия верхних и нижних конечностей человека. Его ученик Жорж Кювье (1769—1832) — сравнительный анатом, систематик, палеонтолог. Для него был характерен телеологический подход — априорное признание изначальной целесообразности организации живых организмов. Кювье исходил из признания иерархии и гармонии функций, которые якобы распространялись и на органы. Был чрезвычайно последовательным и отвергал идею единства плана, что мешало ему выявить такой план для целей систематики. Последовательным функциональным морфологом был и Ж.Б. Ламарк (1744—1829), для которого так же характерен телеологический подход.

В связи с этим большой интерес представляет проблема соотношения формы и функции. Историк науки Л.Я. Бляхер (1976) считает вызывавший в прошлом горячую полемику вопрос о первичности формы или функции надуманным, поскольку в действительности они тождественны. Его главный аргумент — синхронность преобразовании формы и функции, невозможность разделить их во времени. На самом деле важнее анализировать и учитывать причинно-следственные связи, взаимодействия формы и функции в рамках ряда процессов.

1. В процессах жизнедеятельности на уровне организма и экосистемы форма как материальный субстрат определяет функцию. Например, конструкция любого аппарата определяет его физические, а следовательно, функциональные, свойства. Тем самым форма в подобных ситуациях первична по отношению к функции.

2. В процессах филогенеза на уровне популяции судьба формы определяется тем, насколько она может служить субстратом для функций, обеспечивающих выживание носителя этой формы. Таким образом, первичной оказывается функция.

3. В процессах эмбриогенеза многое определяет форма как материальный субстрат, но существуют специальные механизмы, изменяющие ход формообразовательных процессов под влиянием функциональных нагрузок (например, рост кости в значительной степени определяется механической нагрузкой).

Таким образом, связь между формой и функцией поистине взаимна.

Прогресс в области идеи единого плана строения создал предпосылки для формулирования категорий морфологического сходства. Представление об истинном морфологическом сходстве впервые сформулировал Ж. Сент-Илер. Он назвал его аналогией, что соответствует

гомологии в современном понимании. Выдвинутые этим автором критерии гомологии — это глубокое структурное сходство сравниваемых органов между собой ("теория аналогов") и постоянство их топографических отношений с соседними частями тела ("принцип связей").

Р.Оуэн назвал истинное морфологическое сходство гомологией, а более поверхностное сходство, обусловленное совпадением функций, аналогией. Он различал несколько типов морфологического сходства, среди которых общая гомология — соответствие данного органа элементу архетипа, частная гомология — соответствие органу другого животного, сериальная гомология (гомодинамия) — соответствие между повторяющимися частями тела (позвонками, конечностями).

Эрнст Геккель (1834—1919), широко использовавший данные сравнительной анатомии для филогенетических построений, требовал точного разграничения аналогий и гомологий. Аналогию он рассматривал, как следствие конвергенции, а гомологию — как следствие дивергенции. Ч. Дарвин признавал широкое распространение параллелизмов, т.е. промежуточной, неопределенной ситуации. Ее обычность и распространенность подтверждается палеонтологией.

Со временем было предложено несколько дополнительных критериев гомологии. Карл Гегенбаур подчеркивал, что гомологичные органы у разных видов представляют собой результат преобразований одного и того же органа общего предка (филогенетический критерий) и формируются в индивидуальном развитии из одних и тех же зачатков (онтогенетический критерий). Отмеченные свойства действительно сопровождают гомологию, но в качестве критериев они относительны и порой противоречивы.

Филогенетический критерий гомологии нельзя использовать практически, ибо филогенез всегда есть искомое, а не данное.

Нетрудно привести примеры сомнительной онтогенетической аргументации по поводу гомологии. Нейроны в новой коре у млекопитающих и в полосатых телах у птиц имеют общее происхождение, т.е. приползают из одной и той же зоны пролиферации (размножения клеток). Тем не менее эти отделы, вопреки мнению Х. Картена, можно считать гомологичными лишь условно. У разных птиц в силу резких различий длины шеи образующие плечевое сплетение нервы имеют разные номера (с разрывом в 15 номеров), как и позвонки, т.е. развиваются в разных сегментах тела. Базиптеригоидные отростки черепа тетрапод, по-видимому, развиваются из остающегося не использованным материала зачатка осевой мускулатуры, которая у позвоночных в области головы подверглась редукции. Но признание упомянутых отростков гомологами мышц было бы курьезом. Во всех трех перечисленных

случаях подсазанная эмбриологическим исследованием идентичность объекта гомологизации, совпадение их, так сказать, специального качества вступает в противоречие с особенностями более крупной системы, в которую встроен этот объект, с ее архетипом.

А. Ремане ввел весьма полезный критерий непрерывности — наличие морфологического ряда, образующего плавный переход между двумя обсуждаемыми состояниями.

В последние 20 лет молекулярная биология развития бурно разрабатывает представления о гомеобоксных генах (Нох-генах), имеющих, как оказалось, самое непосредственное отношение к процессам регуляции раннего эмбриогенеза. Они были открыты в 1984 г., первоначально у дрозофил. Более общее понятие, гомеозисные гены, относится к системе контроля сегментации тела у насекомых. Гомеобоксом назван особый участок в кодирующей части гомеозисного гена, представляющий собой весьма стабильную последовательность из 180 пар нуклеотидов. В синтезируемой на основе этого гена молекуле белка гомеобокс кодирует некий стандартный участок, последовательность из 60 аминокислот, так называемый гомеодомен. Этот участок своеобразен повышенным содержанием двух аминокислот (аргинина и лизина) и специфической пространственной структурой, которая бывает присуща белкам, связывающим ДНК. Благодаря этому белки, содержащие гомеодомены, входят в число факторов, активирующих транскрипцию различных генов и тем самым регулирующих их экспрессию.

В соответствии с разнообразием последовательности нуклеотидов гомеобоксные гены классифицированы на подсемейства, которых известно уже более десяти. Среди них подсемейство Нох известно почти для всех изученных в этом отношении многоклеточных животных. Они собраны по нескольку в одной хромосоме — образуют кластеры. В ходе развития Нох-гены экспрессируются (т. е. на их основе синтезируются белки) на определенных участках вдоль оси тела зародыша и предположительно определяют появление различных признаков, прежде всего, особенностей сегментации. Экспрессия определенных генов этой категории осуществляется в строго определенных участках зародыша и в определенное время. При этом порядок экспрессии Нох-генов вдоль переднезадней оси тела в точности отражает их физическую последовательность в хромосомном кластере — говорят о пространственной коллинеарности экспрессии этих генов. У млекопитающих зоны действия генов в теле перекрываются, так что специфика каждой из них определяется особенностями набора экспрессирующихся в данной зоне нескольких Нох-генов. Очень четко коллинеарность проявляется в почках конечностей у птиц и млекопитающих, где зоны экспрессии генов располагаются полосками,

поперечными по отношению к оси тела, в направлении спереди назад.

Можно сказать, что, обладая пространственной чувствительностью и способностью к подаче позиционного сигнала, Нох-гены осуществляют в теле зародыша разметку областей будущей дифференцировки.

Как показало секвенирование гомеобоксных генов (определение последовательности нуклеотидов в них), они с большой точностью совпадают у представителей отдаленных систематических групп, что обсуждается как гомология и вносит новую систему критериев в сравнительный анализ развивающихся под влиянием этих генов морфологических структур. Нередко совпадает, обнаруживает поразительный консерватизм и роль определенных генов в развитии; изучен Нох-ген, играющий ответственную роль в формировании глаза и у дрозофилы, и у млекопитающих. У ланцетника обнаружено 10 генов Нох, а у млекопитающих – 38, причем они распределены по 4 кластерам. Среди них обнаружены гомологи каждого из Нох-генов ланцетника. Как полагают, количество этих генов в ходе эволюции хордовых резко нарастало вследствие дупликации (например, путем полиплоидизации).

Идея развития, как уже указано выше, воплотилась в построение морфологических рядов, служивших исследователям моделью движения, процесса. Необходимо помнить, что получаемые эмпирически сравнительно-анатомический, палеонтологический и эмбриологический ряды всегда отличаются от искомого филогенетического ряда, отображающего реально протекший процесс эволюции.

Так называемый метод тройного параллелизма, при помощи которого действовали Э. Геккель и его последователи, восстанавливает черты филогенетического ряда на основании сходства трех упомянутых морфологических рядов.

Представления о взаимосвязи между онтогенезом и филогенезом получили название биогенетического закона. По наблюдениям К. Бэра, Ф. Мюллера, Э. Геккеля, и других, "онтогенез есть краткое повторение филогенеза" (т.е. продукт филогенеза). По представлениям А.Н. Северцова (1866—1936), наоборот, филогенез есть продукт онтогенеза, и это логично, поскольку ясно, что всякое отклонение в организации взрослого животного представляет собой результат изменения хода онтогенеза. Таким образом, в действительности филогенезу подвержен онтогенез, что нашло отражение в названии соответствующих общих построений А.Н. Северцова — теория филэмбриогенезов.

Разработанная А.Н. Северцовым и И.И. Шмальгаузенем комплексная система представлений и подходов названа эволюционной морфологией. Этот комплекс основан на методе тройного параллелизма, но, что очень важно, с учетом адаптивного характера эволюции.

Для филогенетической морфологии, основоположником которой был Э. Геккель, характерно жесткое противопоставление так называемых

филогенетических признаков (фактически — признаков неизвестного жизненного значения) адаптивным, проложившее пропасть между филогенетикой и учением об адаптациях. В столь резком разделении видели "простой" способ избежать ошибок вследствие конвергентного сходства (аналогичного, возникшего под влиянием сходных условий среды) при использовании метода тройного параллелизма. Но такое разделение противоестественно, поскольку пренебрегает пониманием адаптации как движущей силы эволюции. Синтез обоих направлений начат в эволюционной палеонтологии трудами В.О. Ковалевского (1842—1883) и Л. Долло (1857—1931). А.Н. Северцов и И.И. Шмальгаузен эффективно продолжили эту работу.

А.Н. Северцов подчеркивал, что признаки крупных таксонов животных адаптивны. Он подверг анализу отдельные компоненты, слагающие метод тройного параллелизма, и сформулировал специфические особенности каждого из них, определяющие его познавательную ценность. А именно: для сравнительно-анатомических рядов характерны полная биологическая конкретность всей организации, но между их членами категорически отсутствуют преемственные связи (предок — потомок). Палеонтологические ряды ценны тем, что предоставляют информацию о древнем многообразии и подлинную хронологию, но в то же время они дают лишь ограниченные сведения о морфологии и тем более о биологической конкретности каждого вида, преемственность видов не документируется. Эмбриологические ряды часто неполны, но они строго отражают филогенетическую преемственность, поскольку сохраняемые ими морфологические особенности могут относиться только к прямым предкам.

А.Н. Северцов оформил выработанные им общебиологические представления в виде "морфобиологической теории хода эволюции", имея в виду одновременное понимание во взаимной связи преобразований как морфологической организации, так и образа жизни животных. В основу своего подхода к этому синтезу А.Н. Северцов положил понятие о мультифункциональности органов, т.е. о многообразии форм их взаимодействия между собой и с объектами внешней среды. Мультифункциональность открывает перспективу адаптаций в различных направлениях. Одна из функций становится главной, усовершенствуется благодаря изменениям органа под влиянием естественного отбора.

В связи с этим необходимо обратиться к определению понятия функции. Заслуживают упоминания следующие варианты его толкования.

1. Функциями следует считать любые отправления, возможные при данном устройстве органа физические (химические и т.п.) эффекты (в том числе, второстепенные), которые совместно и формируют феномен мультифункциональности.

2. Функция представляет собой адаптивную реакцию органа (по Б.С. Матвееву), т.е. продукт предшествовавшей адаптивной эволюции. Эта реакция соответствует главной функции в рамках представлений о мультифункциональности. Неясно, как при таком подходе к определению понятия функции обозначать порождаемые органом эффекты, так сказать, более низкого уровня.

3. В отношении выполняемых органом отправлений более высокого уровня — присущего ему приспособительного эффекта, проявляющегося вне организма, — необходимая ясность достигнута: его предлагается называть не функцией, а биологической ролью.

А.Н. Северцов типизировал способы филогенетических изменений органов и их функций. Он свел в единую систему соответствующие предложения других авторов и несколько интересных типов разработал лично.

1. Принцип смены функций (Антон Дорн): второстепенная функция становится главной, прежняя главная — отступает. Примером может служить функциональная адаптация мускульного желудка птиц, придатков семенника и вольфова канала амниот, передней конечности крота, тюленя, летающей птицы, пингвина.

2. Принцип расширения функции (Людвиг Плате). Имеется в виду расширение набора функциональных эффектов, определяющего степень мультифункциональности органа, какое совершилось, например, в эволюции парных плавников рыб. Из простых килей они стали рулями глубины, затем к тому же движителями, подпорками при ползании по дну и т.д.

3. Принцип сужения функции (А.Н. Северцов) или уменьшения числа функций относится к противоположному процессу, например, в случае конечностей копытных.

4. Принцип усиления функций (Л. Плате) предусматривает количественные изменения (например, мускулатуры, желез).

5. Принцип активации функции (А.Н. Северцов) относится к случаям приобретения пассивным органом активности, т.е. подвижности. Подобные преобразования произошли, например, с парными плавниками рыб, ядовитыми зубами у змей, всей верхней челюстью не только змей, но также большинства ящериц и всех птиц, наконец, с тазом лягушек.

6. Принцип иммобилизации частей (А.Н. Северцов) действовал в противоположных случаях и привел к приобретению неподвижности. В качестве примеров могут быть упомянуты многие случаи аутостилии, крестцовое сочленение.

7. Принцип разделения органов и функций (А.Н. Северцов) предусматривает снятие ограничений, возникающих из-за необходимости для органа одновременно усовершенствоваться в разных направлениях.

Примеры: непарные плавники рыб, оперкулярное дыхание костистых рыб (отдельный насос, обеспечивающий омывание жабер и освобождающий ротоглоточную полость от роли такого насоса), особый язык лягушек, принимающий на себя транспортировку добычи и освобождающий подъязычный аппарат для специализации в вертикальной подвижности, обслуживающей легочное дыхание.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПОЗВОНОЧНЫХ

Наиболее древние и примитивные по своей организации позвоночные относятся к разделу бесчелюстных (Agnatha). Их вымершие представители, для которых существует традиционное название щитковые (Ostracodermi), начали появляться в палеонтологической летописи с глубокого палеозоя (с верхнего кембрия), пережили расцвет в силуре и девоне; в современной фауне бесчелюстные представлены крайне своеобразными, сравнительно просто организованными и высоко специализированными круглоротыми (Cyclostomata). Щитковых подразделяют на птераспидоморф, или двухноздревых (Pteraspidomorphi, Diplorhina), более древних и примитивных, и цефаласпидоморф, или одноноздревых (Cephalaspidomorphi, Monorhini).

Самые ранние ископаемые остатки птераспидоморф, известные из верхнего кембрия и ордовика, были приписаны четырем вполне обособленным формам – *Anatolepis* (наиболее древнему), *Arandaspida*, *Astraspida* (*Astraspis* и *Eriptychius*). Среди силурских и девонских представителей класса Pteraspidomorphi различают два подкласса – телодонтов (Thelodonti), от которых обнаружены, в основном, мелкие кожные чешуи и немногочисленные отпечатки целых особей, и гетерострак (Heterostraci), образующих богатую фауну; их тело было покрыто сложным панцирем из различных по форме и размерам щитков, жаберный аппарат открывался на каждой стороне тела единым отверстием. Форма и состав панциря позволяют широко характеризовать систематическое разнообразие гетерострак, но дают весьма ограниченную информацию об их внутреннем устройстве.

В классе Cephalaspidomorphi различают три подкласса. Прежде всего, это подкласс костнощитковые (Osteostraci), многочисленные и хорошо изученные обладатели цельного и, в основном, костного дорсального щита на голове, причем окостенение захватывало и ее внутренний скелет. Большая доля вентральной поверхности головы была образована мелкой костной мозаикой и, вероятно, подвижна. Кроме того, у костнощитковых имелись грудные плавники, гетероцеркальный хвостовой плавник и странные (предположительно, сенсорные поля на спинной стороне щита, занятые мелкой мозаикой косточек. Сплошной костный панцирь и окостенение эндоскелета характерны также для подкласса галеаспид (Galeaspida), правда, у них не было таких чувствующих полей на верхней стороне щита и грудных плавников, а хвостовой плавник, как и у большинства щитковых, был обратно-гетероцеркальным (гипоцеркальным). Третья группа одноноздревых – это бесщитковые Anaspida, голова которых, как и тело, покрыта мелкими пластинками. Веретеновидной формой тела они напоминали рыбок и были скорее всего активными нектонными пловцами.

Понятно, что бесчелюстные не могли схватывать кормовые объекты с той ловкостью какая характерна для рыб, многие из них и, прежде всего, костнощитковые, по-видимому, были, фильтраторами, т. е. микрофагами и притом – бентофагами. Работая хвостовым плавником и медленно скользя по дну, они своим постоянно раскрытым ртом слегка вспахивали и взмучивали ил, который пропускали через глотку, где отфильтровывались мелкие частицы детрита и живые обитатели ила. Но у гетерострак панцирь представляется слишком жестким для производительного активного прокачивание воды, скорее они могли зачерпывать ил скребком из оральных пластинок на нижней губе. В отношении анаксид существуют предположения об адаптации к хищничеству или полупаразитизму – нападению на относительно крупных животных путем повреждения их покровов и всасывания крови, но для многих, особенно, поздних форм наиболее вероятно фильтрационное питание.

Современные бесчелюстные, представители класса круглоротых (Cyclostomata) остались микрофагами, потребителями, крови, тканевой жидкости ослабленных, малоподвижных рыб и размягченных мягких тканей падали. Это обладатели длинного змеевидного тела, лишённые парных плавников и, в отличие от изученных щитковых, кожных чешуй. Миноги (подкласс Petromyzones) – в основном, обитатели морей, для размножения заходящие в реки, миксины же (подкласс Muxini) – чисто морские формы.

С ранними позвоночными и притом с бесчелюстными ныне сближают также загадочную группу конодонтов (Conodonts). В большом диапазоне геологического времени – от позднего кембрия до нижнего карбона – и на разных материках от них найдено множество своеобразных зубных элементов, для которых допускалась также принадлежность каким-то беспозвоночным. Но неоднократно находимые отпечатки мягких тканей позволили распознать тонкое угревидное тело до 40 см длиной, намек на жаберную корзину, крупные глаза и ротовой аппарат на нижней стороне головы, как правило, с 15 зубными элементами. Сколько-нибудь интересных подсказок относительно способа питания конодонтов пока не найдено.

Наиболее древними и примитивными челюстноротыми, большинство которых относится к надклассу Pisces (рыбы), были панцирные рыбы (класс Placodermi), история которых в основном развернулась и закончилась в течение девона (ранние представители известны из силура). В основном это были обитатели морей, видимо, лишь немногие проникли в пресные воды. В гистологической структуре их панциря, разделенного на щитки, обнаруживается существенное сходство с костнощитковыми бесчелюстными (Osteostraci). Панцирь плакодерм как правило четко разделен на 2 отдела, один из которых прикрывает голову, а другой – область плечевого пояса и у многих –

значительную долю туловища. Настоящих зубов не было, их заменяли кинжалообразные костные отростки челюстей; но едва ли обнаженная кость могла непосредственно взаимодействовать с кормовыми объектами, скорее она была одета роговым покровом.

Артродиры (*Arthrodira*), что значит в переводе «членистошейные», были активными хищниками, их туловищный панцирь облегчен и отделен от головного широким промежутком, только по бокам они были соединены суставами. Другая группа, антиархи (*Antiarchi*) были относительно малоподвижными придонными пресноводными формами, у которых отделы панциря были плотно пригнаны один к другому, а передние конечности представлены своеобразными лапами, закованными в панцирь. У представителей одной немногочисленной группы ренанид (*Rhenanida*) проявилась аналогия современным скатам: голова и туловище сильно уплощены, а грудные плавники – чрезвычайно расширены, растянуты вдоль оси тела.

Представители класса акантод (*Acanthodii*) появились в палеонтологической летописи раньше других челюстноротых. Это преимущественно мелкие рыбы с веретеновидным телом, обитавшие в прибрежной зоне морей с силура до конца нижней перми. Для них характерен гетероцеркальный хвостовой плавник, покров из мелких чешуй, заметное окостенение внутреннего скелета, у некоторых – даже мозговой капсулы. Они обнаруживают определенное сходство с костными рыбами, по всей вероятности, конвергентное. Важная специфическая черта акантод – это богатый набор защитных шипов перед плавниками, не только двумя спинными, но также перед анальным, грудными, брюшными и еще несколько пар (до 6) по линии, соединяющей последние. Зубы своеобразны отсутствием твердого эмалеподобного покрытия коронок и регулярной смены. Исходя из разнообразия зубного вооружения челюстей и глотки среди акантод предположительно выделяют потребителей мелких беспозвоночных, активных охотников на более крупную добычу и фильтраторов планктона (беззубых).

Класс хрящевых рыб (*Chondrichthyes*) достаточно богато представлен уже в девоне и в наше время находится в состоянии расцвета несмотря на целый ряд морфологических ограничений, главное из которых для всех современных видов – отсутствие костной ткани. У большинства вымерших (как и современных) хрящевых рыб брюшные плавники самцов образовали вытянутые копулятивные придатки – птеригоподии. Это свидетельствует об определенной стратегии размножения – откладке немногих крупных и хорошо защищенных яиц (или яйцеживорождении), требующих внутреннего оплодотворения. Представители класса, уже начиная с карбона, ясно подразделяются на 2 подкласса – пластиножаберных (*Elasmobranchii*), куда относятся акулы, включая современных (*Selachoidea*), и скаты (*Batoidea*), и цельноголовых

(Holoccephali), к которым относятся современные химеры (Chimaeroidea). Из числа групп, возникших в девоне в результате первой радиации пластиножаберных, нужно упомянуть три. Это, во-первых, быстрые хищники кладоселахий (Cladoselachida) с длинным веретеновидным телом и крупными плавниками, включая гетероцеркальный (хотя и симметричный внешне) хвостовой. Во-вторых, это дожившие до триаса обитатели заросших пресноводных водоемов ксенаканты (Xenacantida) с сильно измененным хвостовым плавником, в котором замаскирована гетероцеркия, своеобразными грудными плавниками (см. главу о скелете) и непарным шипом на затылке (соответствующим шипу спинного плавника). Третья палеозойская группа – Eugeneodontida, для которых характерна гипертрофия зубов на симфизе нижней челюсти, формирующих загадочные гребни и спирали. К ним относится, в частности, семейство Edestidae, на материале которого разработана так называемая лепидомориальная теория происхождения костных чешуй (см. ниже). Современные акулы и скаты – ветви второй (мезозойской) крупной радиации пластиножаберных. Акулы успешно сохраняют за собой положение доминирующих хищников среди морских рыб, скаты адаптировались к обитанию в бентосе, сбору добычи со дна и раздавливанию ее плоскими зубами, сплоченными на челюстях в своего рода «мостовые». Небольшое количество видов среди тех и других освоили пелагический образ жизни и питание планктоном.

Последний класс первичноводных позвоночных это костные рыбы (Osteichthyes). Оба подкласса, различимые в его пределах – мясистолапастные (Sarcopterygii), и лучеперые (Actinopterygii) – известны начиная с раннего девона. В отличие от акантод, костные рыбы не обнаруживают сравнимого набора шипов, но имеют регулярно сменяемые зубы. Ранние представители обоих подклассов, найденные в морских отложениях, были активно плавающими хищниками с веретеновидным телом и гетероцеркальным хвостовым плавником. Позже обе группы распространились в солоноватые и пресные воды.

Саркоптеригии уже в среднем девоне разделяются на 4 хорошо обособленные группы. Во-первых, это три группы кистеперых рыб (Crossopterygii), во-вторых, двоякодышащие рыбы (Dipnoi). Важный общий признак – мясистые основания плавников, приспособленных к отталкиванию от препятствий при жизни у дна и в зарослях погруженных растений. Кистеперые рыбы представлены двумя главными группами – рипидистиями (Rhipidistia) и целакантами (Coelacanthini, s. Actinistia). Рипидистии оставались наиболее существенными пресноводными хищниками с девона по раннюю пермь. В их составе более примитивный отряд, поролепиформы (Porolepiformes), известен в течение девона, а более продвинутый отряд остеолепиформов (Osteolepiformes) существовал с позднего девона по самое начало перми. Целаканты

возникли от рипидистий к середине девона. Верхнедевонские целаканты известны как из морских, так и из пресных водоемов, но самые молодые остатки – из мелководных морских отложений в мелу. Двоякодышащие известны с самых низов девона, подобно рипидистиям, это были в основном пресноводные рыбы, постепенно все глубже адаптировавшиеся к потреблению неподвижных кормов – водных растений и обитавших на них беспозвоночных, в основном, защищенных твердым панцирем. У двоякодышащих сложилась глубокая адаптация к раздавливанию и даже размалыванию этих объектов – они стали специализированными склерофагами.

Лучеперые рыбы претерпели 3 последовательные радиации. В результате первой из них, наступившей в палеозое, возникла группа, обобщенно называемая хрящевыми ганоидами (или просто костнохрящевыми, Chondrostei). Основу ее составляет богатый формами и довольно долговечный отряд палеонисков Palaeonisciformes, просуществовавший до начала мела. В эту радиацию входил еще десяток ветвей, из которых две сохраняются в современной фауне. Прежде всего, это отряд костнохрящевых в узком смысле, или осетровых, Acipenseriformes, объединяющий пресноводных фильтраторов планктона – веслоносов (*Polyodon*) – и проходных рыб – роды осетр (*Acipenser*) и белуга (*Huso*). Затем это отряд многоперых (Polypteriformes), объединяющий два рода рыб из сильно заросших и хорошо прогреваемых пресных мелководий тропической Африки с неблагоприятным кислородным режимом. Эти рыбы не могут обходиться без атмосферного воздуха, которым дышат при помощи легкого.

В результате второй радиации лучеперых рыб, в триасе и юре появилась обширная совокупность ветвей, обозначаемая как Neopterygii. Две из них, дожившие до наших дней в пресных водоемах Северной Америки, традиционно объединялись в группу костных ганоидов (Holostei). Во-первых, это несколько видов панцирных шук, более известный род – *Lepisosteus* – и, во-вторых, ильная рыба *Amia*. Эти формы столь сильно различаются, что таксон костных ганоидов упразднен, а взамен установлены отряды Lepisosteiformes и Amiiformes.

В позднем мезозое в рамках объединения неоптеригий осуществилась наиболее мощная радиация, в результате которой сложилась группа отрядов под общим именем Percomorpha, что значит – окунеобразные. Вместе с несколькими более ранними ветвями неоптеригий, доживших до современности, их объединяют в группу костистых рыб (Teleostei).

В девоне от остеолепиформных рипидистий произошли первые амфибии (Amphibia), осуществился выход позвоночных на сушу, ознаменовавший появление нового крупного подразделения челюстноротых – тетрапод (Tetrapoda, s. Quadrupeda). Наиболее ранние

представители амфибий, обнаруженные в верхнедевонских отложениях, сохраняли в своей организации такие признаки рыб, как остатки хвостового плавника, жаберной крышки и еще некоторые архаичные особенности черепа. Это были *Ichthyostega* и *Acanthostega*, объединяемые в семейство ихтиостегид (*Ichthyostegidae*).

Широкое разнообразие древних амфибий, так называемых стегоцефалов, т. е. обладателей сплошного панциря головы, близкого к таковому рипидистий, сложилось ко второй трети карбона. Среди них различают два основных объединения по характеру строения тел позвонков. У подавляющей массы в телах позвонков различимы основания дуг, что позволяет относить их к группе дугопозвонковых (*Apsidospondyli*, или лабиринтодонтов – *Labyrinthodontia*), включающей и современных бесхвостых амфибий. У нескольких мелких групп строение тел позвонков резко упрощено, это тонкопозвонковые (*Lepospondyli*), к которым относятся также современные хвостатые и безногие амфибии.

Вымершие лабиринтодонты по признакам строения черепа, конечностей и другим разделены на две большие группы – темноспондильных стегоцефалов (*Temnospondyli*) и антракозавров (*Anthracosauria*). До конца карбона существует несколько примитивных групп темноспондильных, как полуводных, так и более сухопутных. Во второй половине карбона большого разнообразия достигают эдопсоидные стегоцефалы (*Edopoidea*) с различной степенью адаптации к водной или сухопутной жизни, в перми – надсемейство эрипсоидов (*Eryopoidea*), куда входят один из наиболее известных, «модельный» лабиринтодонт *Eryops* и, весьма сухопутный *Sacops*. В триасе сухопутные формы исчезают, вероятно, вследствие вытеснения амниотами, и темноспондилы доживают еще до конца триаса в виде довольно многочисленных вторично-водных групп. Прежде среди них выделяли так называемых стереоспондильных лабиринтодонтов, тяжелых, малоподвижных, с сильно сплюснутым телом (включая череп). Позже это объединение оказалось конгломератом из нескольких разнородных групп. От одного из триасовых семейств, триадобатрахид (*Triadobatrachidae*), видимо, ведут свое начало бесхвостые амфибии (*Anura*, s. *Ecaudata*, s. *Salientia*), среди которых несколько семейств известны уже из мезозоя.

Антракозавры – менее разнообразная группа, чем темноспондилы, они так же включают вторично-водные формы, например, группу эмболомеров (*Embolomeri*), длиннотелых и, видимо, весьма подвижных в воде. Но к этой группе принадлежат и наиболее сухопутные стегоцефалы, несомненно, близкие к корням рептилий – сеймуриаморфы (*Seymouriamorpha*), исчезнувшие к началу триаса.

Лепоспондильные амфибии все исключительно мелки, подобно современным представителям земноводных. Среди них различают несколько групп, в том числе три отряда. Более ранними и долговечными

(с раннего карбона по начало перми) были высоко специализированные безногие сухопутные аистоподы (*Aistopoda*) с длинным змееподобным телом, с середины каменноугольного периода до ранней перми жили вторично-водные, всегда снабженные небольшими конечностями нектридеи (*Nectridea*) и крайне разнообразны микрозавры (*Microsauria*). Нектридеи имели в большинстве тонкое тело и очень длинный хвост, но одна группа видов – парадоксальным образом растянутую в поперечном направлении голову и короткое тело. Наиболее разнообразны микрозавры (и сухопутные, и вторично-водные, и роющие), от которых, возможно, произошли современные лепоспондилы – хвостатые земноводные (*Urodela, s. Caudata*) и безногие (*Apoda*), или червяги (*Gymnophiona*).

Рептилии (*Reptilia*) традиционно считаются первым классом амниот (*Amniota*), т.е. настоящих наземных позвоночных, окончательно преодолевших исходную зависимость от водной среды обитания. Правда, некоторыми авторами рептилии в настоящее время не рассматриваются в качестве единой (строго монофилетической) группы в силу сложности их достаточно надежно установленной родословной.

Хотя практически не пережившие пермского периода сеймуриаморфы не считаются амниотами (по-видимому, они имели водную личинку), первые амниоты, которых ничто не мешает считать рептилиями, обнаружены уже в карбоне. Это хищники – капториниморфы (отряд *Captorhinomorpha*), в частности прототириды (*Protothyridae*), ранние пеликозавры (представители ствола синапсид) из среднего карбона и сделавшая сенсацию ниже-карбоновая *Westlothiana*, форма неясной систематической принадлежности.

Многие рано сформировавшиеся группы рептилий, чей череп покрыт сплошным панцирем, без признаков редукции с образованием окон, долгое время объединялись под условным именем анапсид (подкласс *Anapsida*). Но ныне в его составе видят несколько подклассов (некоторые авторы – даже классов). Л.П. Татаринцов группирует эти таксоны в три подкласса. Первый из них – это подкласс парарептилий (*Parareptilia*), куда входят в числе прочих растительноядные диадектоморфы (*Diadectomorpha*) и напоминавшие бегемотов парейзавры (*Parerasauroidea*). Второй подкласс – появившиеся к концу триаса черепахи (*Testudinata, s. Chelonia*), третий – подкласс капториниморфные котилозавры (*Captorhinida*), в котором обособленное положение заняли мезозавры (*Mesosauria*), самые ранние вторично-водные амниоты из перми с длинным хвостом и челюстями, с удлинненными пальцами.

Корни обширного объединения диапсид, обладателей двудужного черепа, представлены в верхнем карбоне мелкими формами, близкими к прототиридам. В самом конце палеозоя различимо основание ствола лепидозавров (подкласс *Lepidosauria*), включающего сфенодонтов (в том

числе, современную гаттерию *Sphenodon punctatus*) и чешуйчатых (Squamata) в составе ящериц (Lacertilia), змей (Ophidia, s. Serpentes) и амфисбен (Amphisbaenia). Среди вымерших ящериц известны сравнительно молодые (верхний мел) гигантские (до 10 м длиной) вторично-водные мозазавры (Mosasauria). Возможно, близки к диапсидам некоторые более древние вторично-водные группы, объединяемые в подкласс завроптеригий (Sauropterygia). Во-первых, это триасовые обитатели прибрежных вод плакодонты (Placodontia). Во-вторых, это две группы более совершенных пловцов – сравнительно генерализованные нотозавры (Nothosauria) из триаса и высоко специализированные плезиозавры (Plesiosauria) из юры и мела. Наивысшей специализации в плавании достигли ихтиозавры (подкласс Ichthyopterygia), известные, в основном, из триаса, но и позже, до середины мела.

Вторая крупная ветвь диапсид это архозавры (подкласс Archosauria), возникшие в конце палеозоя. Их первая мощная радиация в триасе породила текодонтов (Thecodontia), крокодилообразных, в основном, сухопутных быстроногих хищников с тенденцией к двуногости. Собственно крокодилы (Crocodylia) произошли в середине триаса от псевдозухий, представителей текодонтов, и были поначалу легкими, сухопутными. С тех пор их организация не претерпела кардинальных изменений, хотя они пережили три последовательные радиации, к последней из которых, зузухиям (Eusuchia; с верхнего мела) принадлежат современные крокодилы.

Динозавры (Dinosauria) по общей конфигурации таза делятся на ящеротазовых и птицетазовых. Известные начиная с триаса (но в основном – в юре и мелу) ящеротазовые динозавры (Saurischia), монофилия которых однозначно не доказана, делятся на хищных двуногих теропод (Theropoda) и гигантских растительноядных квадрупедальных завропод (Sauropoda), таких, как диплодок и бронтозавр. Среди теропод различают гигантских карнозавров и более мелких целурозавров. Последние, по современным представлениям, остаются неформальным объединением, распадаясь на множество групп, среди которых стоит упомянуть Maniraptora и Velociraptora. Птицетазовые динозавры (Ornithischia), образующие монофилетическую группу, видимо, произошли от каких-то ящеротазовых в начале юры. Все они растительноядны. Среди них есть как двуногие формы, например, игуанодоны (Iguanodontidae; со средней юры до конца мела) и утконосые динозавры (Hadrosauridae; верхний мел), так и четвероногие – стегозавры (Stegosauria; со средней юры до конца мела) и большинство цератопсий (Ceratopsia; верхний мел). Родственные связи своеобразных меловых панцирных динозавров (Ankylosauria) остаются неясными.

Летающие ящеры (Pterosauria) известны с позднего триаса. Среди них различают 2 группы. Во-первых, это более примитивные и мелкие

рамфоринхи (*Rhamphorynchoidea*), обладавшие длинным хвостом и дожившие до конца юры. Во-вторых, – короткохвостые птеродактили (*Pterodactyloidea*), жившие с поздней юры до конца мела, среди которых нередко крупные формы с размахом крыльев до 10 м и более.

Птицы (класс *Aves*), по сути дела, – высоко специализированные представители рептилий подкласса архозавров. Как показывают постепенно накапливающиеся палеонтологические материалы, эволюционные преобразования текодонтов (псевдозухий) и мелких тероподных динозавров с выработкой перьевого покрова и других особенностей организации, характерных для птиц, шли «широким фронтом», что мешает уверенно отграничить класс птиц. Совершенная «птичья» организация тела и способность к настоящему полету, по-видимому, независимо сформировались в двух ветвях, поэтому в современной системе класс птиц оказывается дифилетичным. Подкласс ящерохвостых (*Saururae*) – это потомки юрских теропод, а именно, археоптерикс (*Archaeopteryx*) и достаточно богатая, широко распространенная фауна энантиорнисов («противоптиц», *Enantiornithes*), исчезнувших в конце мела. Они по многим признакам сходны с археоптериксом, но отличаются от современных птиц. Второй подкласс – веерохвостые (*Ornithurae*) – включает всех современных птиц и ряд вымерших групп, начиная с нижнего мела. Эта ветвь, по-видимому, произошла в самом начале мезозоя от текодонтов (псевдозухий), о чем позволяют судить находки триасового текодонта, протоависа (*Protoavis*), едва ли способного к полету, но имевшего объемистую мозговую капсулу и множество черт сходства с современными птицами.

Среди настоящих птиц различают 2 крупных подразделения, известных уже с нижнего мела, – палеогнат (*Paleognathae*) и неогнат (*Neognathae*). Возможно, они отражают не разные ветви эволюции (т. е. клады), а разные уровни совершенства (т. е. грады). Тогда палеогнаты, представленные в современной фауне четырьмя отрядами бескилевых (*Ratitae*) и тинаму (отряд *Tinamiformes*), сохраняют более низкий уровень и не могут считаться монофилетическим таксоном. А неогнаты воплощают более продвинутое состояние, возникавшее неоднократно и независимо, и поэтому они также не образуют единого таксона. Теперь общепризнано, что курообразные (отряд *Galliformes*) и гусеобразные птицы (*Anseriformes*) приобрели неогнатное состояние совместно и могут быть под именем надотряда *Galloanseres* противопоставлены остальным неогнатным птицам, объединяемым в надотряд *Neoaves*.

Млекопитающие (класс *Mammalia*) венчают собой эволюционную историю особого подкласса рептилий – синапсид, или тероморф (*Synapsida*, s. *Theromorpha*). Она началась еще в середине карбона, когда возникла группа пеликозавров (*Pelycosauria*), просуществовавшая до верхней перми. Среди пеликозавров различают две группы крупных

хищников – более примитивных офиакодонтных и более продвинутых сфенакодонтных (Sphenacodontia) – и растительноядных эдафозавров. Зверообразные рептилии, или терапсиды (Therapsida) появились в раннем карбоне, видимо, как потомки сфенокодонтных пеликозавров. Позже среди них выделяют растительноядных аномодонтов и хищных зверозубых, или териодонтов (Theriodontia). Из аномодонтов нужно упомянуть дицинодонтов (Dicynodontia, что значит – двухклыковые), в зубной системе которых резко доминирует пара верхних клыков, вплоть до полной редукции остальных зубов; спереди челюсти, видимо, были одеты роговыми чехлами.

Среди териодонтов на протяжении верхней перми известны горгонопсы (Gorgonopsia), хищники (у *Inostrancevia* череп был длиной до 50 см) с сильно выступающими нижними клыками. Еще одна группа хищных териодонтов, живших в конце перми и в начале триаса, это тероцефалы (Therocephalia). Цинодонты (Cynodontia), наиболее перспективная группа териодонтов, появились также в конце перми, а в начале триаса они вытеснили и горгонопсов, и тероцефалов. К продвинутым цинодонтам относятся циногнаты (Cynognathidae), очень серьезные хищники; например, у *Cynognathus* череп достигал 75 см. Следует также упомянуть растительноядных териодонтов семейства тритилодонтид (Tritylodontidae), семейство хиникводонтид (Chiniquodontidae), представитель которого *Probainognathus* оказался носителем важных преобразований на пути к млекопитающим. То же касается и диартрогната (*Diarthrognathus*) из семейства трителодонтов (Tritelodontidae = Ictidosauria).

Самые ранние млекопитающие известны из позднего триаса и ранней юры. В постепенные преобразования организации териодонтов по направлению к морфофункциональной специфике млекопитающих были вовлечены многие параллельные эволюционные ветви, что позволяет говорить о широком процессе маммализации. В этих условиях трудно уверенно отделить класс млекопитающих от зверообразных рептилий. Граница установлена условно – как момент перехода на дифиодонтию, т. е. двусменность зубной системы. В триасе млекопитающие разделились на две крупные ветви – первозверей (Prototheria) и зверей (Theria). В составе первой из них различают 4 отряда, 3 из которых вымерли (это юрские Docodonta, меловые Triconodonta и Multituberculata), а к четвертому относятся современные однопроходные (Monotremata). Из териевого ствола уже в меловое время выделились две ветви – Metatheria, куда относятся сумчатые (Marsupialia), и Eutheria – плацентарные.

КОЖНЫЕ ПОКРОВЫ

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

Обзор строения кожных покровов хордовых

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

У оболочников клетки эпидермиса выделяют полисахарид (близкий по составу к клетчатке растительных клеток; это уникальный случай среди хордовых). Из него формируется прочная оболочка, туника, в связи с чем этот материал назван туницином. Клетки кожи выселяются внутрь туники, благодаря она может иметь сложную внутреннюю структуру и разнообразный наружный рельеф.

У бесчелюстных, как и у всех остальных позвоночных, имеется многослойный эпидермис, в котором разбросаны одноклеточные железы нескольких категорий. У миксин их настолько много, что эпидермис превращен в сплошной слизистый слой – *stratum mucosum*. Кориум содержит слои коллагеновых волокон. У вымерших щитковых были развиты твердые образования кориума. У миноги пигментные клетки не проникают внутрь кожи, а образуют сплошной слой, подстилающий ее изнутри.

У рыб клетки эпидермиса еще более разнообразны. Они постепенно изменяются, перемещаясь от самого глубокого росткового слоя к поверхности; здесь многие из них некоторое время остаются живыми в роли уплощенных кроющих клеток, а затем гибнут и отпадают. Часть клеток преобразуется в одноклеточные железы – слизистые и серозные (белковые), в том числе, ядовитые. Встречаются скопления одноклеточных желез, напоминающие сложные железы тетрапод (ядовитые железы, светящиеся органы). Известны случаи ороговения эпидермиса (например, у илистого прыгуна). В кориуме четко выражены слои коллагеновых волокон, имеются пигментные клетки и твердые образования – чешуи, которые у представителей относительно примитивных групп формируются при участии эпидермиса.

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

изобилии многоклеточные, сложные железы в виде ампул с двухслойными стенками; внутренний слой секреторный, внешний – мышечный.

Кориум большинства современных амфибий свободен от твердых образований. Возможно, кожные чешуи утрачены из-за необходимости кожного дыхания; оно компенсирует недостаточную эффективность легочного дыхания, обусловленную отсутствием грудной клетки. Остатки чешуй известны у безногих амфибий – червяг. Здесь они представлены специфическими мелкими пластинками в кольцевых складках кожи. Некоторые из древних примитивных амфибий, стегоцефалов, обладали так называемыми брюшными ребрами – вытянутыми покровными окостенениями на вентральной стороне туловища, возникшими в результате слияния чешуй рыбообразных предков. Коллагеновые волокна расположены в кориуме современных амфибий четкими слоями.

У рептилий под влиянием требований защиты и благодаря снятию необходимости кожного дыхания (в связи с установлением реберного дыхания) наступило мощное ороговение эпидермиса. По мере накопления кератина в клетках они переходят из росткового слоя (*stratum germinativum*, слоя пролиферации, самого глубокого) в зернистый слой (*str. granulosum*), далее в блестящий (*str. lucidum*), промежуточный (*str. intermedium*, это слой линьки толщиной в одну клетку) и, наконец, роговой (*str. corneum*). Слой линьки может отсутствовать, например, у черепах, и тогда ороговевшие клетки не сбрасываются периодически, а пожизненно накапливаются в виде толстого пласта. У обладателей слоя линьки последний не отщепляется от нижележащего, а разрушается, оставляя на его поверхности полуороговевшие внутриклеточные структуры. Кожные железы рептилий секреторируют жирный или даже сухой (порошкообразный) материал; желез, выделяющих водные растворы, как у амфибий, у них нет.

Кориум образован слоями коллагеновых волокон; нередко имеются остеодермы – вторичные кожные окостенения, более молодые, нежели рыбы кожные чешуи (у черепах, крокодилов, многих ящериц). Брюшные ребра гаттерии и крокодилов, как и у стегоцефалов, – производные чешуй рыбообразных предков. То же относится к брюшному щиту панциря черепах (пластрону).

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

Для эпидермиса млекопитающих специфичны присутствие чисто роговых придатков – волос, происхождение которых неясно, а также богатство кожными железами – сальными и потовыми двух типов.

Встречается сплошной роговой покров (чешуи, копыта, чехлы рогов у полорогих). В кориуме коллагеновые волокна хаотически переплетены.

Кожные железы позвоночных

Одноклеточные кожные железы характерны для круглоротых, рыб и личинок амфибий. Среди них различают слизистые и белковые (ядовитые, сигнальные). В стенках ротовой полости имеются одноклеточные слюнные железы. У рыб встречаются скопления одноклеточных желез. Это так называемые слизистые мешки, ядовитые железы, светящиеся органы. Последние бывают снабжены дополнительными образованиями – линзами, а также рефлекторами с темным пигментом и гуанином. Встречаются светящиеся органы без выводного протока, перерабатывающие секрет по замкнутому циклу.

У тетрапод различаются две категории кожных желез. Хотя их названия отражают второстепенное обстоятельство, количество пластов секреторных клеток, взаимные отличия этих категорий носят принципиальный характер.

1. Железы с одним пластом секреторных клеток, моноптихиальные, выделяют водные растворы. Они представляют собой результат конденсации и преобразования одноклеточных желез рыб в связи с ороговением кожи, которое препятствует их опорожнению. В целом эти железы двухслойны, поскольку снаружи от секреторного слоя располагается мускульный. Он состоит из миоэпителиальных клеток, также производных эктодермы.

2. Полиптихиальные железы, в которых секреторные клетки расположены в несколько пластов, характерны только для амниот, не выделяют водных растворов и не связаны с одноклеточными железами рыб. Возникли они, по-видимому, вследствие видоизменения процесса ороговения.

Моноптихиальные железы среди тетрапод присущи лишь амфибиям и млекопитающим. Слизистые железы амфибий – мерокриновые (т. е. секретируют за счет фильтрации через мембраны), они необходимы в связи с кожным дыханием. Зернистые железы выделяют белковый секрет. Среди них есть ядовитые (голокриновые, их секреция однократна, поскольку сопряжена с полным перерождением и распадом клеток), а также клейкие железы. Потовые железы млекопитающих подразделяются на две категории. Особенно интересны А-железы (апокриновые). Эти трубчатые железы открываются в волосяные сумки, реагируют на адреналин. Секреторные клетки далеко вдаются в просвет трубки, при секреции отшнуровывают капельки протоплазмы, в этом состоит специфика апокриновой секреции. Поэтому секрет А-желез богат по составу, может содержать даже жироподобные вещества. Примеры: красноватый пот бегемота, жиропот овец (с ланолином), "мыло" лошадей

(оно содержит белки, поэтому его использование для терморегуляции расточительно). Белки апокринового пота, разлагаясь бактериями-симбионтами в волосяных сумках, дают пахучие вещества. Неповторимый набор белков и специфичная микрофлора обеспечивают строго индивидуальный запах.

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

Млечные железы относятся к этой же категории. У однопроходных они связаны с волосами на млечных полях (сосков нет). У сумчатых волосы закладываются, затем исчезают, у плацентарных – даже не закладываются.

Первоначальный зачаток соска в процессе развития выглядит как утолщение эктодермы, внедряющееся в глубину кориума и окруженное кожным валиком – так называемый сосковый карман. Различают два типа сосков – эверсионный (вывернутый), или истинный, возникающий из ткани кармана, и пролиферационный, или ложный, который формируется за счет размножения клеток валика. У человека, многих грызунов и хищных сосок развивается лишь из центральной части соскового кармана, а его периферия превращается в окружающее сосок красное пятно – *areola mammaria*.

У сумчатых сосков 4 ряда, до 25 штук – у *Monodelphys* (среди них один оказывается непарным, центральным, поскольку ряды сближаются по направлению назад), у коалы – всего один. Известна лактация у самцов. Максимальное число сосков среди плацентарных, где они расположены в 2 ряда, – у тенреков – до 11 пар.

Потовые E-железы (экринные) открываются в коже независимо от волос, реагируют на ацетилхолин. Их секреторные клетки не вдаются в просвет железы, эккриновая секреция осуществляется за счет фильтрации через мембраны. Эти железы распространены более узко, чем A-железы, на безволосых частях (например, на подошвах у кошек и собак). У человека доминируют по всему телу, используются для терморегуляции, поскольку выделяют "дешевый" пот – без белков (он содержит электролиты и мочевины).

Полиптериальные железы (преимущественно голокриновые) – единственные, которые присущи зауропсидам. К этой категории принадлежат бедренные поры ящериц, "мускусная" железа на нижней челюсти крокодила, его парные спинные и "анальные" железы, "анальные" железы гаттерии, копчиковая железа птиц, серные железы в ушах куриных. Пудретки цапель (или порошкообразный пух, рассыпающийся в пудру), размещенные на туловище несколькими компактными группами, как бы образуют переход от ороговения к секреции, помогают поверить в близость этих процессов. У

млекопитающих также известны переходы между ороговением и секрецией. Например, сухой секрет выделяет препуциальная железа у ласки. Кроме голокриновой секреции встречается мерокриновая, например, в некоторых железах окружающих у хищников семейство псовых анальное отверстие (циркуманальных железах). Сначала группа клеток осуществляет гепатоидную секрецию (секрет фильтруется в межклетники, в связи с чем железа принимает сетчатый характер, грубо напоминая печень), потом клетки переполняются секретом и распадаются, как это характерно для голокриновой секреции.

Сальные железы млекопитающих, как правило, открываются в волосяные сумки глубже апокриновых потовых желез. Они дают вещество для смазки кожи и волос, поддерживающее эластичность кератина (пластификатор), а также фиксатор для пахучих меток, замедляющий испарение их летучих компонентов (возникающих при разложении апокринового пота). Примерами скопления таких желез могут служить характерная для многих жвачных предглазничная железа или "фиалковая" железа лисицы, расположенная над основанием хвоста. Чисто полиптихиальными железами считаются боковые пахучие железы грызунов (хомяков, полевок, леммингов), у которых волосы в области железистых полей могут выпадать. Для некоторых полиптихиальных желез связь с волосами вообще не доказана, например, в местах перехода к слизистой оболочке (на веках, на губах, препуциальные железы).

Твердые образования кориума

Прежде всего, представляют интерес материалы этих образований, такие как дентин, эмаль, ганоин, космин и т. д.

Дентин (*substantia eburnea*; *eburn* – слоновая кость), как правило, встречается в стенках образованных им зубчиков или конусов. Откладывающие его клетки-одонтобласты выстилают поверхность внутренней полости, так называемой пульпарной (пульпа – это мякоть, содержащая, помимо одонтобластов, также нервы и кровеносные сосуды); в дентин замуровываются только отростки этих клеток, располагаясь в соответствующих канальцах. В ортодентине канальцы параллельны, а в остеодентине – ветвятся.

Эмаль (*substantia adamantina*) канальцев не имеет, состоит из правильно упакованных кристаллов гидроксиапатита ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6((\text{OH})_2)$), промежутки между которыми заполнены длинными молекулами, близкими к кератину. Эмаль – это продукт деятельности базального слоя клеток эпидермиса ("эмалевого органа"). Бытовало мнение, будто эмаль встречается только в зубах у амниот, тогда как у анимний эмалеподобный материал, лишенный канальцев, считали продуктом деятельности одонтобластов, расположенных в мезодермальном слое кожи – кориуме. Его называли двояко: дуродентином (твердым дентином) или же

витродентином (стекловидным дентином) в зависимости от степени прозрачности, которая определяется способом упаковки кристаллов. Но в сравнительно недавнее время выявлено несколько случаев, в которых речь скорее должна идти об эмали. Упомянем конодонтов (рис. 1), у которых концентрические слои материала коронки однозначно свидетельствуют о наружном характере прироста, затем, костистых рыб, у которых покров оснований коронок зубов неожиданно контрастно отделяется на шлифах от более глубокого дентина.

Ганоин – слоистый покров из дуродентина, плоский и блестящий.

Космин – это дентин сложной макроскопической структуры, возникающий в результате тесного соседства и даже слияния плоских дентиновых зубчиков; их присутствие выдает слой пульпарных полостей с пучками расходящихся канальцев.

Аспидин – специфичный для ископаемых бесчелюстных твердый костеподобный материал, в котором нет ни замурованных клеток, ни канальцев.

Кость – твердый материал, в который замуровываются образовательные клетки-остеобласты, превращаясь в остециты. В чешуях встречается кость двух типов: слоистый, более прочный изопедин, сравнительно бедный остеocytes, и спонгиоза, губчатая кость, заключающая множество каналов и полостей.

Зубные элементы конодонтов



Рис. 1. Конодонтный элемент – зубная пластинка позвоночных неясного систематического положения (поздний кембрий – карбон)

Конодонтные элементы (рис. 1) составлены из двух главных частей: верхней – коронки и нижней – базального тела. Материал коронки по своей микроструктуре на микрошлифах неотличим от эмали. Материал базального тела варьирует – это и дентин, и кальцифицированный хрящ. В коронках встречаются включения «белого вещества», замурованными клетками напоминающего кость. В обеих частях ясно различимы слои, зарегистрировавшая стадии их поверхностного прироста – коронок сверху, а базального тела – снизу. Попытка расшифровать эти следы в терминах реального процесса роста

наталкивается на загадку (которая почему-то не отмечена авторами оригинальных работ). Поверхность коронок несет фасетки износа, подтверждающие использование этих элементов в качестве зубов, соответствующие следы обнаружены даже на глубоких слоях, закрытых

более новым материалом. Таким образом, коронки одновременно открыты для обработки внешних объектов и прикрыты живой тканью, откладывающей на поверхности новые слои (в режиме работы мантии раковинных моллюсков?).

Плакоидная чешуя и ее развитие

Этот тип чешуи распространен у эласмобранхий, т. е. акул и скатов. Она состоит из типичного дентинового конуса с колпачком из дуродентина на вершине и внутренней полостью, заполненной пульпой; основание чешуи в толще кориума образует параллельная поверхности кожи пластинка, соединенная с конусом полой шейкой. Развитие плакоидной чешуи (рис. 2) начинается с формирования эмалевого органа из базального слоя клеток эпидермиса путем его значительного утолщения. Клетки видоизменяются, – приобретают столбчатую форму и увеличивают зону взаимного контакта, что позволяет им контролировать форму образованного ими пласта, определяющего конфигурацию будущей чешуи. Эмалевый орган как бы формирует ее модель, лепит литейную форму. Кроме того, он оказывает индуцирующее влияние на подстилающий кориум, привлекая клетки-одонтобласты. Но сам эмали не откладывает. Образование дентинового конуса, начиная с самого поверхностного слоя, т. е. с дуродентина. Построенную эмалевым органом модель одонтобласты заполняют твердым материалом, тем самым увековечивая форму. За дентиновым конусом следует образование шейки и в последнюю очередь – базальной пластинки – в результате самопроизвольного выстраивания одонтобластов в два плоских слоя (дентин откладывается между ними).

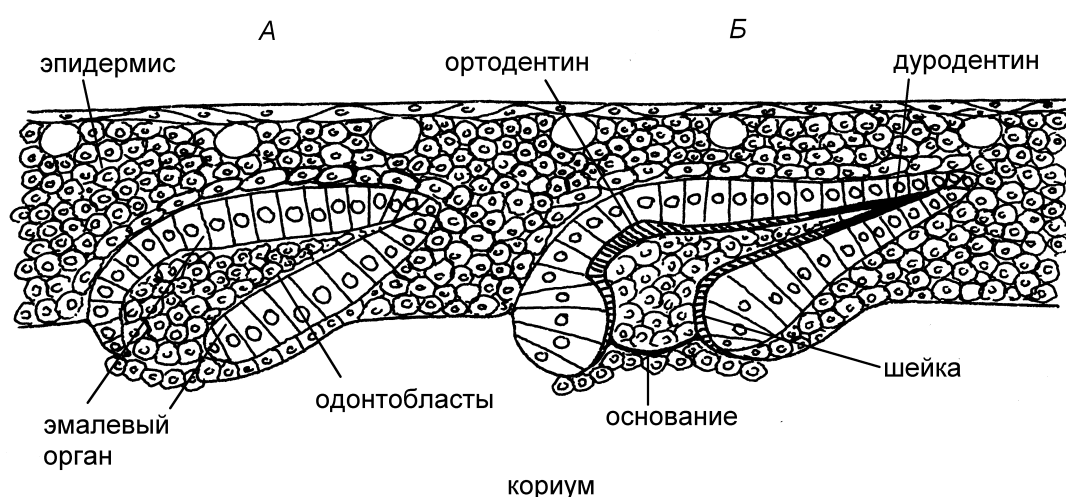


Рис. 2. Стадии развития плакоидной чешуи у эмбриона катрана (*Squalus acanthias*): А — формирование пространственной модели дентинового конуса; Б — откладка дентина, формирование шейки

Обзор строения чешуи у костных рыб

Ганоидная чешуя (рис. 3, А) характерна для акантодий и костных рыб подкласса лучеперых (Actinopterygii) – многочисленных вымерших (прежде всего, палеонисков), костных ганоидов (в частности, одного из двух современных родов – панцирных щук *Lepisosteus*), многоперых. Как правило относительно толстые чешуи ромбической формы соприкасаются и даже сочленяются между собой. Совместно образуя панцирь, прочный, но недостаточно гибкий (например, у многопера *Polypterus*). Снаружи чешуя облицована блестящим покровом ганоина, под ним лежат слой пульпарных полостей (космин, может отсутствовать) и базальная пластинка изопедина. Благодаря слоистой структуре ганоина и изопедина чешуя напоминает сплюснутую луковицу. Известны две разновидности ганоидных чешуй: палеонискоидная, имеющая полный состав и более широко распространенная, и лепистеоидная, без космина – у панцирных щук (*Lepisosteus*). Как правило, имеются дополнительные тонкие поверхностные шипики.

Космоидная чешуя (рис. 3, Б) характерна только для костных рыб подкласса мясистолапастных (Sarcopterygii) – вымерших кистеперых и двоякодышащих рыб (у латимерии и современных двоякодышащих сильно изменена). Самый глубокий слой в пластинке космоидной чешуи – изопедин, средний слой – губчатая кость и, наконец, поверхность чешуи облицована космином – "паркетом" из приплюснутых дентиновых зубчиков, между которыми располагались специфические колбовидные полости, открывавшиеся наружу порами, предположительно – электрорецепторы.

Чисто костная чешуя возникла в эволюции двумя различными путями: во-первых, в результате редукции космина, как у современных двоякодышащих рыб – протоптера и лепидосирена (у неоцератода и латимерии в чешуе различимы остатки космина), во-вторых, в результате редукции ганоина – у лучеперых ("ганоидная" чешуя на хвостовом стебле осетровых, давшая повод присвоить им имя хрящевых ганоидов, на самом

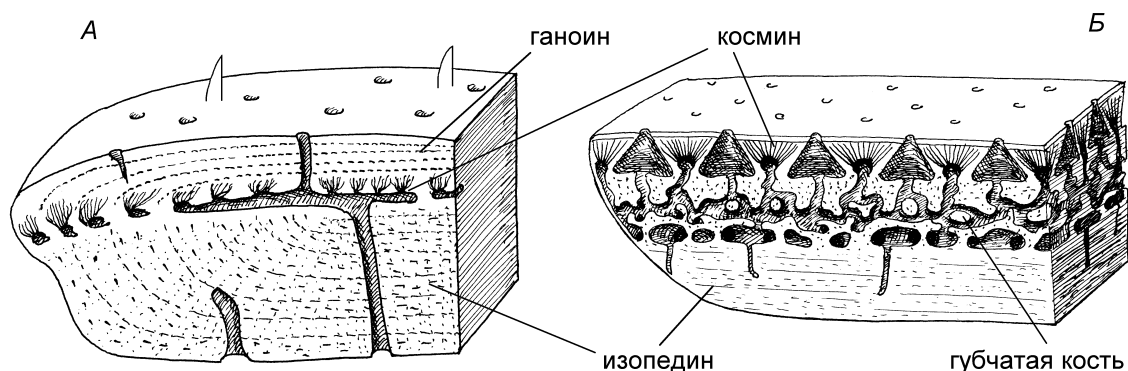


Рис. 3. Типы чешуи примитивных костных рыб: А — ганоидная; Б — космоидная

деле ганоина не имеет). Тонкую, чисто изопединовую – эласмоидную (т. е. пластинчатую) – чешую костистых рыб подразделяют на две категории – циклоидную (округлую) и ктеноидную (с гребнем из зубчиков, выступающих за пределы эпидермиса).

Происхождение костных чешуй: теория Гудрича

В основе теории, опубликованной почти 100 лет назад (1908 г.), лежат две исходные гипотезы: во-первых, что плакоидная чешуя представляет собой элементарный, первичный тип чешуи, во-вторых, что в глубине кориума независимо от дентиновых компонентов сформировались "костные островки", послужившие источником костного компонента более сложных чешуй. Далее, по предположению Гудрича, эволюция этих чешуй могла идти различными путями, хотя в любом случае костные островки срастались, формируя более крупные пластинки. Уплотнение дентиновых зубцов и прирастание их к базальной костной пластинке вело к образованию космоидной чешуи. Если получившаяся чешуя погружалась в кориум, так что зона контакта кориума и эпидермиса смыкалась над ней, она могла стать источником твердого материала (тогда его считали эмалью), который наслаивался сверху сплошными слоями ганоина. Поверх него прирастал новый набор дентиновых зубчиков (редких и тонких), формировалась палеонискоидная ганоидная чешуя. Погружение могло наступать и на более ранних стадиях, при недоразвитии дентиновых зубцов, тогда выпадал слой космина и образовалась лепидостеоидная ганоидная чешуя.

Лепидомориальная теория

Предложена в 1962 г. Э.Стеншио и Т.Орвигом на материале палеозойских акул семейства Edestidae. У них обнаружены мелкие кожные чешуи комплексного строения, которые авторы назвали лепидомориями (буквально – элементарными чешуями; рис. 4 А). Эти находки были детально изучены по шлифам. Лепидоморий включает дентиновый конус (судя по отверстиям, с хорошо кровоснабжаемой пульпой) и основание из настоящей кости. Помимо единичных, свободных лепидомориев, обнаружены два типа комплексных чешуй, которые ясно свидетельствуют о существовании двух способов их взаимного срастания. В одном случае все компоненты комплекса различны по размерам, толщине стенок и конфигурации, их пульпарные полости разделены (рис. 4 Б). Самый мелкий дентиновый конус имеет относительно толстые и полностью сформированные стенки, а остальные более тонкостенны (т. е. они моложе), крупнее первого (формировались в коже подросшей рыбы) и неполны (испытывали пространственные помехи во стороны сформированных ранее). Нетрудно представить себе, что по мере роста рыбы первый лепидоморий дополнялся новыми, прираставшими по

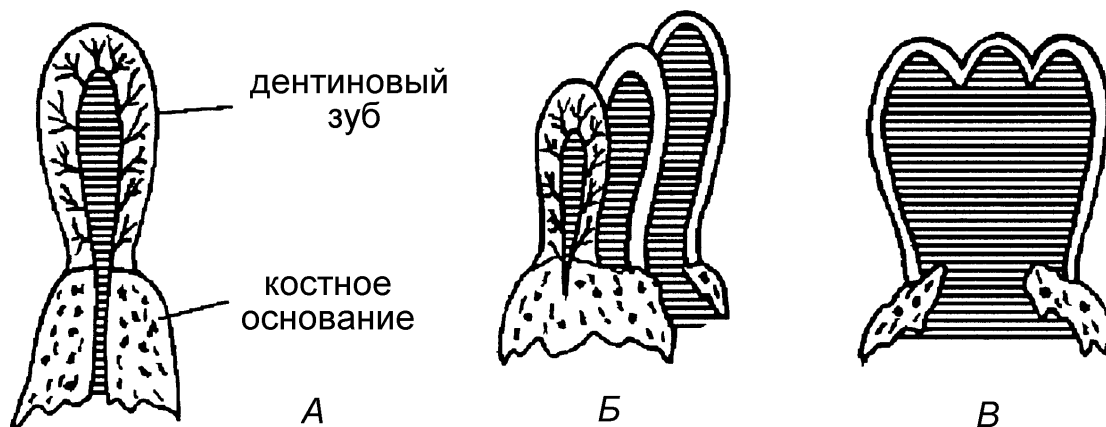


Рис. 4. Фактические предпосылки лепидомориальной теории: А — единичный лепидоморий; Б — схема формирования цикломориальной чешуи; В — схема формирования синхромориальной чешуи

периметру. Такой способ назван **цикломориальным**, как и возникшие в его помощью комплексные чешуи, пожизненно нарастающие по периметру (космоидная, ганоидная и их производные).

При другом способе (рис 4 В) ни один дентиновый конус в комплексе не имеет замкнутой полости, все они равны по величине, по толщине стенок, а значит — и по возрасту. Такое объединение одновременно сформированных лепидомориев названо **синхромориальной** чешуей. К этой категории относится лишь один из известных типов чешуи — плакоидная чешуя современных акул и скатов. По данным Э. Стеншьо и Т. Орвига для гренландских вымерших акул, плакоидная чешуя не сформировалась на теле постепенно в результате преобразования предшествовавшей цикломорильной чешуи типа космоидной, а перемежалась с ней, пока не вытеснила полностью под конец пермского периода. Похоже, что плакоидные чешуи сформировались на челюстях в качестве зубов, поскольку именно здесь выгодна их синхромориальность, вернее, сопутствующий ей одноразовый, сменный характер. Он обеспечивает как увеличение размеров зубов в течение жизни и, так и обновление острых вершин, компенсацию износа. Исчезновение с поверхности тела цикломориальных чешуй (имевших костное основание), возможно, стало следствием облегчения, достигнутого ценой утраты костной ткани.

В 1967 г. Орвиг ввел для дентинового зубца различной конкретной формы (вплоть до плавникового шипа акул) понятие **одонтода**, которое оказалось вполне востребованным, но получило неоднозначное толкование. Сам Орвиг толковал одонтод как модельную морфогенетическую единицу, эквивалентную нерастущей чешуе какого-либо позвоночного. Но другие авторы приравнивали одонтоды нерастущим зубам позвоночных и даже растущим за счет наслоения эмали зубцам конодонтов.

Твердые образования кожи бесчелюстных

Одну из самых ранних находок остатков позвоночных составляют фрагменты кожного панциря *Anatolepis* (рис. 5 А), известного начиная с позднего кембрия. Это апатитовые пластиночки размером до 2 мм и толщиной 60–100 мкм. Они образованы множеством тончайших слоев, параллельных поверхности, и пронизаны тонкими вертикальными порами. В эту пластинку вкраплены уплощенные дентиновые зубчики – одонтоды – до 150 мкм длиной с пульпарной полостью и венчиком расходящихся из нее канальцев. Отдельные **одонтоды** анатолеписа, в частности, острые шипики очень похожи на чешуи телодонтов (см. ниже) и даже плакоидные чешуи современных хрящевых рыб.

В нижнем ордовике обнаружены одиночные мелкие зубчики из ортодентина приписываемые телодонту *Palaeodus* (рис. 5 Б) из подкласса *Thelodontia* класса *Pteraspidomorphi*. У *Thelodus laevis* (рис. 5 В), более позднего представителя телодонтов, чешуи билатерально симметричны, ромбовидны в плане. На продольном шлифе, проходящем перпендикулярно поверхности кожи, обнаруживаются базальные придатки. Они состоят из весьма гомогенного материала, не имеющего ни замурованных клеток, ни канальцев – это так называемый аспидин. У представителей другого подкласса, *Heterostraci*, (например, у *Tolipelepis* из верхнего силура – рис. 5 Г) на шлифе пластинки (щитка) видна комбинация ажурной, ячеистой конструкции из бесклеточного аспидина и дентиновых зубчиков, инкрустирующих ее поверхностный слой. Активно дискутировался вопрос о филогенетических отношениях мелких чешуй или пластинок (тессер), с одной стороны, и сплошного панциря, с другой. Какой процесс был первичным – слияние тессер в панцирь или же наоборот, распад сплошного панциря на фрагменты? Значительно вероятнее первый вариант, поскольку постепенное формирование панциря неизбежно воспроизводится в онтогенезе; к тому же сплошной панцирь жестко препятствует росту и потому может возникнуть только после его завершения. На рисунке 5 Д показан вариант щитка гетерострак с более толстой аспидиновой арматурой, а на рисунке 5 Е понятен путь к приобретению материалом щитка губчатой природы.

У костнощитковых (подкласс *Osteostraci* класса *Cephalaspidomorphi*, рис. 5 Ж) типичного дентина почти нет. На поверхности панциря, образованного цельным крупным щитом, располагается так называемый мезодентин с дуродентином. Глубже лежит слой губчатой кости с замурованными клетками остеоцитами. В нем различимы каналы (по Стеншио, слизевые; вероятно, это электрорецепторы или же сейсмодатчики боковой линии). Самая глубокая зона – своеобразно структурированный материал, напоминающий фанеру из перекрещенных слоев обызвествленных коллагеновых волокон.

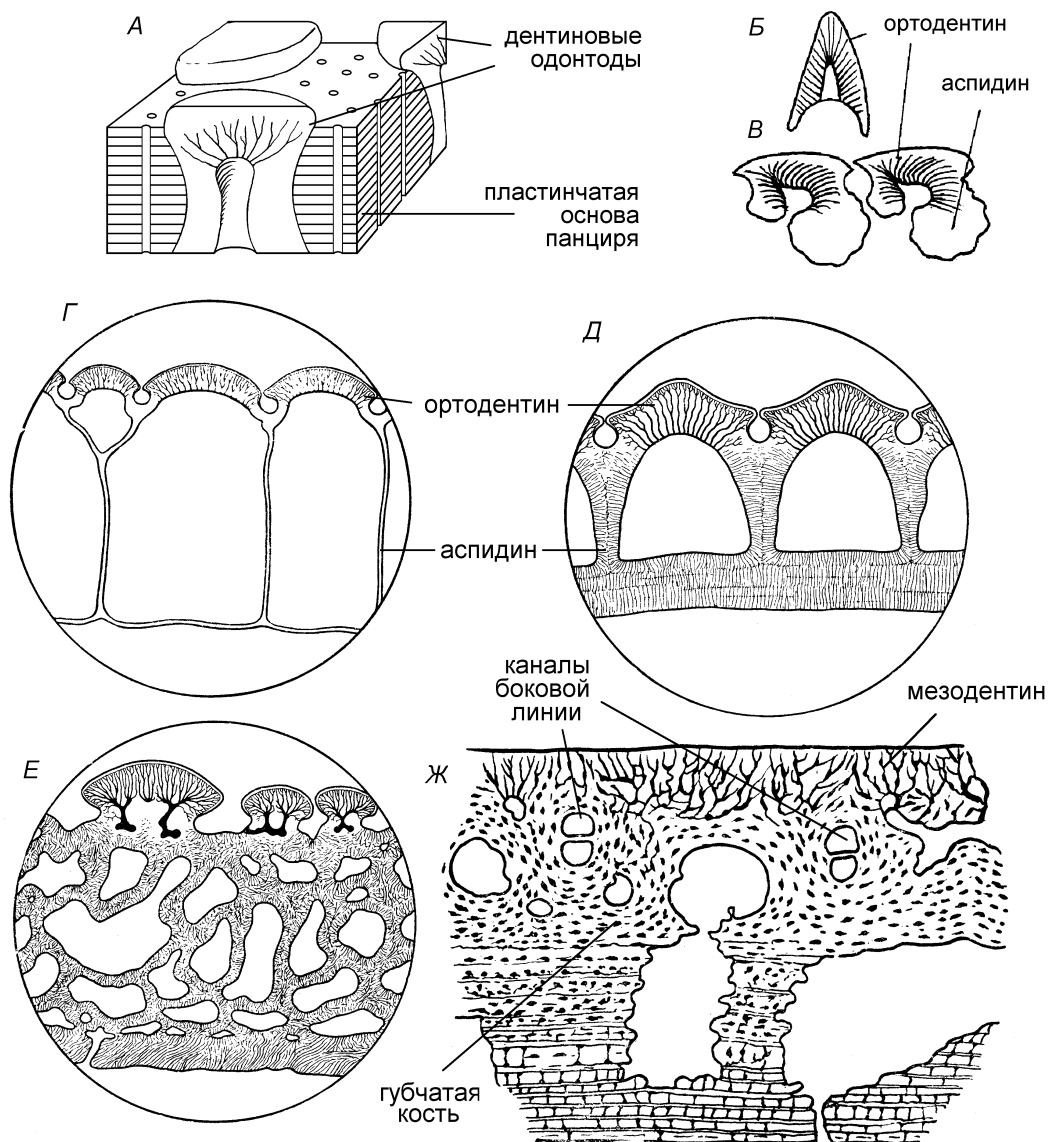


Рис. 5. Твердые образования кориума вымерших бесчелюстных (Agnatha): А — *Anatolepis*; Б — *Palaeodus*; В — *Thelodus laevis*; Г — *Tolipelepis undulata*; Д — *Anglaspis macculoughi* Е — *Kallotracon padura*; Ж — *Tremataspis mammillata*, представитель костнощитковых (Osteostraci); А - фрагмент панциря (схема, по Smith, с изменениями), Б-Ж - шлифы, перпендикулярные поверхности кожи (из Обручева)

Твердые образования эпидермиса

Всегда только роговые (если не считать эмали, которая обсуждалась выше). Они состоят из кератогиалина (или кератина) – белка, богатого серой. Известны мнения, что первичная роль ороговения состоит в освобождении от избытка серы путем ее депонирования.

Некоторые примеры ороговения встречаются уже у низших позвоночных. У круглоротых имеются роговые зубцы и пластинки на внутренней стороне присасывательной воронки и переднем конце языка. Среди рыб хорошо известен роговой жерновок в глотке карповых. Он

прикреплен снизу к костному отростку, продолжающему назад нижнюю поверхность мозговой капсулы, и противостоит мощным нижним глоточным зубам, которые перетирают на нем кормовые объекты. Встречается ороговение наружных покровов, например, один слой роговых клеток покрывает кожу илистого прыгуна. Такое же однослойное ороговение кожи характерно для амфибий после метаморфоза (изредка слоев больше, например, у жаб и исполинской саламандры).

Многослойным ороговевшим эпидермисом отличается, как отмечено выше, кожа амниот. Принято говорить о характерном для рептилий покрове из роговых чешуй, однако при этом полезно иметь в виду, что у ящериц и змей они образованы не только роговым слоем и не только эпидермисом, но также и кориумом, т. е. всей кожей, благодаря тому, что она гофрирована в двух направлениях ради эластичности.

Внешняя облицовка кожи элементами разрушившихся клеток слоя линьки нашла интересное развитие на вентральных поверхностях пальцев у многих ящериц (прежде всего, гекконов), способных уверенно держаться на гладких поверхностях с любой ориентацией. Полагают, что гекконы используют межъядерные (ван дер Ваальсовы) силы притяжения, действующие лишь на предельно малых дистанциях (так слипаются два полированных стекла). Соответствующие участки кожи гекконов покрыты густой щеткой из тончайших волосков. Например, у токи (*Gecko gecko*; по данным Отема с соавторами, 2000) на пальцах одной стопы располагается примерно полмиллиона кератиновых щетинок в десятую долю толщины человеческого волоса. На конце каждая делится на сотни ветвей, которые оканчиваются лопаточками 0,2–0,5 мкм в поперечнике (это масштаб клеточных органелл). Покрытая щеткой кожа покоится на жидкой подушке, ибо подстилается венозными лакунами. Эти особенности позволяют коже идеально приспособливаться к характеру поверхности субстрата и достигать необходимой плотности контакта с ним. Использование уникального механизма прикрепления предъявляет четкие требования к «локомоторному поведению» геккона. Он резко ставит конечность на субстрат, как бы вонзая щетинки, а затем чуть сдвигает ее параллельно поверхности, отчего натяжение всех щетинок, достигших контакта, суммируется. Снятие лапки с субстрата – особая задача, аналогичная отрыванию липучки. Она решается путем энергичного выгибания пальцев в тыльную (дорсальную) сторону, при котором каждый отклеивается последовательно, начиная с вершины.

Когти рептилий – это не просто колпачки, их верхняя стенка существенно утолщена и продольно сползает по мере роста для компенсации стирания на вершине.

Для рамфотеки – рогового покрова клюва птиц (рис. 6) – характерен любопытный механизм самозатачивания. В пределах одной генерации клеток эпидермиса, образующего внешний покров надклювья (кроющей

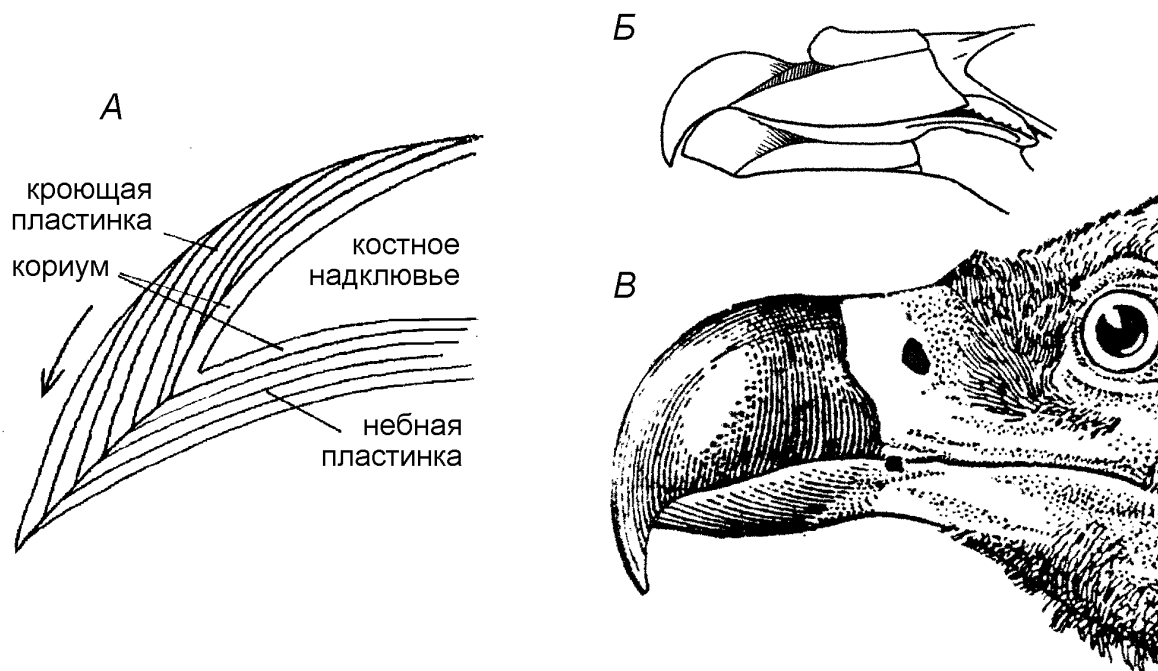


Рис. 6. Рамфотека птиц: А - Схема вертикального разреза клюва (стрелкой показано направление сползания короющей пластинки); Б – клюв глупыша (*Fulmarus glacialis*); В – клюв черного грифа (*Aegypius monachus*); Б, В – вид сбоку

пластинки эпитеки – рамфотеки верхней челюсти), механические связи значительно надежнее остальных, в связи с чем после ороговения эти клетки формируют прочный слой. Таким образом, короющая пластинка образована стопкой тонких листков с острым краем – как бы заготовленных лезвий. По мере роста эпитеки, свешиваясь над ее небной пластинкой, поверхностные листки отщепляются, обнажая следующие, свежие лезвия.

Постепенное сползание отрастающей рамфотеки может осуществляться либо по прямой, либо по дуге окружности, иначе не сохранялось бы ее соответствие конфигурации костного основания; в этом состоит причина правильности формы ее контура в профиль (у хищников, попугаев, вороны это дуга окружности). Надклювье неправильной формы не может иметь сплошной твердой рамфотеки. Например, у хищных птиц, сов, многих попугаев его основание прикрыто мягкой кожей – восковицей. У трубконосых рамфотека мозаична – она фактически составлена набором участков правильного профиля.

Перья птиц

Развитие пера начинается с выпячивания эпидермиса вместе с кориумом, как при развитии чешуи рептилий. Затем края возникшего таким образом сосочка погружаются, образуется камбиальный орган из

эпидермальных клеток в виде цветочного горшка с широким отверстием в дне. Его обширная полость заполнена мезодермальным сосочком с сосудами, питающими зачаток. В результате размножения клеток края горшка вытягиваются в двухслойную трубку. Внешний слой формирует чехлик пера, временно защищающий зачаток. Клетки внутреннего слоя выстраиваются в ряды, образуя бородки 1-го и 2-го порядка (последние сформированы рядами шириной в одну клетку).

В ходе развития контурного пера стержень лежит вдоль зачатка, а опахала свернуты в трубку. Ближе к основанию пера это сплошной пласт клеток в форме цилиндрической поверхности, в пределы которого со стороны вершины продвигаются щели, обособляя будущие бородки 1-го порядка. Как и бородки, эти щели ориентированы косо (как бы по спирали), и их вершины постепенно смещаются по окружности цилиндра в сторону стержня. Это движение может породить иллюзию противоположного перемещения клеток, можно даже прочесть о продольном росте бородок. На самом деле это не так: клетки движутся строго вдоль оси зачатка, а размножаются только в его основании. Мезодермальное сосочек в конце развития ороговевает и отмирает, превращаясь в душку пера.

Многообразие перьев (рис. 7). Пуховое перо представляет собой очин (ороговевший камбиальный зачаток) с бородками 1-го порядка по краю (рис. 7 А). В контурном пере край очина как бы сильно вытянут и свернут в трубку – так образуется стержень пера. Могут быть два одинаковых стержня, как у эму (рис. 7 Б), два неравных (главный и побочный), как у курообразных птиц (рис. 7 В), один – у голубей и большинства других птиц (рис. 7 Г).

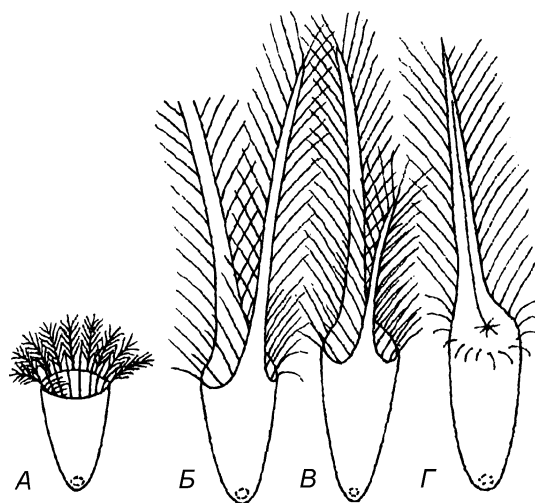


Рис. 7. Схемы разных вариантов строения пера: А — пуховое; Б—Г — контурные (бородки 2-го порядка не изображены): Б — эму, В — куриные, Г — большинство птиц

Волосы млекопитающих

Развитие волоса, в отличие от того, что известно о пере, не сопровождается выпячиванием эпидермиса. Оно начинается с образования в нем местного утолщения и погружения, внедрения эпидермального зачатка в кориум, роль которого остается весьма скромной: он образует очень маленький мезодермальное сосочек,

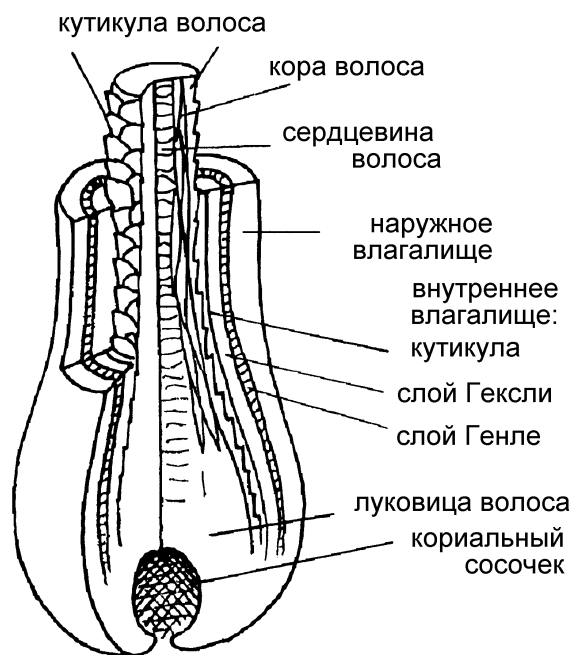


Рис. 8. Схема строения основания волоса и волосяного фолликула

оленей, особенно, у северного). Покров, выстилающий волосяную сумку, представляет собой непосредственное продолжение окружающего эпидермиса. Сумка содержит луковичку волоса и два охватывающих стержень волосяных влагалища цилиндрической формы. Луковичка волоса – это камбиальный орган, область размножения клеток. Внутреннее волосяное влагалище – производное наружных слоев клеток луковички – состоит из особого кератина, бедного серой. В нем различают три слоя, самый внутренний из которых – кутикула влагалища, конгруэнтная по рельефу с кутикулой волоса и плотно сцепленная с ней зубчиками. Кутикулу окружают слой Гексли и слой Генле – самый наружный. Ближе к поверхности кожи внутреннее влагалище разрушается (переваривается) бактериями-симбионтами, что облегчено особой природой кератина, из которого оно построено.

Наружное волосяное влагалище – глубокая часть волосяной сумки, образованная неороговевающим эпидермисом. Его живые клетки удерживают слой Генле (а с его помощью – весь волос) и своими амeboидными движениями перемещают, медленно выдвигая волос. Таким образом, существует специальное образование для фиксации волоса в коже, защищающее от механических нагрузок нежную камбиальную ткань, хотя эта фиксация и осложнена необходимостью постепенного выдвигания растущего волоса. В относительно поверхностный отрезок волосяной сумки (дистальнее внутреннего волосяного влагалища) открываются сальные и апокриновые потовые железы.

Происхождение волос остается неясным. Правда, проведены некоторые интересные сравнения, выдвинуты гипотезы. Маурер отмечает,

расположенный внутри волосяной луковички и питающий ее.

Строение волоса (рис. 8). Он составлен тремя слоями. Наружный – кутикула, толщиной в одну клетку; эти клетки плоски, обычно имеют сложную (притом видоспецифичную) форму и образуют зубчики-ступеньки, обращенные к вершине волоса. Под кутикулой лежит корковый слой из склеенных прочных длинных игольчатых клеток. В глубине располагается сердцевина – это рыхлые клетки, содержащие скопления пигмента, а нередко – и воздух (например, у

что волосы похожи на остатки органов боковой линии личинок амфибий, ороговевающие после метаморфоза; Лейдиг и ван Кампен заметили, что они похожи на кожные железы ящериц (бедренные поры); Прайс и Л. Плате указывают на их сходство с сенсиллами ящериц – волосовидными придатками чешуй; энтомолог Шаров нашел отпечаток шкуры мелкого птерозавра с волосовидными придатками, по-видимому, возникшими из чешуй.

Но волосы у млекопитающих образуют группы с промежутками, располагаясь как бы между существовавшими, но исчезнувшими чешуями. Отсюда вытекает вывод, что волосы альтернативны по отношению к чешуям. Об этом же свидетельствует разница в ходе эмбриогенеза волос и чешуй (первый начинается выпячиванием эпидермиса, второй – его погружением).

Когти, ногти, копыта

Компоненты типичного когтя – это когтевая пластинка и подошвенная пластинка, которые взаимодействуют между собой точно так же, как части рамфотеки надклювья птиц, включая механизм самозатачивания (см. рис. 6). У ногтя подошвенная пластинка мала. Копыто лошади (рис. 9) сложнее: его стрелка – это уже третий, дополнительный компонент, возникший за счет ороговения подушечки пальца.

Рога включают в свой состав два компонента. Во-первых, это окостенение кориума – остеодерма (*os cornu*), прирастающая к лобным костям, а во-вторых – производные эпидермиса. У парнокопытных встречаются следующие варианты рогов. Рог жирафов представляет собой маленькую, приросшую к черепу *os cornu*, покрытую обычной кожей с

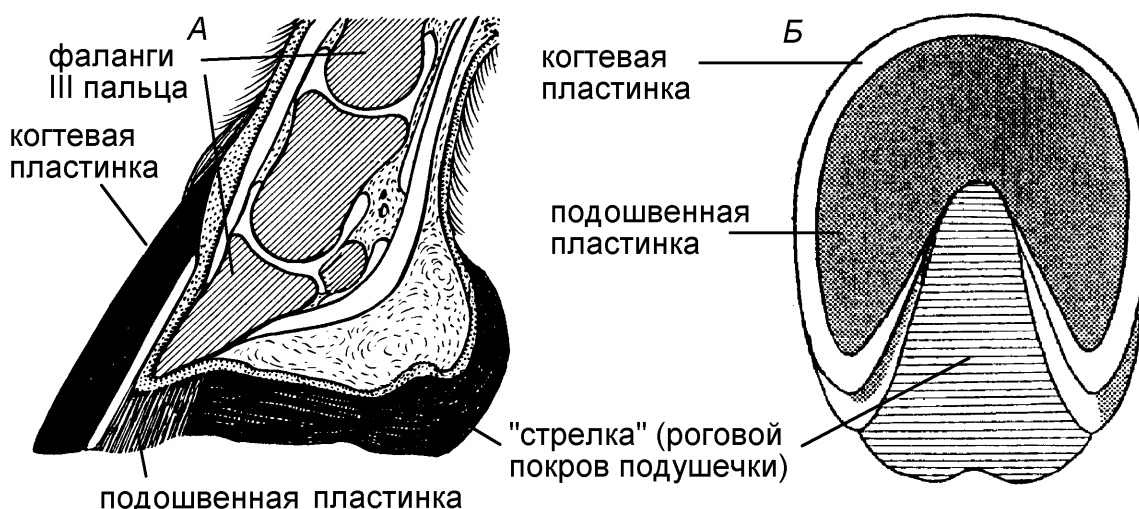


Рис. 9. Строение копыта лошади: А - вертикальный продольный разрез III пальца, Б – вид копыта снизу

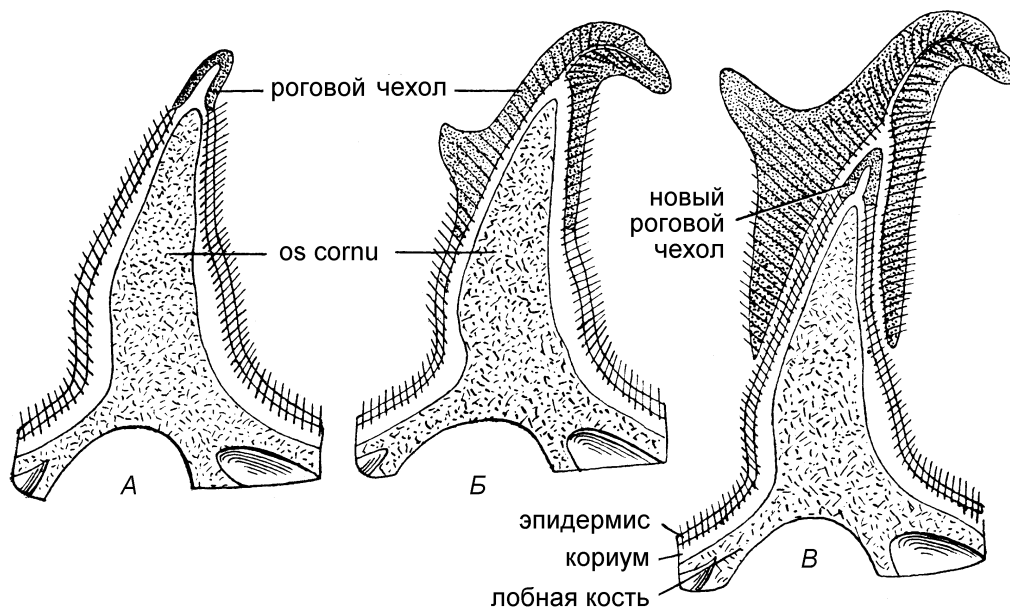


Рис. 10. Схема строения и способа обновления рогов вилорога (*Antilocapra*): *A* - начало формирования рогового чехла; *Б* – полностью сформированный роговой чехол; *В* – подготовка к сбрасыванию старого рогового чехла, под которым начинает развиваться новый чехол

волосами. У полорогих остеодерма обычно крупнее и увеличивается в течение жизни, а эпидермис ороговевает и образует твердый чехол, который не сменяется, но нарастает пожизненно. Особый случай среди полорогих – это вилорог с его сменным роговым чехлом (рис. 10).

Рога плотнорогих (оленей) образованы сменяемой *os cornu*. Она отпадает из-за разрушения основания клетками-остеокластами (многоядерными клетками, которые теперь относят к системе макрофагов). Кожа смыкается над культей и выращивает новую *os cornu* более сложной формы, после чего сама отмирает и сбрасывается. Отрастание ускоряется мощными биостимуляторами, которые используются в медицине (пантокрин, получаемый из пантов – молодых рогов – пятнистого оленя). Обычен половой диморфизм, хотя у северного оленя рога есть и у самок, что, по-видимому, составляет важный компонент адаптации этого вида к жизни в экстремальных условиях: рога повышают как физиологический (благодаря биостимуляторам), так и социальный статус коров.

Рог носорога – это стопка сросшихся волос, т.е. чисто эпидермальное образование.

СКЕЛЕТ

Осевой скелет

Хорда развивается из специального хордо-мезодермального зачатка, занимающего на стадии двухслойного зародыша спинную стенку первичной кишки. Он выпячивается вверх, образуя продольный желобок, затем отшнуровывается в виде стержня. Клетки вакуолизируются, ядра смещаются к периферии, где образуется синцитий («эпителий хорды»), выделяющий оболочки. Это прежде всего *membrana elastica externa* — наружная — и затем волокнистая оболочка — под ней.

Сформировавшаяся хорда представляет собой веретеновидную тонкостенную трубку, наполненную полужидким содержимым. Стенки трубки — оболочки хорды — образованы преимущественно кольцевыми волокнами, что дает ей легко изгибаться (при этом оболочки растягиваются в продольном направлении), но не позволяет ей утолщаться, а значит и укорачиваться (поскольку жидкость несжимаема).

У хордовых осевой скелет выполняет ответственную роль в осуществлении характерного для них исходного способа передвижения — ундуляционного плавания. При этом по их телу спереди назад (если животное плывет головой вперед) пробегает закругленный зигзагообразный изгиб — так называемая локомоторная волна. Дело обстоит так, будто пловец прокладывает сквозь воду тоннель сложной формы, из которого энергично выползает вперед, тем самым отталкивая воду назад. Формирование локомоторной волны и перемещение ее вдоль тела осуществляются за счет активности продольной мускулатуры; от взаимодействующего с ней осевого скелета требуются гибкость и продольная несжимаемость, чем как раз и отличается хорда как жидкостный столб, толщина которого ограничена.

У ланцетника в хорде обнаружены многочисленные плазматические поперечные перегородки, каждая из которых образована одной листовидной клеткой с горизонтальными мышечными волокнами. Возможно, первоначально хорда была представлена плотной (без промежутков) стопкой таких мускульных клеток (так обстоит дело у личинок), которая при сокращении волокон приобретала те же механические свойства — ведь напряженная мышца весьма упруга (т.е. сопротивляется деформации), если ее сжимать поперек направления волокон.

Среди современных позвоночных хорда пожизненно сохраняется у представителей пяти групп — у круглоротых, у цельноголовых (химер) и хрящевых рыб, у двоякодышащих рыб, у целаканта из кистеперых рыб — латимерии — и, наконец, у осетровых (хрящевых ганоидов, или костнохрящевых) из лучеперых рыб.

Элементы позвоночника

Начнем с эмбриогенеза. Соответствующая скелетогенная мезенхима возникает из склеротомов сомитов. Она дифференцируется, как обычно считали, под индуцирующим влиянием спинальных ганглиев.

По данным В.Г. Борхвардта (1982), у миноги (рис. 11) от зачаточных миосепт к осевому комплексу (хорда, нервная трубка, спинная аорта) тянутся коллагеновые волокна, расходящиеся вблизи него по двум направлениям — с отклонением вперед (пресептальные пучки) и назад (постсептальные). Невральные дуги миноги (2 пары на сегмент) закладываются на местах фиксации этих пучков в соединительной ткани, окружающей осевой комплекс. Как полагает В.Г. Борхвардт, охрящевение стимулируется механической нагрузкой — натяжением миосепт вследствие роста миомеров. Влияние миосепт, объединяющих некий набор структур в септальный комплекс, подтверждается зависимостью взаиморасположения передней и задней дуг в пределах единого сегмента от расстояния между миомерами и хордой (при большем расстоянии — рис. 11 А — концы пучков от соседних миосепт сближаются сильнее, так что дуги в самом переднем ее сегменте объединяются — рис. 11 В).

У акул, согласно классической точке зрения (рис. 12 А), клетки скелетогенной мезенхимы проникают через особые поры в наружной

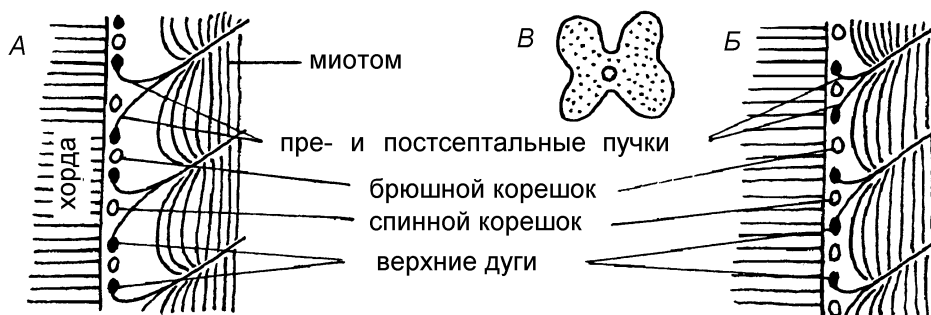


Рис. 11. Схемы фронтальных срезов через тело личинки миноги близ головы (А) и в области хвоста (Б); В — слитые невральные дуги переднего сегмента взрослой миноги, вид сбоку

эластической оболочке (*membrana elastica externa*) в волокнистую оболочку хорды и вызывают ее охрящевение, тем самым способствуя формированию тела позвонка. Одновременно скелетогенная мезенхима образует верхние и нижние дуги, основания которых обрастают хорду снаружи. Вклад хорды в образование тела позвонка (*centrum*) давал основание считать его хордоцентральным в отличие от аркоцентральных позвонков большинства лучеперых рыб и всех тетрапод (*arcus* — дуга).

По данным В.Г. Борхвардта, у акул от миосепт идут цепочки клеток к осевому комплексу, но только вперед — это так называемые



Рис. 12. Развитие позвонка акулы (схема поперечного среза): *A* — классические представления, *Б* — согласно представлениям В.Г. Борхвардта; *I, II* — стадии развития. Стрелками показано предполагаемое перемещение клеток скелетогенной мезенхимы

пресептальные скопления. В продольных желобках между нервной трубкой, хордой и спинной аортой скапливаются несегментированные массы клеток — околохордовые гребни. Позже образуется сплошной покров из клеток скелетогенной мезенхимы вокруг хорды — околохордовый футляр. Из пресептальных скоплений возникают только нижние дуги в туловище (которые связаны с ребрами), а все остальные элементы дуг формируются из околохордовых гребней. Сегментируются они позже, на формирование верхних дуг в туловище, возможно, влияют брюшные корешки.

В.Г. Борхвардт указывает, что тело позвонка образуется из околохордового футляра. На поперечном срезе (рис. 12 *Б*) видны светлые концентрические кольца, иногда прерывистые. Но они не постоянны, а сменны (согласно терминологии автора, это разделительные каемки, переходящие в пограничные оболочки), представляют собой результат сжатия клеток из-за роста хорды и потому не соответствуют эластичной оболочке хорды. В итоге В.Г. Борхвардт упраздняет понятие хордоцентральности.

У осетровых (рис. 13 *А*), по сведениям В.Г. Борхвардта, основные дуги (верхние и нижние) возникают из пресептальных скоплений, а вставочные пластинки — из околохордовых гребней. Эта картина подходит в качестве исходной схемы и для костных рыб, и для тетрапод.

Теория диплоспондии (т.е. двойственности позвонков)

Разнообразие в строении сегментов осевого скелета у современных и вымерших позвоночных породило вопросы относительно характера взаимосвязи различных компонентов и их происхождения. Исследователей интриговали такие факты, как существование двух пар

верхних дуг на сегмент у миног и хрящевых рыб (рис. 13 Б, В), сложный состав тела позвонка у кистеперых рыб – рипидистий (рис. 14), у костных ганоидов (у амии тело одного позвонка на переходе от туловища к пояснице раздвоено поперечной щелью – рис. 13 Г), у большинства вымерших амфибий (рис. 15).

Авторы классических работ, такие как Х.Шауинсланд, Х.Гадов, А. Ремане, пытались подвести единую теорию под все известные случаи усложненного состава позвонка у водных и наземных позвоночных, а поскольку наиболее общей чертой во всех сложных случаях было удвоение набора элементов позвонка, результат этих работ получил название теории первичной диплоспондии. Исходя из признания аркоцентральности позвонков, эти авторы предполагали, что тело позвонка составлено основаниями всех четырех элементов дуг (известных, например, у акулы). Эти основания дуг (аркуалии) получили особые названия, из которых ныне употребимы два: гипоцентр (основание нижней дуги) и плевроцентр (считавшийся основанием верхней вставочной пластинки).

Теория диплоспондии долго господствовала, но недавно на основе более полных и точных данных В.Г. Борхвардт (1982) показал ее

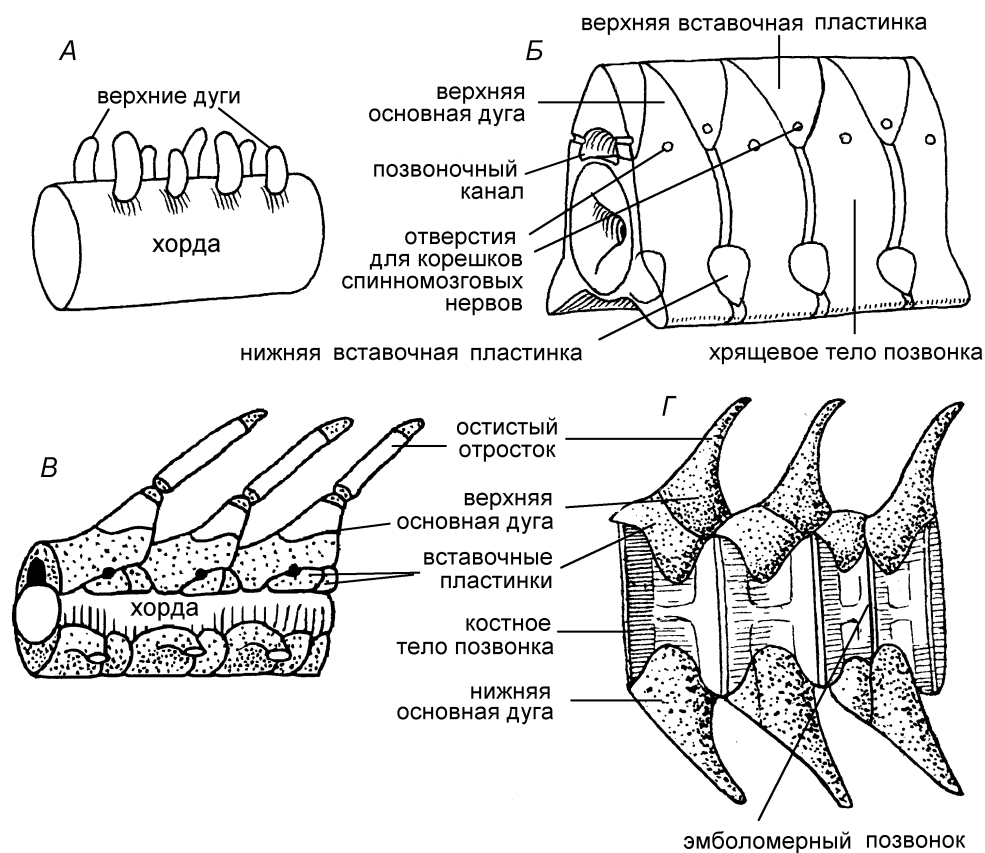


Рис. 13. Строение позвоночника первично-водных позвоночных: А - миноги (*Lampetra*; схема), Б – туловищные позвонки колючей акулы (*Squalus*), В – то же осетра (*Acipenser*), Г – место перехода у ильной рыбы, костного ганоида (*Amia*) от туловища к хвосту С единственным эмболомерным позвонком

искусственность. Осуществленная этим автором критика теории диплоспондии основана на нескольких главных фактах. Во-первых, двойственность набора верхних дуг в каждом сегменте имеет у миног, с одной стороны, и у акул, с другой, совершенно различную природу, поскольку в первом случае эти дуги связаны в своем развитии с миосептами, а во втором – нет. Во-вторых, у акул в хвостовом отделе позвоночника на каждый сегмент приходится по 2 полных позвонка. Из этих примеров ясно, что морфогенетические процессы свободнее и многообразнее, чем предсказывает обсуждаемая теория.

Сам В.Г.Борхвардт на основании детального анализа развития осевого скелета у позвоночных предложил различать две морфологические категории. Во-первых, это септалии (дорсо- и вентросепталии) – элементы позвонков, формирующиеся под влиянием септального комплекса. Таковы верхние дуги у миног, верхние и нижние дуги у костных рыб и тетрапод. Во-вторых, это хордалии, развивающиеся из околохордовых гребней; к ним относятся вставочные пластинки осетровых и плевроцентры тетрапод (последние — лишь из верхнего околохордового гребня).

Обзор строения позвонков у позвоночных

Среди кистеперых рыб группы рипидистий у *Osteolepis* (рис. 14 А) позвонок апсидоспондильный («дугопозвонковый») и рахитомный (т.е. состоит из «усеченных сегментов»). Но как в этой сложной мозаике выделить функциональный сегмент — реальный, работающий позвонок? М.А.Шишкин сделал это, определив по рельефу поверхности места более тесного контакта и взаимной опоры элементов; они даже могут срастаться между собой, образуя моноспондильный (с единым телом) позвонок, например, у *Thursius* (рис. 14, Б). Этот автор показал внутрисегментный (интрасегментальный) характер позвонка *Osteolepis*, связанного с двумя миосептами. У рипидистии *Eusthenopteron*, близкой к древнейшим четвероногим, позвонок скомпонован иначе (рис. 14, В) — его элементы

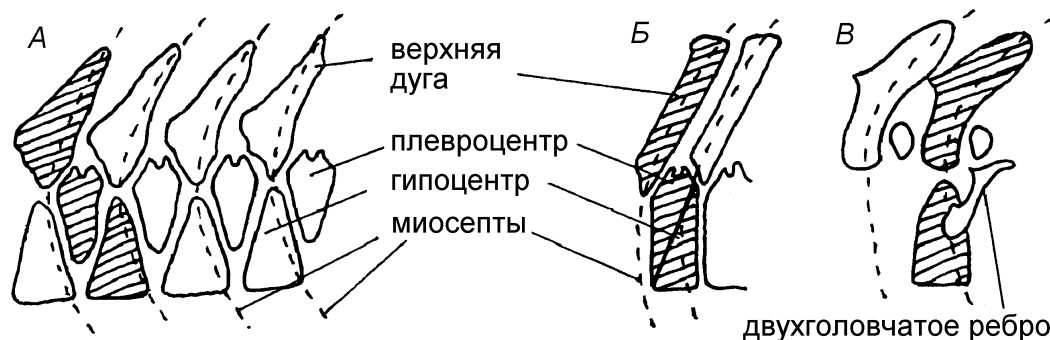


Рис. 14. Позвонки рипидистий: А — *Osteolepis*; Б — *Thursius*; В — *Eusthenopteron*. Функциональный сегмент (позвонок) заштрихован (по Шишкину)

как бы объединены при одной миосепте. Позвонок подвергся ресегментации и стал межсегментным (интерсегментальным).

У костистых рыб строение тела позвонка подобной информации не дает: оно формируется рано и независимо от дуг в соединительнотканых пленках в виде тонкостенного цилиндра (по типу покровной кости).

Для тетрапод специфично соединение невральных дуг соседних позвонков при помощи сочленовных отростков, придающих позвоночнику прочность на скручивание. Это важно при опоре в ходе наземного движения на одни лишь диагональные конечности, т. е. при весьма обычной позе, выгодной с точки зрения равновесия корпуса.

Значение ресегментации, возможно, связано с тем, что для лучшего управления движениями костей (в данном случае — позвонков) мышцы (миомеры) должны располагаться не против них, а между ними, против сочленений: миомеры и позвонки должны чередоваться в шахматном порядке. Впервые ресегментация обнаружена в эмбриогенезе амниот: передняя половина каждого склеротома отделяется и образует позвонок вместе с задней половиной предыдущего.

У тетрапод ресегментация осуществлялась независимо; хотя здесь она кажется более насущно необходимой, чем у кистеперых предков, мы обнаруживаем у амфибий различные стадии этого процесса.

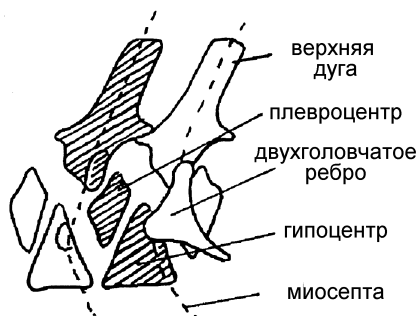


Рис. 15. Позвонок рахитомного лабиринтодонта (заштрихован; по Шишкину)

У ранних амфибий — лабиринтодонт — позвонки рахитомные (рис. 15, 16 А), как у *Osteolepis*. Для наземного движения они слабы — это просто хорда, бронированная костными щитками. Но поскольку эти щитки косоугольны, они могли передавать только косо направленные силы (перпендикулярно границам, т.е. линиям взаимного контакта). Для передачи продольных сил нужны вертикальные границы между

позвонками. Такая структура позвоночника была достигнута в разных линиях четвероногих различными путями. Стереоспондильный тип (рис. 16 Б) — результат редукции плевроцентра у тяжелых водных лабиринтодонт. В других вариантах, наоборот, наступало усиление плевроцентра — во-первых, при эмболомерном типе (рис. 16 В, характерном для одноименной группы вымерших амфибий) и, во-вторых, при гастроцентральном типе у антракозавров (амфибий, близких к рептилиями) и амниот (рис. 16 Г). Гипоцентр редуцирован или полностью исчезает (у амниот он называется интерцентром). Разросшийся плевроцентр (у амниот — просто центр) расположен в значительной мере

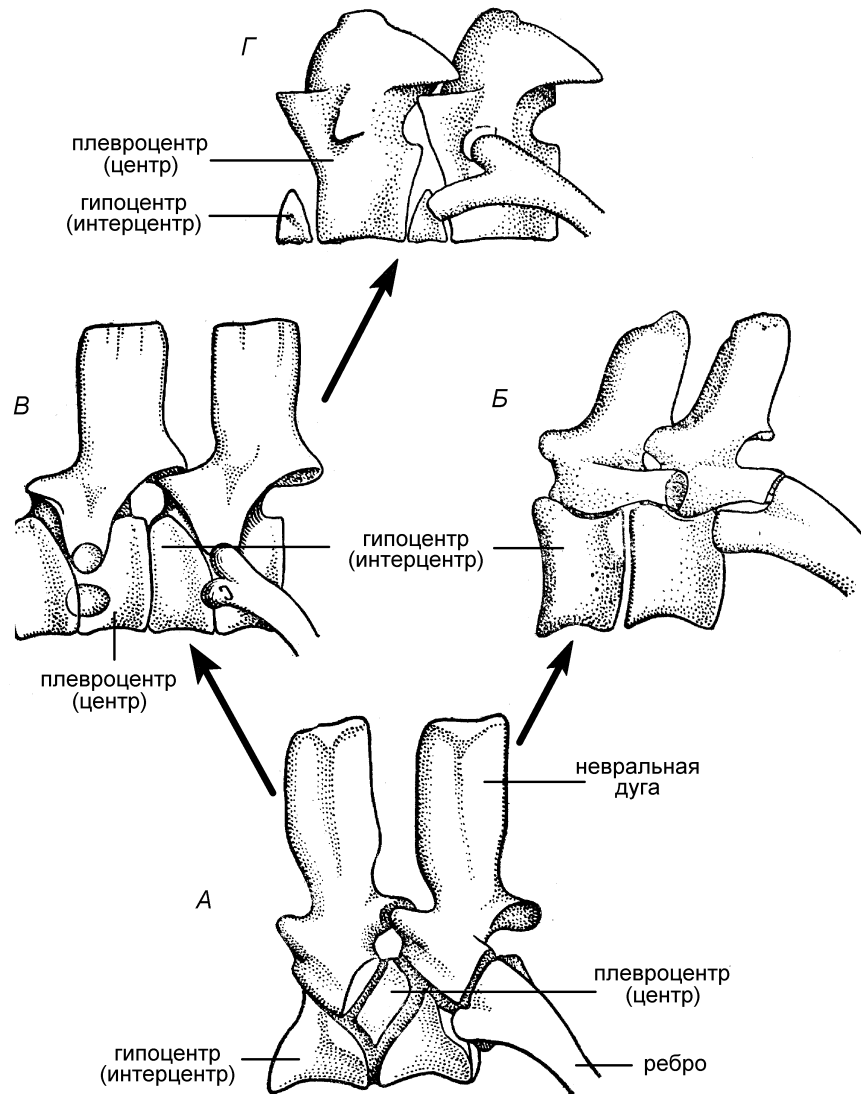


Рис. 16. Схема эволюции основных типов позвонков у тетрапод: *A* — рахитомный; *B* — стереоспондильный; *B* — эмболомерный; *Г* — гастроцентральный

между миосептами, судя по тому, что в последних ребра и гемальные дуги крепятся к рудиментам интерцентров или между позвонками (интервертебрально). Но это несущественно, поскольку у амниот с их сложнейшей дифференциацией осевых мышц миосепта распалась на отдельные сухожилия.

Позвонки современных амфибий принадлежат к двум различным типам. У бесхвостых тело позвонка развивается из основания верхней дуги — это так называемый нотоцентральный тип. У хвостатых и безногих тело позвонка, относимого к лепоспондильному типу, представляет собой самостоятельный тонкий костный цилиндр, возникающий без хрящевого предшественника (как у костистых рыб).

Обсуждая позвоночник в целом, стоит обратить внимание на сочленения между телами позвонков. У рыб (кроме костного ганоида —

панцирной щуки *Lepisosteus*) позвонки амфицельны; они соединяются между собой через остаток хорды — округлую студенистую подушку, которая окружена эластичным соединительнотканым манжетом, соединяющим тела соседних позвонков.

У тетрапод иногда встречаются амфицельные позвонки (у примитивных амфибий, гаттерии, некоторых ящериц), но у них между позвонками развивается не остаток хорды (он занимает середину тела позвонка), а так называемый межпозвоночный хрящ, вытесняющий хорду. У млекопитающих он превращается в ходе онтогенеза в диск, а у амфибий и зауропсид разделяется суставной щелью на две части, которые прирастают к телам смежных позвонков. Окостеневая, межпозвоночные хрящи образуют их торцевые поверхности, если же нет, то позвонки кажутся амфицельными.

В опистоцельных позвонках суставная щель выпукла вперед (высшие хвостатые амфибии и одна рыба — панцирная щука), в процельных она выпукла назад (высшие бесхвостые амфибии и высшие рептилии), а в гетероцельных позвонках птиц — приобретает сложную седловидную форму. Межпозвоночные диски плоских (платицельных) позвонков млекопитающих, состоящие в основном из волокнистого хряща, сообщают смежным позвонкам взаимную подвижность за счет своей деформации. Для человека с его прямохождением такой источник подвижности может таить опасность: заключенный внутри диска остаток хорды — жидкое ядро (*nucleus pulposus*) — при сдавливании диска может вырваться на его периферию (позвоночная грыжа) и травмировать спинной мозг или корешки его нервов.

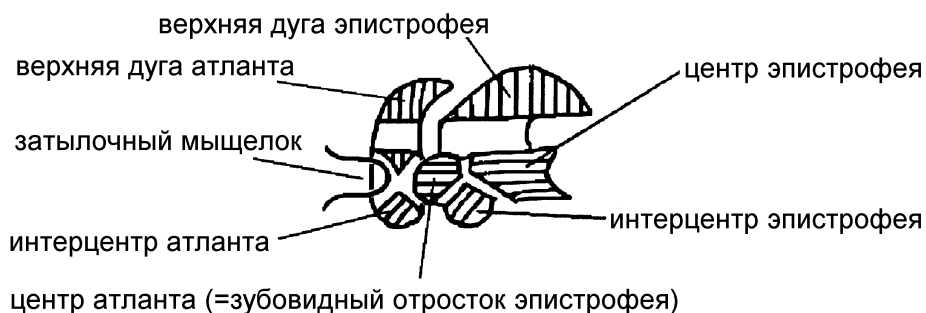


Рис. 17. Схема сагиттального разреза атланта и эпистрофея рептилий

Заслуживают обсуждения некоторые особенности шейного отдела позвоночника амниот, прежде всего первый и второй позвонки — атлант и эпистрофей (рис. 17). В составе атланта различимы интерцентр (гипоцентр) и верхняя дуга, а эпистрофей помимо своих центра (плевроцентра), интерцентра и невральная дуги включает еще и центр атланта (образующий зубовидный отросток). Благодаря такому необычному перемещению вперед межпозвоночной границы, которая

фактически оказалась внутри первого позвонка, достигнута концентрация подвижности позади черепа. Хорошая вращательная подвижность у рептилий и птиц осуществляется уже около их непарного затылочного мышцелка, но у млекопитающих, обладателей пары мышцелков, ось такого вращения образована зубовидным отростком.

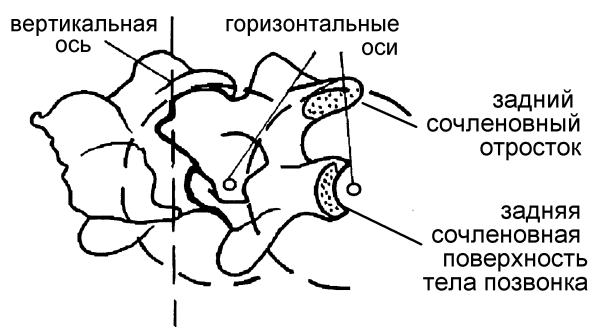


Рис. 18. Особенности взаимной подвижности шейных позвонков у птиц. К обсуждению функционального значения гетероцельности. XI и XII шейные позвонки вороны (*Corvus*); вид слева

В гетероцельных позвонках шеи птиц (рис. 18) седловидная суставная поверхность кажется передневогнутой при рассматривании снизу, но задневогнутой — при взгляде сбоку. Первое — наследие процельности предков, второе — средство совмещения обычного устройства сочленовных отростков (задние налегают на передние сверху) с гибкостью шеи в вертикальной плоскости. Чтобы сочленовные отростки не мешали

взаимным поворотам позвонков в сагиттальной плоскости, а свободно скользили друг по другу (по окружностям, которые показаны на рисунке прерывистой линией), центр поворота должен располагаться в заднем из двух позвонков, а не в переднем (как при процельности).

Для млекопитающих характерна стабильная длина шейного позвоночника (7 позвонков, исключения единичны). По-видимому, такая стабильность — следствие высокой механической нагрузки на шею (тяжелая голова, опора плечевого пояса через мышцы), которая обусловила тонкую отточенность ее конструкции и скоординированность морфогенеза. В то же время среди зверей встречаются случаи резкого укорочения шеи. Во-первых, таковы тушканчики, для которых при прыжках энергетически выгоднее жесткая подвеска головы (которая относительно особенно тяжела у мелких зверьков), чем амортизация ее рывков сокращением мышц. Во-вторых, таковы китообразные, поскольку при характерном для них способе плавания голова должна быть слита с туловищем — как у скоростных пловцов среди рыб.

Крестцовый отдел позвоночника — место прочной фиксации на нем тазового пояса. Принципиальная роль такой фиксации — снижение потерь энергии толчков задними конечностями (амортизация рассеивает энергию, а задние конечности — толчковые). У ананний крестец образован лишь 1 позвонком, у амниот, согласно традиционным представлениям, — 2 истинных крестцовых позвонка (они отличаются присутствием рудиментов ребер — посредников в сочленении с тазом). При высоких нагрузках, прежде всего, у двуногих форм, крестец может

удлиниться – до 5 позвонков у человека и приблизительно до 15 позвонков у птиц: формируется сложный крестец.

По традиции в сложном крестце птиц распознавали два истинных крестцовых позвонка, используя в качестве маркера вытянутые тонкие парапофизы, принимаемые за остатки крестцовых ребер. Е.Б. Малашичев в своем недавнем эмбриологическом исследовании нашел множество морфологических маркеров крестца, которые располагаются весьма стабильно. Это и аллантаидные артерии (отходят от спинной аорты перед первым крестцовым позвонком), и нервы крестцового сплетения, и задний край клоаки, и парные лимфатические сердца (лежат в первом сегмента

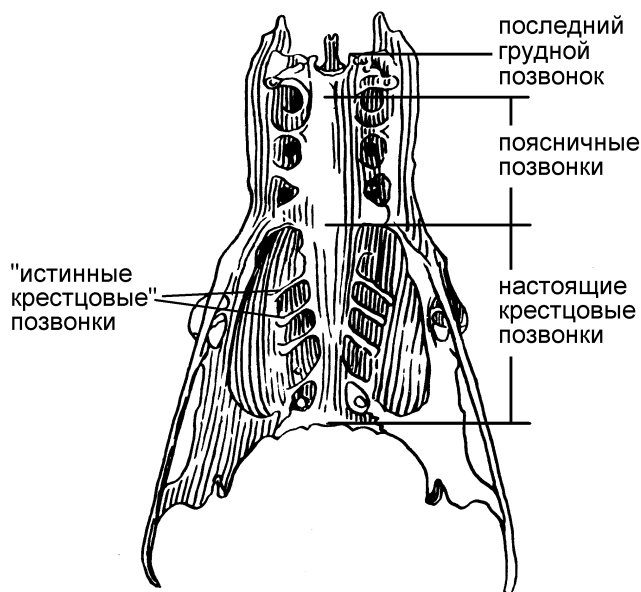


Рис. 19. Состав сложного крестца птиц, по данным Е.Б. Малашичева (ворона *Corvus*; вид снизу).

хвоста), и так называемое крестцовое окно (зона недоразвития гипаксиальной мускулатуры). Все эти маркеры указывают на то, что двум крестцовым позвонкам ящериц и четырем позвонкам крысы соответствуют 8–10 позвонков сложного крестца птиц (рис. 19) – от последнего из позвонков с мощно развитыми парапофизами (см. с. 00) и до заднего конца *synsacrum*. О том же свидетельствует и биохимический критерий – у эмбриона курицы в указанной зоне экспрессируются те же гомеобоксные гены, что в крестце у мыши.

У амниот выделяют грудной отдел по признаку присутствия истинных или ложных ребер (т.е. достигающих грудины или связанных с ней через посредство последнего истинного грудного ребра). У млекопитающих грудными считаются также позвонки, несущие колеблющиеся ребра, т.е. оканчивающиеся свободно.

Критерий для выделения поясничных позвонков у млекопитающих — отсутствие свободных ребер. Но для зауропсид, у которых свободные ребра распространены шире (имеются в шее, а у крокодилов даже при затылке), резоннее использовать другой критерий — отсутствие связи через ребра с грудиной.

Некоторые общие особенности отличают позвоночник птиц. В отличие от длинной гибкой шеи его туловищный отдел малоподвижен, часть грудных позвонков у голубеобразных и курообразных слита в спинную кость (*notarium*). Хвостовой отдел подразделен на 2 части (согласно

прежним представлениям – на 3): его передние, позвонки подвижны, тогда как задние слиты и образуют пигостиль (согласно старым представлениям, передние хвостовые позвонки вошли в состав сложного крестца).

Ребра и грудина

Издавна обсуждается классификация ребер, среди которых различают 2 типа — верхние и нижние. Но надежного критерия не найдено.

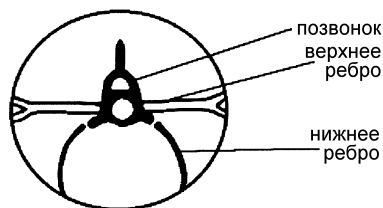


Рис. 20. Схема поперечного разреза туловища (и осевого скелета) многопера (*Polypterus*)

Первоначально главную роль играл критерий положения. У многопера (рис. 20) одновременно присутствуют ребра обоих типов, располагающиеся в миосептах: нижние на их вентральном краю (по границе брюшной полости), верхние — на пересечении с горизонтальной септой (см. с. 00). Позже обнаружено, что сфера надежного действия этого критерия довольно узка, поскольку в ходе онтогенеза ребра могут как бы переползать, т. е.

менять положение в миомере вследствие неравномерного роста его частей.

Позже был нащупан критерий развития. Оказалось, что в эмбриогенезе нижние ребра формируются из хряща и растут от позвоночника — центробежно, а верхние растут от периферии — центростремительно — и притом без хрящевого предшественника, т. е. по типу покровной кости. Однако, по данным В.Г. Борхвардта (1982), у хвостатых амфибий направление роста может меняться в разных сегментах (от головы к хвосту), лучшим критерием для верхних ребер он считает их рост вдоль латеральных сегментальных артерий.

В итоге получается, что для многоперых и костистых рыб о типах ребер разногласий нет — у них имеются оба типа. Ребра хвостатых амфибий больше оснований считать верхними, а о ребрах акул, червяг и амниот полной ясности нет. Проблема носит в значительной мере формальный характер.

Для тетрапод характерно двойное крепление ребер к позвонкам. Головки ребер причленены архаичным образом — к нижним дугам позвонков (исходно образующим в области туловища боковые отростки — парапофизы, или плевропофизы), а если их нет, то непосредственно к телам — к гипоцентрам или после их исчезновения у амниот — к плевроцентрам. Бугорки ребер соединены суставами с основаниями верхних дуг, несущих соответствующие отростки, так называемые поперечные, или диапофизы. Между головкой и бугорком каждого ребра в типе располагается шейка. Исходное крепление головок ребер к гипоцентрам не «спасло» их от исчезновения в эволюции присущего

амниотам гастроцентрального типа позвонков (в этом можно видеть интересную загадку, стоящую перед эволюционной морфологией). После этого точки крепления головок ребер у представителей зауропсид смещаются на плевроцентры (центры) позадилежащих позвонков, а у млекопитающих архаичным образом противостоят промежуткам смежных центров и причленяются к обоим, т. е. интервертебрально.

Представляет интерес происхождение поперечного отростка. По мнению Е. Гёпперта, он появился в результате раздвоения длинного парапофиза, которому сопутствовало разделение первичной головки ребра. Верхняя ветвь парапофиза слилась с основанием невральнoй дуги в качестве диапофиза. По данным И.И. Шмальгаузена, поперечный отросток независимо от ребра развивается из того же материала, т. е. из мезенхимы миосепты. Этот автор отмечает, что вторая точка причленения ребра, придающая ему устойчивость в вертикальном направлении, важна для тетрапод из-за тенденции брюшной полости, в которой находятся внутренние органы, расплющиваться при лежании животного на земле или отвисать, если брюхо приподнято над ней. И.И. Шмальгаузен полагает, что раньше возникла связка, подвешивавшая ребро к верхней дуге и мешавшая ему отвисать, а уже затем оформились отросток и сустав, т. е. упор, мешавший ребру отгибаться вбок и вверх.

Появление двухголовчатого ребра (подвешенного к верхней дуге на связке) у кистеперой рыбы *Eusthenopteron* (см. рис. 14 В), по-видимому, обусловило интеграцию полуцентров позвонка около одной миосепты, т. е. ресегментацию.

Нередко встречается прирастание ребер. К поясничным позвонкам млекопитающих они прирастают только в области поперечного отростка, но в шее птиц и млекопитающих имеет место двойное прирастание, при котором шейка ребра обрамляет канал для позвоночной артерии. В крестцовое сочленение — между тазом и истинными (т. е. первичными) крестцовыми позвонками — как правило вставлены в качестве посредников приросшие ребра. Это крестцовые ребра, наследие древней стадии развития.

Заслуживают внимания некоторые особенности ребер у амниот. Важно, что грудная клетка обеспечила исчерпывающее решение проблемы легочного дыхания (успешно осуществляет вентиляцию легких любого размера и строения), тем самым сняв необходимость кожного. Грудные ребра амниот двучленны, состоят из позвоночного и грудинного отделов.

У многих вымерших амфибий и рептилий, а также у современных гаттерии и крокодилов имеются так называемые брюшные ребра (*gastralia*). Они располагаются под кожей вентральной стенки туловища и представляют собой типичные покровные окостенения, остатки кожного панциря, образованного у рыбообразных предков костными

(космоидными) чешуями. У гаттерии 24 пары таких ребер, по 2 пары в каждом сегменте тела, у крокодилов брюшных ребер 8 пар, по паре на сегмент, причем каждое подразделено на 4 участка.

Большой интерес представляет осевой скелет черепах, сильно измененный под влиянием характерной для них высокой специализации. Это редкий пример, когда специализированная группа обнаруживает несомненные признаки процветания. Основу панциря составляет грудная клетка – 8 предкрестцовых позвонков с дорсальными отделами ребер. Спинной панцирь, карапакс, как правило, образован вторичными окостенениями кориума, более молодыми, чем чешуи рыб, так называемыми остеодермами. Вдоль средней линии располагаются невральные пластинки (neurale), которые возникают вокруг вершин невральные дуг и выглядят, как их разрастания; по бокам от них лежат поперечно вытянутые костальные (costale) пластинки, включающие ребра. Края карапакса образованы остеодермами, возникшими в кожной складке без участия внутреннего скелета. Это периферальные пластинки (peripherale) по бокам, нухальные (nuchale, шейные) впереди по центру и пигальные (pygale, хвостовые) – позади. Брюшной щит панциря – пластрон – целиком образован настоящими покровными окостенениями, производными рыбьих чешуи. Его передний край окантован парой гомологов ключиц, так называемых эпипластронов (epiplastron), позади между ними вклинен непарный эндопластрон (endoplastron), соответствующий надгрудиннику (межключице), а далее следуют три

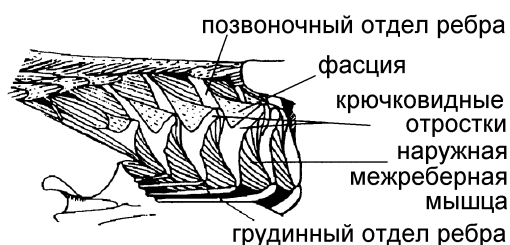


Рис. 21. Крепление мышц к крючковидным отросткам ребер у птиц

парные пластины, производные брюшных ребер – hyoplastron, hypoplastron и xiphiplastron. У гаттерии, крокодилов и птиц (кроме паламеды) ребра снабжены крючковидными отростками (processus uncinatus). У птиц (рис. 21) они, вопреки распространенному мнению, не могут укреплять каждое ребро за счет опоры на соседнее, поскольку очень слабы, по сравнению с ребрами, в поперечной плоскости грудной клетки. Прочны они в парасагиттальной плоскости, так как подвешены к ребрам фасциями. Эти отростки дают новое место крепления наружным межреберным мышцам, тем самым сообщая им новую ориентацию (вдоль ребер, а не наискось) и высокую эффективность в расширении грудной клетки (при вдохе).

Грудина развивается из материала миосепт и потому может рассматриваться как продукт сращения вентральных концов ребер. Тем самым грудину амфибий можно гомологизировать с грудиной амниот, хотя у первых она и не имеет связи с ребрами. У млекопитающих грудина нередко сегментирована.

Скелет головы

Череп позвоночных образован тремя основными компонентами, которые у представителей первичноводных классов более или менее четко разделены, а у тетрапод в той или иной степени сливаются в комплексы, теряя границы. Это мозговой череп (нейрокраниум), скелет глотки — висцеральный череп (спланхнокраниум) — и образованный накладными окостенениями кожный скелет (дерматокраниум).

Мозговой (или осевой) череп (нейрокраниум)

Начнем с некоторых данных об эмбриональном развитии этого отдела (рис. 22 А). Он формируется из материала двоякого рода. Главный источник — тот же, что для позвоночника, это осевая мезенхима склеротомного происхождения. Из нее полностью формируются парахордалии, расположенные по бокам от переднего отрезка хорды, и затылочные дуги, или стойки — позади от них. Хорда у позвоночных (в отличие от ланцетника) впереди короче центральной нервной системы, доходит лишь до гипофиза, т.е. до уровня промежуточного мозга.

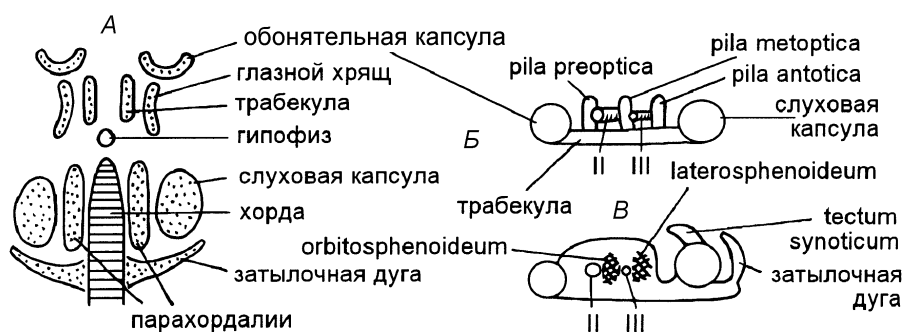


Рис. 22. Схемы эмбриональных закладок неурокраниума рыб. А — вид сверху; Б, В — вид сбоку, последовательные стадии

Второй источник материала — это нервный гребень области головы, продуцирующий скелетогенную ткань кожного происхождения — эктомезенхиму. Прежде всего, она участвует в формировании трабекул — парных продольных стерженьков, расположенных спереди от хорды, в меньшей степени, что пока недостаточно изучено, — в построении капсул органов чувств (слуховых и обонятельных) и орбитальных хрящей, которые принимают важное участие в формировании боковой стенки черепа.

В ходе дальнейшего развития этой стенки у высших рыб и низших тетрапод (рис. 22 Б, В) над трабекулой развиваются три вертикальные стойки — преоптическая (*pila preoptica*), заоптическая (*p. metoptica*) и предущная (*p. antotica*). Между первой и второй проходит зрительный

нерв (II), а между второй и третьей — глазодвигательный (III). Позже стойки сливаются между собой, в заоптической возникает глазоклиновидное окостенение (orbitosphenoideum), в предушной стойке — боковая клиновидная кость (laterosphenoideum, s. pleurosphenoideum), формируется зачаточный междушовой свод (tectum synoticum), связывающий обе слуховые капсулы над мозгом.

Обзор строения мозгового черепа у водных позвоночных

У бесчелюстных класса Cephalaspidomorphi, подкласса Osteostraci это хрящевой монолит, снаружи накрытый костным щитом, а по всем поверхностям (включая стенки каналов) облицованный тонким слоем кости. Благодаря этому знаменитый шведский палеонтолог Э. Стеншио смог реконструировать по сериальным шлифам детали строения черепа, нервной, кровеносной систем и т. д.

У панцирных рыб (Placodermi) и акантод имелся сходный хрящевой монолит нейрокраниума, который частично окостеневал (или обызвествлялся).

У кистеперых рыб (рис. 23) осевой череп состоит из двух отдельных

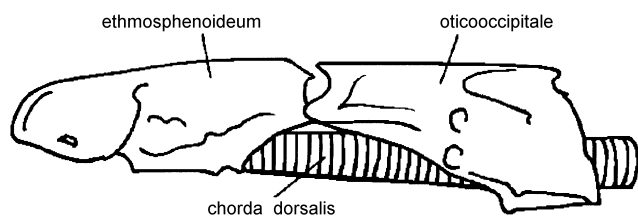


Рис. 23. Двублочный мозговой череп рипидистий — вымерших кистеперых рыб, вид сбоку

монолитных костных блоков — этмосфеноидного, называемого также трабекулярным, или прехордальным отделом черепа, вмещающего гипофиз, и отико-окципитального — паракордального, или хордального отдела черепа. Хорда прободает отико-окципитальный блок по

специальному каналу и упирается передним концом в этмосфеноидный блок. Мозг размещается в обоих блоках, между ними выходит первая ветвь тройничного нерва. Это платибазальный тип черепа, как и у современных хрящевых и двоякодышащих рыб.

Биологическая роль двублочности осевого черепа, по-видимому, состоит в том, что задираание рыла позволяет активно преследующему

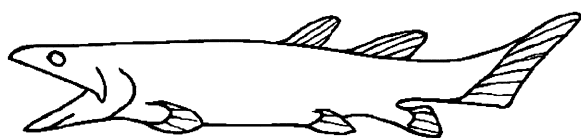


Рис. 24. Схема задираания рыла при раскрытии рта примитивной хищной рыбой

хищнику открывать рот точно вперед — навстречу добыче (рис. 24; у хищников среди костистых рыб задирается череп в целом, вопреки распространенному представлению о его полной неподвижности относительно позвоночника).

У двоякодышащих нейрокраниум представляет собой полностью хрящевой монолит. Длинный затылок с приросшими ребрами, возможно, представляет собой средство защиты переднего участка хорды от излома, достигаемой за счет уменьшения гибкости (аналогичная картина характерна для химер и осетровых, пожизненно сохраняющих хорду).

У осетровых осевой череп точно так же представлен хрящевым монолитом без замещающих окостенений. Длинный роострум, по современным данным, возник в результате укорочения челюстей, оставившего сошник вне ротовой полости.

У многоперых нейрокраниум чрезвычайно своеобразен. Он содержит много хряща, а сравнительно немногочисленные окостенения носят в основном комплексный характер, например, имеется непарный блок основной и боковых затылочных костей, 5 клиновидных костей объединены в одну, непарную, ушных костей всего одна пара, причем это не переднеушные.

У костных ганоидов в нейрокраниуме также много хряща, имеется минимальный набор замещающих окостенений. В обонятельном отделе их нет вообще, в сфеноидной области развиты парные орбитосфеноиды, латеросфеноиды и непарный базиссфеноид (*basisphenoideum*). С каждой стороны имеются три ушные кости — передняя (*prooticum*), верхняя (*epioticum*) и задняя (*opisthoticum*). Наконец, в затылочном отделе обнаружены непарная основная затылочная кость (*basioecipitale*) и парная боковая затылочная (*exoccipitale*). У костистых рыб в мозговом черепе возникли дополнительные замещающие кости, в основном за счет врастания в хрящ покровных костей, несущих каналы органов боковой линии (так называемых каналовых); строго говоря, обсуждаемые кости имеют смешанную природу. Это срединная обонятельная кость (*mesethmoideum*), возникшая из верхней обонятельной (*supraethmoideum*), парная боковая обонятельная (*ectethmoideum*; из предлобной кости, *prefrontale*), парная клиновидноушная кость (*sphenoticum*; из заднелобной кости, *postfrontale*), парная крыловидноушная кость (*pteroticum*; из надвисочной кости, *supratemporale*). Наконец, непарная верхнезатылочная кость (*supraoccipitale*) — результат прирастания верхней дуги позвонка.

Представляют существенный интерес механизм и причины распада монолитных костных блоков на отдельные окостенения. Нужно иметь в виду, что костный монолит может увеличиваться только путем нарастания с поверхности, но не способен к вставочному росту, обеспечивающему сохранение геометрического подобия. Поэтому блоки в течение онтогенеза неизбежно оставались хрящевыми и могли окостеневать только после завершения роста. Соответствующее окостенение распространялось быстро, притом, несомненно — из многих центров окостенения. В процессе поисков удачного (равномерного) распределения центров складывалась их мозаика с временными хрящевыми прожилками,

которая в благоприятном варианте позволяла совмещать вставочный рост с необходимой прочностью комплекса и вследствие этого могла закрепиться в эволюции как постоянная.

Дерматокраниум водных позвоночных

Среди бесчелюстных у гетерострак панцирь был построен из отдельных крупных щитков (см. рис. 5 Г, Д, Е), промежутки заполнены мелкими тессерами. Остеостраки были снабжены цельным костным головным щитом (см. рис. 5 Ж; только у взрослых). Анаспиды, вероятно бывшие подвижными хищниками, имели панцирь из мелких пластин.

Артродиры из панцирных рыб (Placodermi) несомненно были активными хищниками, способными задрать голову перед схватыванием добычи (рис. 24), для чего имели подвижное сочленение дерматокраниума с покровным плечевым поясом (см. рис. 72). Пластинки, слагающие эти элементы панциря, возникли независимо по отношению к покровным костям костных рыб, и гомология между ними отсутствует. Вместо зубов челюсти были вооружены костными лезвиями. Использование в этой роли обнаженных (и потому неспособных к росту), но постоянных окостенений представляется невероятным, скорее всего, они были одеты кожей с роговым чехлом (своего рода рамфотекой).

У акантод в качестве крыши черепа имелась мелкая мозаика ганоидных чешуй.

Хрящевые рыбы утратили кость вторично, скорее всего, ради облегчения тела. Следует помнить, что этот материал имеет два существенных недостатка: во-первых, он тяжел; во-вторых, нарастает лишь по поверхности и не способен к вставочному росту, обеспечивающему увеличение размеров костных органов с сохранением геометрического подобия, как это делает хрящ.

Рассмотрение костных рыб начнем с объединения мясистолапастных (Sarcopterygii), включающего кистеперых и двоякодышащих. Среди кистеперых у древних рипидистий (остеолепидин) крыша черепа представляла собой довольно мелкую мозаику, которая включала и непарные кости; встречается срастание мелких косточек (например, у зауриптеруса) с образованием сплошного рострального щита. Эволюция панциря состояла в замене мелкой неорганизованной мозаики крупной, правильной, в выработке постоянных отношений между пластинками.

Понимание этого процесса нашло отражение в так называемом законе анизомеризации Уиллистона (аналогичном закону олигомеризации Догеля): эволюция идет в направлении сокращения числа исходно многочисленных и однообразных элементов одновременно с выработкой определенной специализации каждого и их четкой взаимной координации. Для крыши черепа этим достигается сочетание достаточной прочности с

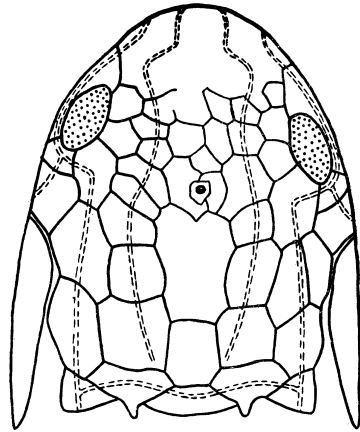


Рис. 25. Дерматокраниум девонской двоякодышащей рыбы *Dipnorhynchus süssmilchii*, вид сверху (по Hills)

сохранением способности к вставочному росту.

В крыше черепа двоякодышащих также первична мелкая мозаика (рис. 25), но процесс анизомеризации развивался независимо и в совершенно иных условиях. Дело в том, что эволюция двоякодышащих шла по линии специализации в склерофагии — питании организмами, защищенными твердым панцирем. Эта специализация сопровождалась гипертрофией аддукторной (жевательной) мускулатуры, которая не ограничивалась в своем размещении внутренней камерой щечной области черепа, а разрасталась поверх крыши черепа, внедряясь между ней и кожей с ее

каналами боковой линии, тем самым изолируя дерматокраниум от их влияния. В результате столь резкого отклонения общей композиции головы крыша современных двоякодышащих оказалась построена настолько своеобразно по сравнению с черепом других позвоночных, что их элементы не гомологизируются.

Покровные кости вентральной поверхности осевого черепа кистеперых — производные так называемых зубных пластинок (продукта слияния костных островков, подстилающих отдельные мелкие зубы). Они исходно связаны с дорсальными отделами висцеральных дуг (рис. 26). Это парный сошник (*vomer*) и парасфеноид (*parasphenoideum*), исходно образованный тремя элементами, непарным передним и парой задних (см. также с. 00).

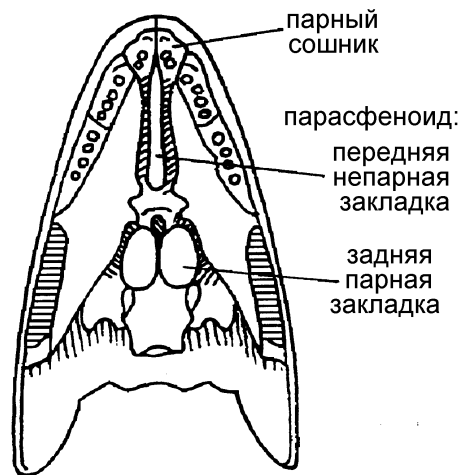


Рис. 26. Череп *Eusthenopteron*, вид снизу (по Ярвику)

Среди лучеперых рыб у наиболее ранних представителей — палеонисков — картина окостенений крыши черепа близка к дерматокраниуму рипидистий. На этом основании признается гомология между отдельными компонентами обоих вариантов, и они обозначены одинаковыми терминами. В то же время необходимо помнить, что эта картина формировалась в эволюции обеих групп независимо, и их гомология условна.

Дополнительным подтверждением этой мысли может служить

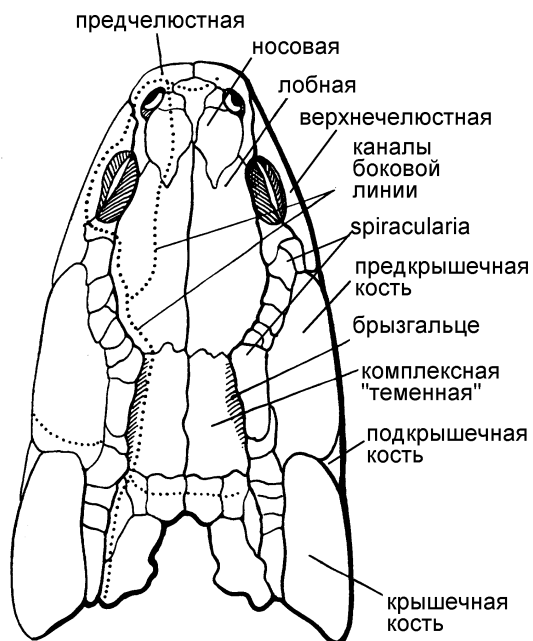


Рис. 27. Череп многопера (*Polypterus*), вид сверху

сплошная крыша черепа многопера (рис. 27). Она построена настолько своеобразно, что аккуратные попытки гомологизации почти каждой кости наводят на мысль об их комплексном характере. Есть пара костей, принимаемых за теменные, но они включают еще над- и межвисточные, а настоящие теменные фактически недоразвиты. Латеральнее них лежат брызгальца, от которых вперед и назад идет рядок мелких костей, известных также у палеонисков и происходящих из настоящих чешуй. Это так называемые брызгальцевые косточки, *spiracularia*. Из циркуморбитальных костей свободны слезная и заглазничная.

Щечная область покрыта крупной костью, вероятно, в основном, предкрышкой (обсуждается также участие чешуйчатой кости).

У костнохрящевых рыб (осетровых) голова покрыта панцирем из сросшихся пластинок, близких по форме и размерам к крупным чешуям, расположенным на теле пятью продольными рядами («жучкам»). В составе черепа немало мелких пластинок, образующих местами неорганизованную мозаику. Как показал А.Н.Северцов, с возрастом число мелких щитков сокращается — они сливаются, таким образом, продолжается процесс анизомеризации. Выступающий роstrум и поперечный рот, несомненно, возникли у осетровых независимо от аналогичных образований у акулосых рыб (см. с. 00) По мнению А.А. Цессарского (1988), покровные окостенения вентральной поверхности роstrума гомологичны переднему отделу парасфеноида и сошнику.

Костными ганоидами утрачен задний поперечный ряд костей (парные *postparietale* и *tabulare*) и, кроме того, идет процесс редукции щечных костей.

У костистых рыб последний процесс завершен, так что остается лишь сравнительно малый набор костей: это, прежде всего, собственно крыша, включающая 3 пары костей — носовые, лобные и теменные — и окологлазничное кольцо из мелких косточек (передняя, единственная крупная среди них — слезная кость, *lacrimale*). От всего набора щечных костей остается лишь предкрышка, расположенная на гиоидной дуге. Некоторые окостенения вросли в подстилающий хрящ и тем самым приобрели смешанный характер; это окологлазничные кости —

предлобная (упомянута выше, на с. 00 как боковая обонятельная), заднелобная (клиновидноушная), а также боковая кость собственно крыши черепа — надвисочная (крыловидноушная); сохранение в этих костях покровного компонента обусловлено их связью с каналом боковой линии. Наконец, имеются вторично непарный сошник и единый парасфеноид.

Осевой череп амфибий

Черепная коробка амфибий представляет собой неразрывный комплекс дерматокраниума с нейрокраниумом. У ихтиостеги — самой древней амфибии (девон) — еще сохранялись остатки костей жаберной крышки — *preoperculum* (щечная кость) и *operculum*, а также следы двублочности нейрокраниума в виде щели на границе блоков.

Вопрос о гомологии костей крыши черепа у кистеперых рыб и тетрапод

Общая картина крыши у тех и других неплохо совпадает, в ней нетрудно установить гомологию отдельных окостенений, основываясь на их положении относительно ноздрей, глазниц и заднего края черепа. Такова традиционная точка зрения.

Однако имеется одно упорное несоответствие: у амфибий теменное отверстие всегда располагается между теменными костями, а у рипидистий всегда (!) — между лобными. Это несоответствие издавна побуждало морфологов к пересмотру гомологии костей с целью его ликвидации. Наиболее

последовательная из таких попыток (рис. 28) получила название теории Уэстолла по имени своего автора (Westoll, 1943). Согласно этой теории, теменное отверстие не меняло своего положения при переходе от рыб к тетраподам; таким образом, кости

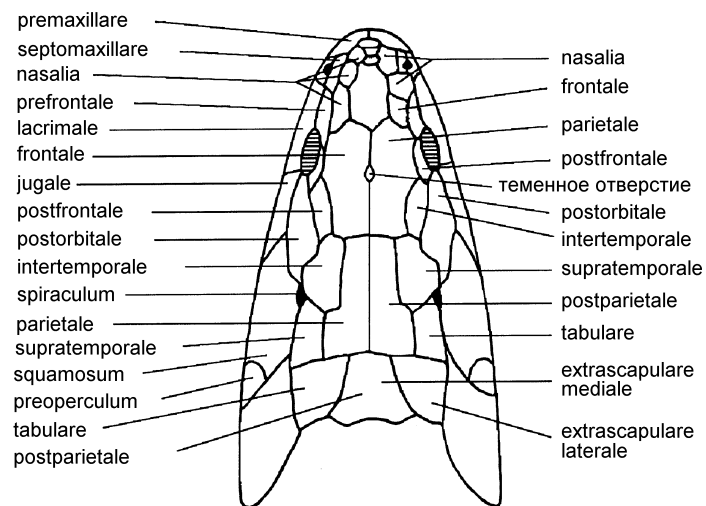


Рис. 28. Двойная интерпретация окостенений дерматокраниума рипидистии *Eusthenopteron*, вид сверху. Слева — традиционная интерпретация, справа — по Уэстоллу

теменные (parietale), а лобные кости (frontale) еще не дифференцированы, их прототипы слабо выделяются на фоне носовых костей (nasale), возможно, фигурируя в качестве предлобных (prefrontale). Соответственно, заднелобную кость (postfrontale) нужно переименовать в межвисочную (intertemporale), а в качестве заднелобной рассматривать необычную для тетрапод надглазничную косточку. Теменная кость рипидистий в традиционном понимании по-новому должна именоваться заднетеменной (postparietale), традиционная заднетеменная — медиальной экстраסקапулярной (extrascapulare mediale), межвисочная — надвисочной (supratemporale), надвисочная — табличной (tabulare), наконец, табличная — латеральной экстраסקапулярной (extrascapulare laterale). Интерпретация остальных костей не подверглась ревизии. Это септомаксилляре (septomaxillare), слезная кость (lacrimale), заглазничная (postorbitale), скуловая (jugale), чешуйчатая (squamosum), наконец, кости вторичной верхней челюсти — предчелюстная (premaxillare) и верхнечелюстная (maxillare).

В передней части крыши черепа рипидистий присутствовало несколько непарных костей, а по бокам от них — группы небольших косточек, считающихся носовыми. У близких к амфибиям форм среди

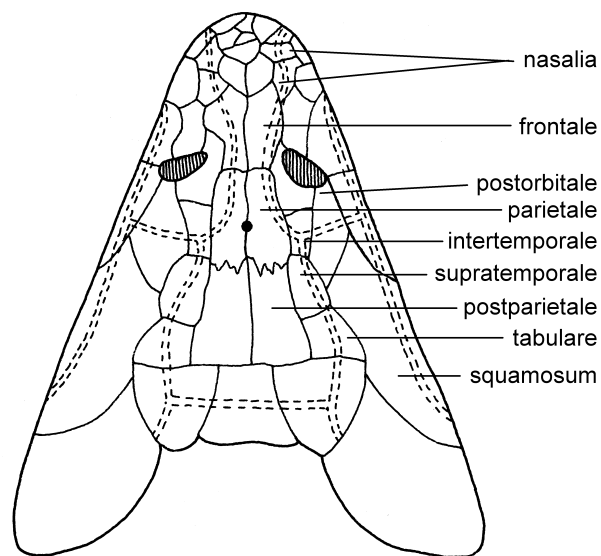


Рис. 29. Череп *Panderichthys*, вид сверху

рипидистий, согласно обсуждаемой теории, пара таких костей распространилась на межглазничную область, сформировав лобные кости и оттеснив теменные назад. Такое состояние воплощено на примере рипидистии пандерихта (*Panderichthys*; рис. 29). Движущим фактором подобных преобразований могло послужить сильное разрастание у амфибий предглазничной части черепа и сокращение заглазничной (вмещавшей у рыб жаберный аппарат).

*Критика теории Уэстолла
И.И. Шмальгаузен*

И.И. Шмальгаузен (1964) упрекает Т. Уэстолла в нелогичности. Так, последний считает невероятным изменение позиции теменного отверстия по отношению к окостенениям дерматокраниума, но в то же время предлагает согласиться с реальностью более кардинальных перестроек.

Например: хотя каудальное «переползание» глазниц в черепе тетрапод считается причиной смещения крыши черепа, лобные кости «обгоняют» глазницы, вращая в промежуток между ними из предглазничной области.

Опираясь на результаты изучения возрастных различий у некоторых видов стегоцефалов, И.И. Шмальгаузен показал, что пропорции черепа менялись у них в онтогенезе за счет неравномерного роста предглазничных и заглазничных костей. При этом глазницы смещались в одном и том же направлении как относительно костей крыши, так и относительно концов черепа, не обнаруживая парадокса, аналогичного отмеченному выше.

Далее на нескольких взятых из литературы примерах И.И. Шмальгаузен продемонстрировал широкую вариабельность положения глазниц в силуэте черепа у ранних амфибий (среди которых некоторые имели буквально рыбы пропорции черепа), но на положении теменного отверстия эта вариабельность не отражалась.

Традиционный взгляд на гомологию костей крыши черепа И.И. Шмальгаузен укрепил при помощи такого критерия, как их связь с каналами боковой линии. Представление о постоянстве этой связи (закон Эллиса) подтверждено данными о развитии черепа рыб (работы шведского исследователя Т. Пирсона, а также А.Н. Северцова), согласно которым каналы и чувствующие почки органов боковой линии (невромасты) при возникновении некоторых («каналовых») покровных костей черепа играют роль первичного стимула. Лобная и теменная кости могут быть легко распознаны по этому критерию, поскольку первая несет канал боковой линии, а вторая — нет. Точно так же поперечный канал может служить критерием гомологии у рипидистий и стегоцефалов заднего поперечного ряда окостенений. (Разумеется, Т. Уэстолл был осведомлен об этом критерии, но он полагал, что консерватизм положения органов боковой линии у стегоцефалов утрачивался, поскольку у них, за исключением ихтиостегид, каналы заменялись желобками или вовсе исчезали.)

Чтобы объяснить отсутствие в палеонтологической летописи указаний на промежуточное расположение теменного органа в крыше, И.И. Шмальгаузен предложил версию процесса его перемещения. Он отметил, что эпифиз и теменное отверстие перешли из промежутка между лобными костями в промежуток между теменными в соответствии с каудальным перемещением промежуточного мозга, а последний отодвинулся назад вследствие увеличения органа обоняния, обонятельных луковиц и конечного мозга. Кроме того, тетраподы дают немало примеров и широкого продольного перемещения теменного отверстия по шву между костями крыши. И в эволюции рипидистий, по мнению И.И. Шмальгаузена, эпифиз мог свободно менять положение в продольном шве между лобными костями, но не мог преодолеть поперечного шва между

лобными и теменными костями, который играл роль шарнира между блоками нейрокраниума, а потому был опасной зоной для нежного органа чувств. Переход наступил сразу после установления взаимной неподвижности блоков у самых первых тетрапод и произошел быстро, что объясняет отсутствие соответствующих документальных находок.

*Защита теории Уэстолла
Ф. Паррингтоном и М.А. Шишкиным*

Ф. Паррингтон (1967) и М.А. Шишкин (1968) независимо друг от друга предложили новый критерий гомологии лобных и теменных костей, более надежный, чем использованные прежде. Это связь частей дерматокраниума с блоками мозгового черепа, позволяющая опереться на положение границы между блоками. Очевидная граница у тетрапод (кроме ихтиостеги) исчезла, но на ее положение указывают некоторые достаточно четкие ориентиры — отверстие для выхода первой (глубокой глазничной) ветви тройничного нерва и положение границы между основной затылочной и основной клиновидной костями (последняя образует турецкое седло — ямку для гипофиза, располагавшегося у рипидистий в задней части этмосфеноидного блока). Как четко видно на материале, у рипидистий этой границе блоков в крыше соответствует шов между теменной и заднетеменной костями (рис. 30).

Ясно, что, не соглашаясь с доводами И.И. Шмальгаузена, М.А. Шишкин должен был обосновать свое представление об их неправомочности. Он провел анализ перемещения глазниц путем

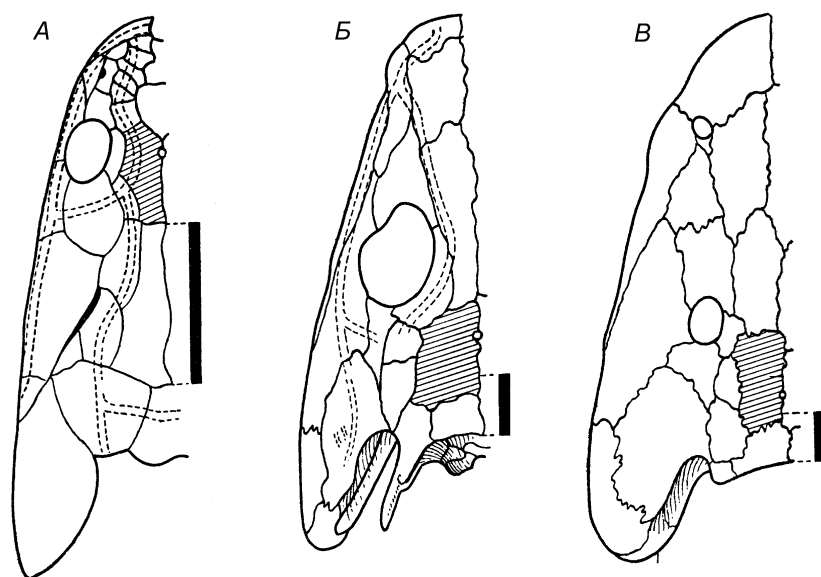
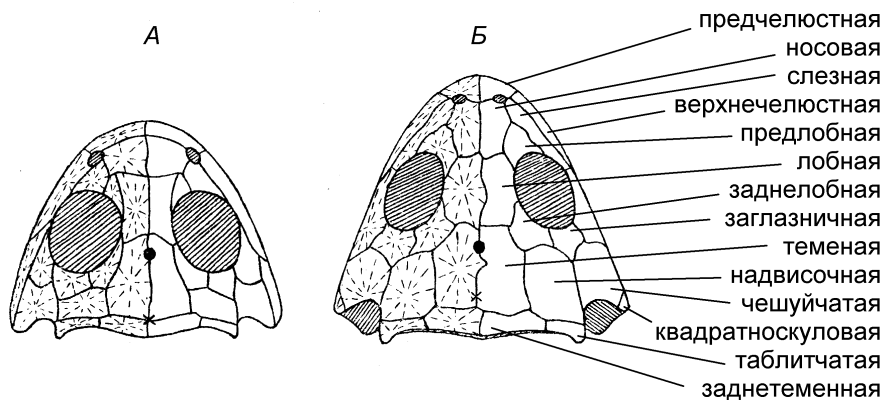


Рис. 30. Левые половинки черепов вымерших низших позвоночных, вид сверху: А — рипидистия *Osteolepis*; Б, В — стегоцефалы (Б — антракозавр *Palaeogyrinus*, В — примитивный рахитом *Edops*). Жирным отрезком указана протяженность отико-окципитального блока (по Шишкину)

с р а в н е н и я
о н т о г е н е т и ч е с к и х
с т а д и й
л а б и р и н т о д о н т а
Onchiodon и
п о к а з а л , ч т о
п о л у ч а е т с я и н о й
р е з у л ь т а т , е с л и
в ы б р а т ь д р у г у ю
т о ч к у о т с ч е т а .



Р е з к о е Р и с . 31. Ч е р е п а л и ч и н к л а б и р и н т о д о н т а *Onchiodon* р а з н о г о
с о к р а щ е н и е в о з р а с т а (п о Ш и ш к и н у)

о т и к о -

о к ц и п и т а л ь н о г о б л о к а у т е т р а п о д (р и с . 30) д е л а е т к а у д а л ь н ы й к р а й ч е р е п а
н е н а д е ж н о й в е х о й . М . А . Ш и ш к и н в ы б и р а е т в к а ч е с т в е о р и е н т и р а г р а н и ц у
б л о к о в , з а д н и й к р а й т е м е н н о й к о с т и . Т о г д а о к а з ы в а е т с я , ч т о п р и п е р е х о д е
к т е т р а п о д а м г л а з н и ц а п е р е м е щ а л а с ь в п е р е д ! М . А . Ш и ш к и н н а г л я д н о
д е м о н с т р и р у е т э т о т п р о ц е с с н а п р и м е р е в о з р а с т н ы х р а з л и ч и я (р и с . 31):
г л а з н и ц у « о т г о н я е т » в п е р е д у с к о р е н н ы й р о с т л е ж а щ и х п о з а д и н е е к о с т е й .

М . А . Ш и ш к и н с о б р а л н е в ы з ы в а ю щ и е с о м н е н и я п р и м е р ы
п е р е п о л з а н и я к а н а л о в б о к о в о й л и н и и п о к о с т я м . В ч а с т н о с т и ,
г и о м а н д и б у л я р н ы й ж е л о б о к п е р е п о л з с н а ч а л а с п р е д к р ы ш к и н а
ч е ш у й ч а т у ю к о с т ь , а п о т о м д а л ь ш е — н а к в а д р а т н о с к у л о в у ю ; в о п р о с в
т о м , к а к е е с л е д у е т н а з ы в а т ь . Д р у г о й п р и м е р : э к с т р а с к а п у л я р н ы е к о с т и
р ы б н е и м е л и п о д с о б о й х р я щ е в о г о ф у н д а м е н т а , а с в о б о д н о н а в и с а л и н а д
м у с к у л а т у р о й , п о э т о м у о н и и с ч е з л и у т е т р а п о д ; п е р е м е щ е н и е п о п е р е ч н о г о
к а н а л а в п е р е д , н а т а б л и ч н у ю и з а д н е т е м е н н у ю к о с т и б ы л о в э т и х
у с л о в и я х е д и н с т в е н н о й в о з м о ж н о с т ь ю с о х р а н е н и я е г о с в я з и с ч е р е п о м .

Теория Севе-Сёдерберга

Эта теория была выдвинута на десять лет раньше, чем обсуждавшаяся выше теория Уэстолла, но интерес к ней существенно повысился после появления альтернативы. Мысль Дж. Севе-Сёдерберга (1932, 1935, 1936) шла как бы в обход, ставя под сомнение прямую постановку вопроса, какую применил Т. Уэстолл. Действительно, вера в то, что у тетрапод обязательно найдется безукоризненный гомолог любой кости рипидистий, в определенной степени наивна. Существуют и противоположные свидетельства, особенно при учете следующих обстоятельств. Во-первых, если процесс анизомеризации сопровождался объединением костей и обусловил их комплексную природу, то тем самым возникли предпосылки к принципиальной неполноте гомологии. Во-вторых, у рипидистий встречаются варианты с удвоением некоторых костей, да и у современных

рыб некоторые кости (например, лобные) развиваются из множественных закладок. Дж. Севе-Седерберг предложил гипотезу относительно исходного набора окостенений спорного участка крыши у ранних рипидистий, а также их судьбы в онтогенезе рипидистий и ранних тетрапод. Согласно этой гипотезе, исходно существовали 2 пары лобных костей — лобная-1 и лобная-2 (между последними стабильно располагалось теменное отверстие) — и 2 пары теменных костей — передние и задние. У рипидистий дефинитивная (т.е. характерная для взрослых) лобная кость образована слиянием лобной-1 и лобной-2, а у стегоцефалов так называемая теменная кость возникла путем слияния лобной-2, несущей теменное отверстие, и передней теменной.

Проведенные Н.С.Лебедкиной (1979) исследования развития черепа хвостатых амфибий показали, что исходно у них развиваются 3 пары лобных костей, каждая — над одной из стоек мозгового черепа (см. рис. 22 Б). Их дефинитивная «теменная» кость в действительности — лобнотемная (как и у бесхвостых амфибий). Таким образом, в итоге наиболее вероятным представляется исходное существование даже не двух, как предполагал Дж. Севе-Сёдерберг, а трех пар лобных костей.

Висцеральный череп

Эмбриональные источники

Хрящевые зачатки частей висцерального черепа (рис. 32)

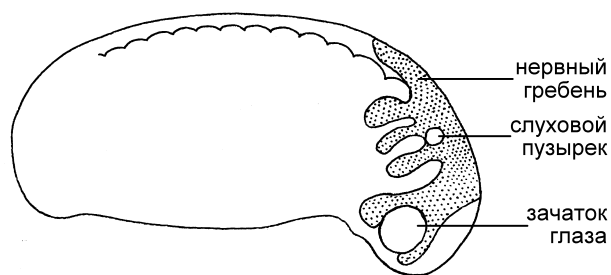


Рис. 32. Эмбриональные источники висцерального черепа. Личинка амфибии (по Ромеру и Парсонсу, с изменениями)

формируются из материала нервных гребней — эктомезенхимы (т.е. мезенхимы эктодермального происхождения). Важной предпосылкой такой судьбы нервных гребней в области головы послужило существование здесь иных источников нейробластов и нейронов для ганглиев чувствующих и автономных

нервов (см. с. 000); это утолщения эктодермы, так называемые плакоды.

Висцеральный череп у бесчелюстных

Он неплохо изучен у остеоострак из цефаласпидоморф (рис. 33): реконструкции, изготовленные Э. Стеншио по шлифам, передают форму и расположение жаберных мешков, а также строение периферической нервной системы. А. Ромер уверенно установил нумерацию нервов,

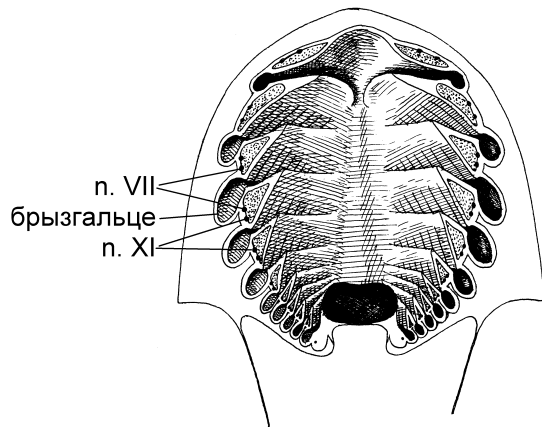


Рис. 33. Реконструкция внутреннего строения глотки и жаберных мешков бесчелюстного из группы *Osteostraci*, вид снизу (по Стеншио, В интерпретации Ромера)

приняв заключение, что челюстной дуге соответствует третья висцеральная дуга, брызгальцу — третья висцеральная щель. Вентральный щит головы подвижен (способен прогибаться) и потому построен мозаично; его движения обеспечивали прокачивание воды. Вообще значение висцерального скелета состояло в том, что он поддерживал зияние жаберных мешков.

Среди круглоротых у миноги передние висцеральные дуги (пребранхиальные, т.е. преджаберные) использованы для

построения присасывательного аппарата.

Для миноги характерна нерасчлененная жаберная решетка, расположенная на небольшой глубине под кожей, снаружи от образующих дыхательный аппарат жаберных мешков. Она образована восемью тонкими, слегка извилистыми жаберными дугами, которые соединены между собой четырьмя парными продольными стержнями — так называемыми комиссурами. (Роstralнее решетки расположен мандибулярный хрящ — производный еще одной висцеральной дуги.) Эта охватывающая дыхательный аппарат корзинка способная только к упругой деформации, которая контролируется одним единственным набором мышц (кольцевыми волокнами поверхностного жаберного констриктора, см. с. 00). Имеет место простейшая схема управления, поскольку констриктору нет иного антагониста помимо упругости эластичных жаберных дуг. Расширение решетки висцерального скелета под влиянием упругости обуславливает всасывание воды жаберными мешками. Важную роль играет при этом чашеобразный сердечный хрящ, прикрепленный к решетке сзади: он предотвращает вдвигание в нее внутренностей в ответ на разрежение.

Общие особенности висцерального скелета челюстноротых (эктобранхиат)

У рыб висцеральный скелет подразделен на отдельные членики (рис. 34), единственная продольная связь (копула), также членистая, расположена вентрально, на средней линии. Каждая жаберная дуга расчленена на 4 парных элемента, по порядку сверху вниз: pharyngobranchiale, epibranchiale, ceratobranchiale и hypobranchiale.

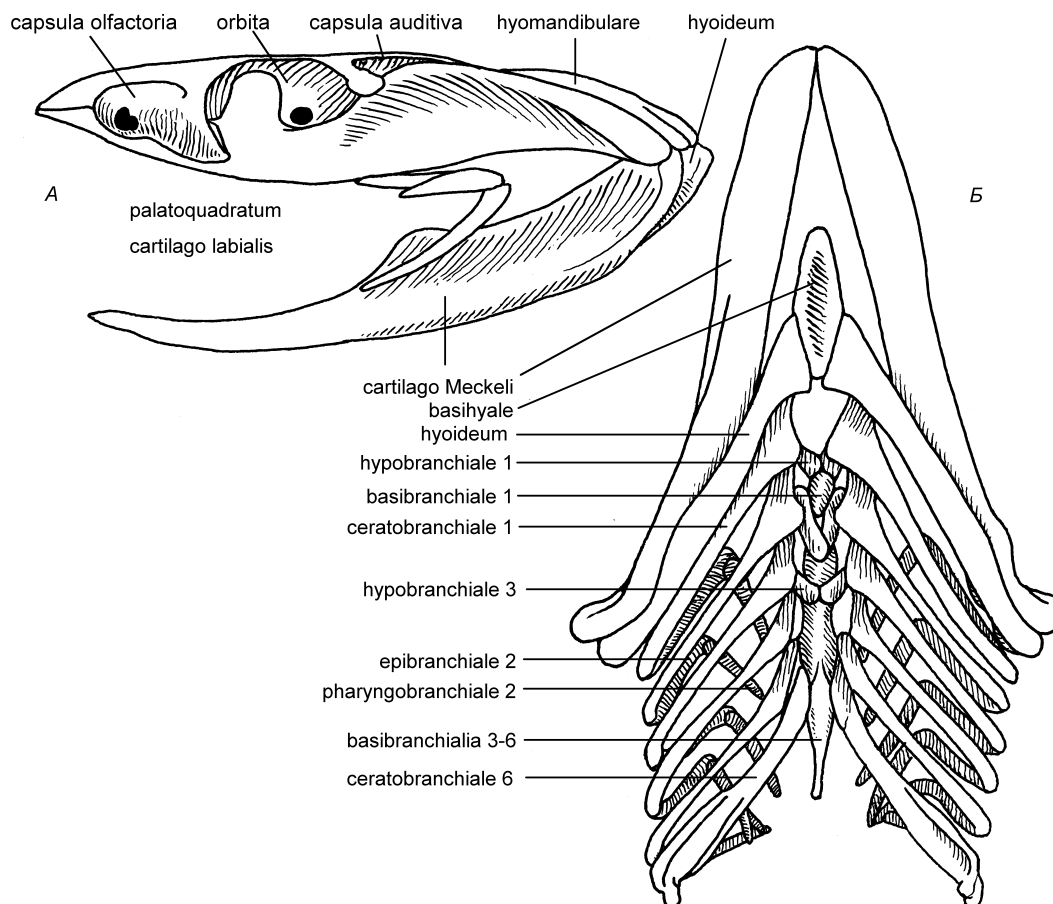


Рис. 34. Череп *Chlamydoselachus anguineus*: А - вид сбоку, без жаберных дуг, Б – висцеральный череп, вид снизу (по Дейнега, с изменениями)

Последние соединены с непарными члениками — копулами (basibranchiale). В двух передних жаберных дугах осетровых рыб, а также вымершей кистеперой рыбы – рипидистии *Eusthenopteron* (по Jarvik, 1954; см. с. 00) pharyngobranchiale вильчато, раздвоено на supra- и infrapharyngobranchiale. Эта раздвоенность верхнего элемента считается первичной чертой висцеральных дуг.

Членистые жаберные дуги распрямляются и складываются, при этом дно ротоглоточной полости смещается вниз и вверх, а полость работает как насос, соответственно набирая воду и выдавливая ее наружу через жаберные щели (ротовое отверстие при этом должно быть закрыто, как и брызгальца, которые снабжены специальными клапанами). Таким образом осуществляется гулярное дыхание. Оба движения совершаются активно — за счет мускулатуры. (Особенно эффективно опускают дно ротоглоточной полости идущие к висцеральным дугам от коракоидной части плечевого пояса подъязычные мышцы.)

Челюстная дуга специализировалась в схватывании на базе конструкции, типичной для жаберных дуг. На этот счет существуют традиционные, довольно широко принятые представления, которые,

однако, в свете данных, добытых шведскими палеонтологами (см. ниже), приходится признать устаревшими, по крайней мере, в отношении кистеперых рыб.

Согласно традиционным представлениям, небноквадратный хрящ — это в основном еrimandibulare, а меккелев хрящ — почти исключительно ceratomandibulare (возможно, с остатками hyomandibulare). Челюстную дугу считают третьей висцеральной дугой. Основания к такому заключению дают сравнение рыб с остеоостраками (по реконструкции Э. Стеншио, но в толковании А. Ромера), двойственность (чаще всего эмбриональная) ганглия тройничного нерва, присутствие двух пар губных хрящей в верхней челюсти акул и т.п.

Примечательна судьба эмбрионального материала первых двух висцеральных дуг, которые считаются у челюстноротых редуцированными. Считают, что эктомезенхима, возникающая из предглазничного выступа нервного гребня (см. рис. 32), используется для формирования передних участков трабекул, т.е. частей мозгового черепа.

Эволюция висцерального черепа у рыб

У акантодий челюстная дуга прикрепляется к мозговому черепу самостоятельно (в области заглазничного отростка черепа), а позади челюстной дуги все висцеральные дуги построены, как типичные жаберные. Любопытно, что своеобразная жаберная крышка, образованная многочисленными кожными окостенениями, прикреплена к челюстной дуге.

Т. Гексли предложил очень простую типологию (формальную классификацию) особенностей строения висцерального черепа позвоночных, имея в виду способ крепления висцеральных дуг к черепу — тип подвески. Для акантодий характерен простейший тип, который Т. Гексли выдвинул как гипотетический, — протостилия. У хрящевых рыб представлены все три остальных типа подвески, которые различал Т. Гексли. Во-первых, это амфистилия, характерная для примитивных акул (плащеносной, шестижаберной и семижаберных). У них имеет место самостоятельное крепление небноквадратного хряща к заглазничному отростку мозговой капсулы, но проявляется и соответствующая специализация следующей висцеральной дуги — подъязычной. Ее дорсальный элемент, гиомандибуляре (hyomandibulare, образованное эпигиальным элементом), прочно причленяется верхним концом к черепу, а нижним соединяется с гиоидом (hyoideum, гомологом ceratohyale) и, кроме того, через связки — с небноквадратным и меккелевым хрящами, тем самым приобретая роль подвеска челюстной дуги.

Во-вторых, это гиостилия, характерная для большинства акул и

скатов — представителей подкласса эласмобранхий. Скелетная подвеска челюстной дуги осуществляется только через гиомандибуляре, самостоятельный контакт небноквадратного хряща с черепом разорван. Благодаря этому увеличена подвижность челюстной дуги как целого, что важно для акул при ловле добычи и для скатов при сборе бентосного корма. Эта подвижность нейтрализует невыгодное влияние выступающего впереди рта рострума, который служит несущей плоскостью, помогая в движении компенсировать избыточный вес, но лишает этих рыб возможности иметь конечный рот. Относительной свободой челюстной дуги обусловлена необходимость прочного срастания ее левой и правой половинок (рис. 34 Б), захватывающего у эласмобранхий (т. е. акул и скатов) как небноквадратный, так и меккелев хрящи.

Третий тип подвески, встречающийся у хрящевых рыб, это аутостилия химер — самостоятельное крепление небноквадратного хряща к мозговому черепу за счет непосредственного (и в данном случае абсолютно жесткого) прирастания, фактически полного слияния с мозговым черепом. Последнее освобождает от этой нагрузки подъязычную дугу, которая, однако, сильно изменена, по сравнению с жаберными дугами. Вероятно, она все же когда-то подверглась преобразованиям, связанным с участием в подвеске, и устранена от него вторично. Причина аутостилии химер — их склерофагия (питание животными, обладающими раковиной или жестким панцирем — ракообразными и моллюсками). Чрезвычайно мощно развиты раздавливающие челюсти с огромной массой мускулатуры, которая тянется к меккелеву хрящу не от одного лишь небноквадратного хряща, как у эласмобранхий, но в основном от мозгового черепа, а потому прижимает не только нижнюю челюсть к верхней, но и верхнюю — к черепу. Зона контакта между ними должна выдерживать большие нагрузки, что достигается прочным срастанием.

Строение висцеральных дуг у костных рыб

В составе челюстного аппарата костных рыб (рис. 35) различают первичную и вторичную верхнюю челюсть. Несомненный компонент висцерального скелета — это первичная верхняя челюсть, т. е. небноквадратный хрящ с возникающими в нем и на нем окостенениями (соответственно, замещающими и покровными). Среди них квадратная (*quadratum*) и задняя крыловидная кости (*metapterygoideum*) — замещающие, наружная и внутренняя крыловидные кости (*ecto-* и *entopterygoideum*) — покровные, небная (*palatinum*) — как правило смешанная (продукт срастания замещающей *autopalatinum* и покровной *dermopalatinum*). Вторичная верхняя челюсть сформирована в дополнение к первичной верхней челюсти снаружи и впереди от нее на краю панциря

И 3

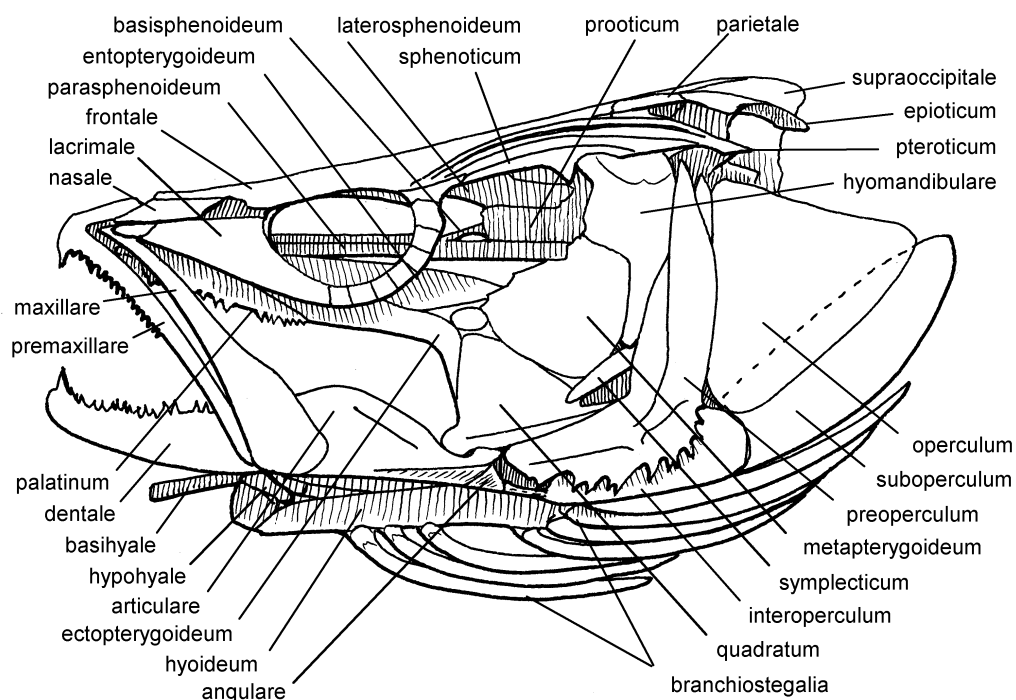


Рис. 35. Череп костистой рыбы на примере судака (*Lucioperca lucioperca*), вид сбоку

покровных костей, ограниченного ротовой щелью. Она состоит из двух парных костей — верхнечелюстной (*maxillare*) и предчелюстной (*premaxillare*).

Нижняя челюсть включает меккелев хрящ, задний отдел которого обычно занят сочленовной костью (*articulare*), и окружающий его набор покровных костей, главные из которых — крупная зубная (*dentale*) и более мелкие угловая (*angulare*), пластинчатая (*spleniale*), а у примитивных костных рыб — также надугловая, предсочленовная и серия венечных. Зубная кость фактически образует вторичную нижнюю челюсть, но всегда неразрывно связана с остальной ее частью.

Подъязычная дуга становится более многозвенной, чем у акулы. Как правило, в ней возникают два дополнительных членика — симплектик (симплектик; отсутствует у многоперых), результат подразделения гиомандибуляре, его вентральный фрагмент, и интергиале, или стилогиале (*interhyale* s. *stylohyale*), охрящевевшая или окостеневшая связка, соединяющая гиоид с гиомандибуляре и расширяющая свободу их взаимной подвижности в связи с оперкулярным дыханием.

Гиомандибуляре причленяется к отико-окципитальному блоку мозгового черепа у примитивных костных рыб двумя суставами (в двух точках), которые определенным образом ограничивают его подвижность. Они позволяют этому элементу лишь поворачиваться около оси (а именно, отгибаться вбок и прижиматься к черепу), проходящей через центры обоих суставов. Как будет показано ниже, взаимное расположение

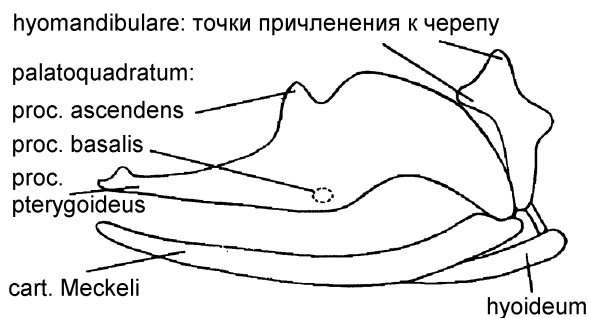


Рис. 36. Схема челюстной и подъязычной дуг рипидистий (по И.И. Шмальгаузену)

названных суставов позволяет судить об ориентации этой оси и тем самым дает важные отправные моменты для функционального анализа черепа.

В жаберных дугах у костных рыб имеются те же отделы, что и у хрящевых рыб, но как правило представленные замещающими окостенениями, на которые

налегают покровные — многочисленные мелкие зубные пластинки — образования той же природы, что и все покровные кости ротовой полости. Их распространение вплоть до задней жаберной дуги свидетельствует о глубине проникновения стомодеума — области эктодермальной выстилки глотки.

К числу вторичных костных компонентов черепа, целиком образованных покровными окостенениями, т.е. частями дерматокраниума, относятся, во-первых, описанные выше верхняя и нижняя вторичные челюсти, а во-вторых — бранхиостегальные элементы (*branchiostegalia*), за счет которых формируются и крупные кости жаберной крышки (*operculum*, *suboperculum*, *interoperculum*), а также гулярные пластинки (*gulare*); эти кости связаны с гиомандибуляре, щечной областью дерматокраниума и нижней челюстью.

Характер подвески челюстной дуги у кистеперых рыб

Картина, типичная для рипидистий, показана на рис. 36. Принадлежащее Т. Гексли понятие гиостилии приложимо здесь лишь условно. Реальная картина ближе к амфистилии, правда, не к амфистилии примитивных акул. Небноквадратные хрящи обеих сторон (т. е. контралатеральные) разобщены и взаимно подвижны, что возможно благодаря их опоре передним концом — крыловидным отростком (*processus pterygoideus*) — на обонятельную капсулу этмосфеноидного блока мозгового черепа. Кроме того, более свободный и нестабильный (размыкающийся при движении небноквадратного хряща вбок) контакт с этмосфеноидным блоком получают восходящий отросток (*pr. ascendens*) и базальный (*pr. basalis*, расположенный на медиальной стороне небноквадратного хряща и образующий так называемое базиптеригоидное сочленение).

Гиомандибуляре довольно типичным образом подвешивает задний конец небноквадратного хряща к отико-окципитальному блоку, прицеляясь к нему в двух точках обособленными суставами. Благодаря

этому, оно, как указано выше, обладает четко определенной подвижностью — качается в поперечном направлении, поворачиваясь около оси, об ориентации которой позволяет судить расположение суставов К. Томсон (1967) реконструировал в деталях движения черепа рипидистий (на примере *Ectosteorhachis*; рис. 37). Задирание рыла (этмосфеноидного блока), согласно предложенной им модели, сопряжено с разведением в стороны небноквадратных хрящей (половинок первичной верхней челюсти) вместе с челюстными суставами, расширением черепа (дерматокраниум обладал необходимой для этого гибкостью). Действительно, если точки подвижных сочленений обозначить буквами и соединить отрезками, получим два треугольника — ABC и ABD. Рассматривая череп сверху (рис. 37 B), легко видеть, что латеральное отведение области челюстного сустава (точки C) вместе с небноквадратным хрящом (AC) и гиомандибуляре (BC) неизбежно должно сопровождаться деформацией треугольника ABC. Но треугольник — жесткая фигура, и описываемое движение возможно только при условии растяжения отрезка AB, которое в данном случае возможно, оно означает задирание рыла, т. е. синхронную деформацию фигуры ABD. Другими словами, изменение углов треугольника возможно только в одном случае — при одновременном изменении длины сторон. В обсуждаемой модели происходят две согласованные деформации — отведение области челюстного сустава в сторону и задирание рыла (или столь же согласованные обратные движения).

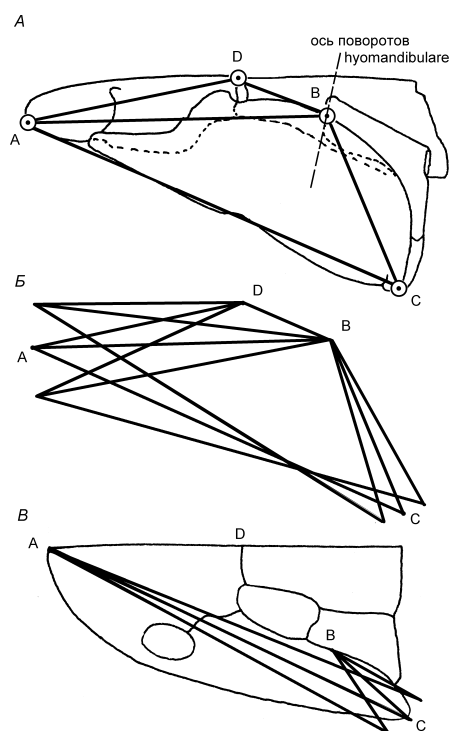


Рис. 37. Движения черепа рипидистии *Ectosteorhachis nitidus*: A — расположение опорных точек на черепе, вид сбоку; B — деформация треугольников, построенных по этим точкам; B — то же, вид сверху (по Томсону, с изменениями). Выбор точек на черепе: A — условный передний конец верхней челюсти, B — средняя точка причленения гиомандибуляре к черепу, C — соединение небноквадратного хряща с гиомандибуляре (область челюстного сустава), D — шарнир между блоками черепа (поперечный шов между parietale и postparietale).

Для оценки значения такой координации вертикальных и поперечных горизонтальных движений очень полезны идеи К. Гюнтера (1963), разработанные им в приложении к хищным рыбам. Обсуждая «проблему направления раскрытия рта», он показал необходимость разведения челюстей симметричным движением (нижней вниз, а верхней

соответственно вверх) относительно продольной оси тела преследующего хищника и траектории его движения; при этом пасть распахивается точно навстречу добыче. Вторая его идея – это «проблема щек», которая затрагивает роль поперечных движений боковых стенок ротовой полости, превращающих ее в хороший насос для всасывания мелкой добычи, полезный также с точки зрения дыхания.

У латимерии (*Latimeria chalumnae*; рис. 38), по данным К.Томсона (1967, 1970) и Р.

Александера (1973), строение висцерального скелета своеобразно. Прежде всего, элементы подъязычной дуги сочленены между собой более свободно, дуга в целом кажется более

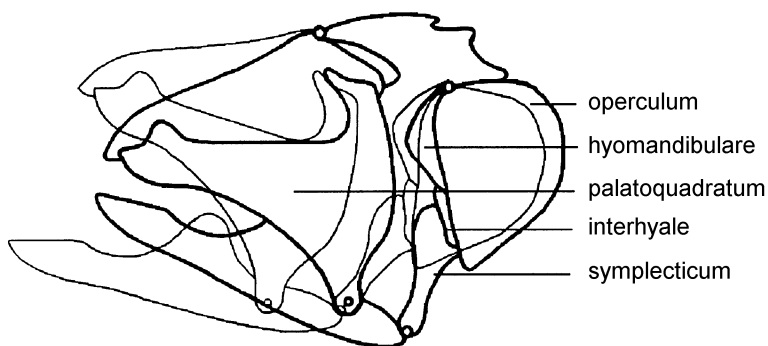


Рис. 38. Строение черепа латимерии и его движения (по Александеру)

«жидкой», но укреплена прочными продольными связками. Из-за этого верхний участок подъязычной дуги (гиомандибуляре, интергиале и симплектикум) обладает хорошей прочностью на растяжение, но не может передавать сил сжатия. Далее, этот участок дуги подвешивает к отико-окципитальному блоку мозгового черепа не первичную верхнюю челюсть, как это обычно для остальных амфи- и гиостильных рыб, а только нижнюю челюсть, прикрепляясь к ее уникально длинному заднему отростку.

Первичная верхняя челюсть подвешена у латимерии только к атмосферноидному блоку, но зато в двух точках и при том подвижно. Переднее крепление — крыловидным отростком (к обонятельной капсуле), заднее — восходящим отростком (к задней части блока). Верхняя челюсть может поворачиваться около линии, соединяющей эти точки, совершая поперечные (медиолатеральные) движения.

Подвижность черепа в целом выглядит следующим образом. Движения задиранья рыла независимы от поперечного движения первичной верхней челюсти (и щек), но эффективно связаны с вертикальными движениями нижней челюсти. При этом, поскольку подвешивающий участок подъязычной дуги передает только силы натяжения, связь односторонняя. Она выражается в опускании нижней челюсти в ответ на задиранье рыла (одновременно с ним) и опускании рыла при активном закрывании рта (мышцами-аддукторами нижней челюсти). Поперечные движения щек, эффективно изменяющие объем

ротоглоточной полости и тем самым способствующие прокачиванию воды, осуществляются специальными мышцами (*m. levator arcus palatini*), вне зависимости от положения рыла и нижней челюсти.

Управление движениями рыла у кистеперых рыб

Кистеперым рыбам присуща мышца, способная эффективно опускать рыло (у латимерии – парная) – подчерепная (*m. subcephalicus*, рис. 39 А), но мышц, от которых можно было бы ожидать способности задирать, поднимать рыло, обнаружить не удалось. В итоге, хотя по всем косвенным признакам задиранье рыла вполне реально, механизм его осуществления долго составлял мучительную загадку.

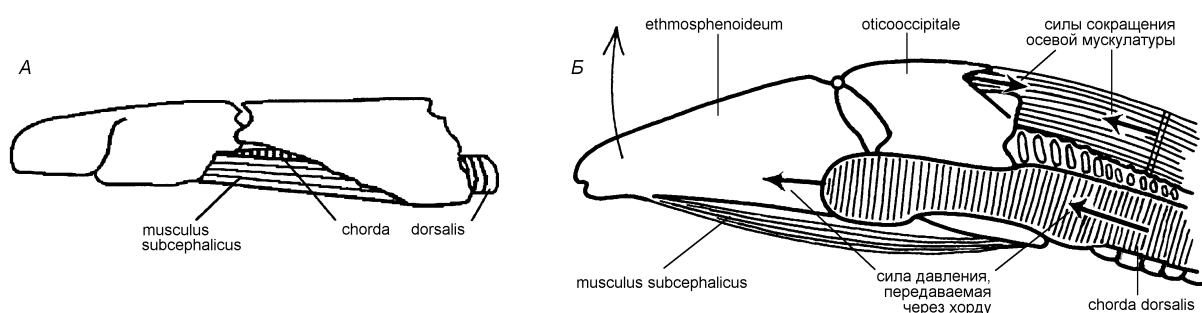


Рис. 39. Положение подчерепной мышцы (*m. subcephalicus*) при мозговом черепе *Ectosteorhachis nitidus* (по Томсону)

К. Томсон привлек в качестве гипотетического источника этого эффекта продольные мышцы-опускатели нижней челюсти, оканчивающиеся на ее симфизе. Как он предположил, у рипидистий усилие этой мышцы преобразовывалось нижней челюстью (действовавшей подобно лестнице-стремянке, разъезжающейся на скользком полу) из продольного в поперечное, передавалось через челюстные суставы на половинки первичной верхней челюсти и раздвигало ее, тем самым задирая рыло. У латимерии рыло якобы поднимается непосредственно под влиянием опускания нижней челюсти.

Но при тщательном сопоставлении с материалом гипотеза Томсона встречает непреодолимые трудности. Во-первых, у латимерии, как уже говорилось, гибкая подъязычная дуга не может передавать сил сжатия и потому — вызывать задиранье рыла в ответ на открывание рта. Во-вторых, эксперимент К. Томсона со свежим трупом латимерии (хранившимся в морозильнике и размороженным) показал, что при задираньи рыла расстояние между точками начала и окончания упомянутой продольной мышцы, идущей к симфизу нижней челюсти, увеличивается, а не сокращается. Это значит, что мышца может сокращаться при этом только в уступающем режиме, т. е. не стимулировать обсуждаемое движение, а тормозить его.

В то же время отступить К. Томсону было некуда (ведь рыло у кистеперых рыб все же должно было задирааться какой-то силой!), и он продолжал настаивать на своей гипотезе, пытаясь сгладить ее противоречия довольно искусственными логическими приемами.

В действительности череп кистеперых вполне поддается функциональному анализу, позволяющему судить о его возможностях, но этот анализ выявляет конструктивные приспособления не к задиранью рыла, а к его опусканию, как будто задиранье представляет собой некое исходное условие, навязанное извне влияние, которое необходимо преодолевать. Этот внешний фактор, задирающий рыло, — передний конец хорды, расположенный между блоками.

Как было отмечено выше (с. 00), несжимаемая в продольном направлении хорда противостоит усилию осевой мускулатуры, тем самым обуславливая изгибание тела при ундуляционном плавании. Это значит, что полужидкое содержимое хорды при сокращении мышц находится под давлением, что в полной мере относится и к переднему отрезку хорды, расположенному между блоками черепа. По этой причине данный отрезок имеет тенденцию удлиняться и отталкивать вперед вентральный край атмосферноидного блока, тем самым поднимая рыло (рис. 39 Б). При задираньи и опускании рыла содержимое хорды неизбежно должно продольно перемещаться, разрушая тонкие протоплазматические перегородки между обширными вакуолями. И действительно, хорда латимерии представляет собой толстостенный канал, заполненный жидкостью, в которой плавают редкие лохмотья.

Таким образом, наполненная жидкостью хорда работает в качестве гидропривода, перенося на передний конец усилие мышц, одевающих ее более каудальное продолжение. У всех кистеперых в голове сохранена часть исходной осевой мускулатуры, чтобы контролировать длину переднего отрезка хорды. А у латимерии, благодаря присущему ей особому механизму, к этому «состязанию» с мускулатурой туловища подключены и мощные аддукторы нижней челюсти.

Особенности висцерального черепа двоякодышащих рыб

Двоякодышащим рыбам присуща аутостилия вследствие адаптации к склерофагии и свобода подъязычной дуги, которая утратила свою роль в подвеске, по-видимому, вторично (как у химер), поскольку ее строение сильно изменено, по сравнению с жаберными дугами. Отсутствует вторичная верхняя челюсть (верхнечелюстная и предчелюстная кости), а в нижней челюсти — зубная кость. Зубные пластинки, обрабатывающие корм, расположены на небных и венечных костях. Вследствие аутостилии парализована поперечная подвижность челюстной дуги, а потому нет

условий и для оперкулярного дыхания. Используется механизм гулярного дыхания — за счет вертикального движения дна ротовой полости — как у хрящевых рыб.

Эволюция висцерального черепа лучеперых рыб

У ранних представителей группы палеонисков имеется общее сходство с рипидистиями в форме черепа и конструкции челюстного аппарата (в частности, по типу подвески, рис. 40). Длинная ротовая щель разрезает щеку почти до самой жаберной крышки; видимо, эти рыбы охотились на относительно крупную добычу.

Гиомандибуляре было сильно отклонено назад и поворачивалось около круто (почти вертикально) ориентированной оси. При отведении первичной верхней челюсти вместе с гиомандибуляре вбок возникала проблема деформации треугольника, как и у рипидистий, которая однако разрешалась иначе, чем в их двублочном черепе, — за счет деформации подъязычной дуги (соответствующей отрезку ВС на рис. 37) вследствие движений симплектикума относительно собственно гиомандибуляре. Возможно, этим фактором и обусловлена фрагментация гиомандибуляре у костных рыб.

Кости жаберной крышки у ранних палеонисков были необычно узки и потому не заключали под собой полости существенного объема, располагавшейся снаружи от жабр. В силу этого они не создавали условий

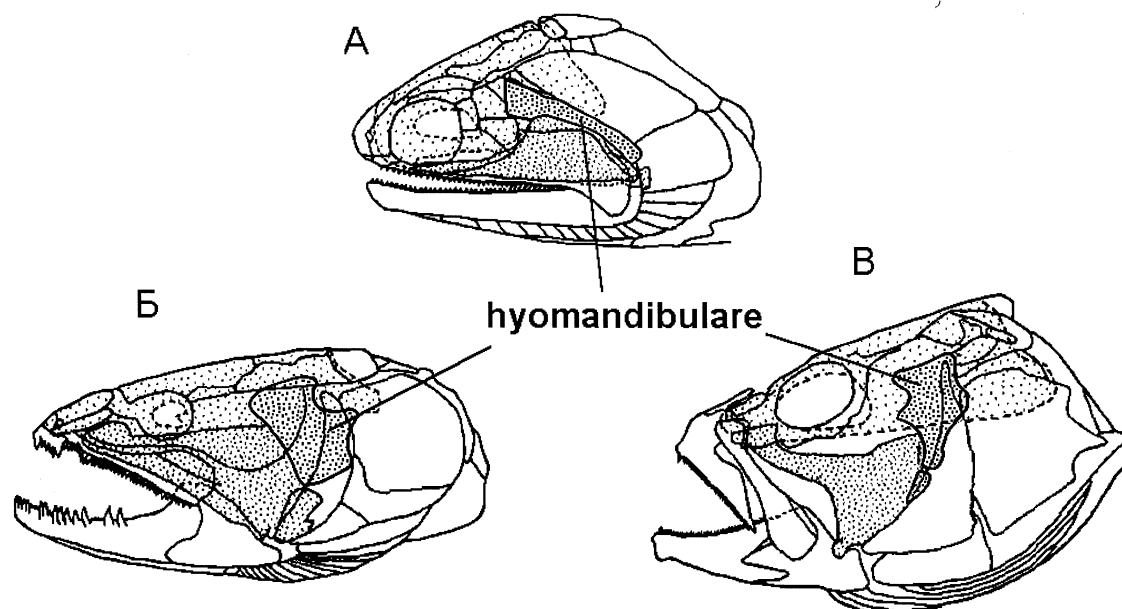


Рис. 40. Преобразование компоновки черепа в эволюции лучеперых рыб, вид сбоку: А — череп раннего палеониска; Б — череп современного костного ганоида — ильной рыбы (*Amia*); В — череп костистой рыбы. Бледно заштрихован осевой череп, гуще — элементы суспензориума (по Ромеру и Парсонсу)

для осуществления оперкулярного дыхания, как у костистых рыб (см. ниже), а могли играть лишь роль клапана при другом насосе. В роли такового могла выступать только ротоглоточная полость, которая действовала в этом случае двояким образом — как по принципу гулярного дыхания (с вертикальными движениями дна ротоглоточной полости), так и за счет боковых движений половинок челюстного аппарата.

У поздних палеонисков произошли преобразования, направленные на более производительное прокачивание воды для всасывания мелкой добычи и дыхания. Прежде всего, это укорочение ротовой щели — фактическое смещение рта вперед, приведшее к увеличению площади щек и объема замкнутой камеры ротоглоточной полости. Этот объем — очевидное условие производительности насоса, а смещение вперед и уменьшение рта повышает эффективность всасывания. Всасывание не направленно, а потому, чтобы захватить мелкую добычу, хищник должен втянуть в себя порцию воды в виде шара, в котором заключена эта добыча. Чтобы повысить «цепкость» такой ловушки, важно вынести подальше вперед центр упомянутого шара, что и достигалось в результате укорочения разреза рта.

Смещение челюстного сустава вперед произошло с одновременным укорочением и переориентацией гиомандибуляре: этот элемент переместился в целом вперед, а ось его поворотов стала приблизительно горизонтальной. Из-за рострального перемещения гиомандибуляре верхняя костная пластинка расположенной позади него жаберной крышки расширилась, превратившись из клапана в стенку обширной оперкулярной полости. Роль клапана перешла к вентральным бронхиостегальным пластинкам. Крупная оперкулярная полость — камера переменного объема снаружи от жабр — приобрела роль насоса, освобождающего ротоглоточную полость от активного участия в дыхании.

У костных ганоидов, прямых наследников поздних палеонисков (рис. 40, Б), образовался суспензориум — жесткий комплекс верхней челюсти, гиомандибуляре и симплектикума, характерный также для костистых рыб. Основная предпосылка для их срастания — отмеченная выше переориентация гиомандибуляре. Когда близкая к горизонтали ось его поворотов относительно черепной коробки прошла через точку подвески первичной верхней челюсти к обонятельной области, эта ось стала общей для дорсальных элементов обеих дуг — они стали отгибаться вбок как одно целое, приобрели взаимную неподвижность и потому срослись.

Суспензориум представляет собой очень крупную сплошную пластинку, обширный внутренний каркас щеки, сделавший ее наружный каркас — щечную область дерматокраниума — ненужным (и даже вредным, поскольку он заключил бы аддукторные мышцы в замкнутую костную камеру постоянного объема). Этим и обусловлена отмеченная выше редукция щечной области.

Мелкие вентральные бранхиостегальные пластинки, сидевшие у палеонисков на нижней челюсти (как и у рипидистий), постепенно переселяются на гиоид. У амии этот процесс еще не завершился: на нижней челюсти остаются три бранхиостегалии. Вентрально лежит крупная непарная гулярная пластинка.

У костистых рыб описанные выше процессы завершены (рис. 40, В). Все бранхиостегалии крепятся к гиоиду, полностью редуцирован покровный панцирь щеки, отчего стал свободным задний конец вторичной верхней челюсти, еще сильнее укорочена ротовая щель. У многих сформирован так называемый максиллярный аппарат, позволяющий выдвигать вперед вторичную верхнюю челюсть наподобие хоботка. Р. Александер считает, что он параллельно развился в разных группах, и насчитывает, по крайней мере, 7 независимых вариантов. Тем самым осуществилось дальнейшее продольное растягивание ротоглоточной полости, перемещение вперед и укорочение ротовой щели. Рот может вытягиваться в трубку, армированную сверху верхнечелюстной и предчелюстной костями.

Управление выдвиганием предчелюстной кости осуществляется по-разному. Более простой вариант — через опускание нижней челюсти, более совершенный — через поперечные движения суспензориюв, вне зависимости от положения нижней челюсти. Последний вариант особенно выгоден, поскольку позволяет схватить добычу, закрыв рот при выдвинутых челюстях, и лишь потом втянуть их.

Осетровым рыбам (так называемым хрящевым ганоидам) присуща очень своеобразная конструкция висцерального аппарата, в которой многие типичные для костных рыб черты не выражены; скорее всего, в результате вторичных изменений (т. е. более поздних, маскирующих исходную картину). У них отсутствуют признаки амфистилии, поскольку утрачена опора первичной верхней челюсти на обонятельную область мозгового черепа. Согласно недавней гипотезе А.А. Цессарского (1988), просто редуцировалась имевшая эту опору передняя часть челюсти, а ее остатки сохранились в виде маленьких хрящиков — скелетной основы щупалец на вентральной стороне роострума. В результате челюстная дуга связана с черепом только через гиомандибуляре — налицо типичная (правда, вторично) гиостильная подвеска. Она обеспечивает высокую подвижность челюстной дуги — выдвигание рта в виде своеобразного хоботка для схватывания и извлечения из донного грунта бентосных беспозвоночных. В этом есть сходство со скатами, но подвижность свободнее (с большим размахом), поскольку у осетровых имеется двухзвенная подвеска — гиомандибуляре характерным для костных рыб образом расчленено на собственно гиомандибуляре и симплектикум, которые относительно велики и взаимно подвижны.

За утратой первичной верхней челюстью передней опоры на череп у

осетровых с неизбежностью последовало жесткое взаимное срастание ее половинок по средней линии, аналогичное характерному для элазмобранхий (акул и скатов). Это срастание исключает поперечную подвижность щек. Первичная верхняя челюсть при выдвигании выезжает вниз по специальной гладкой поверхности черепа — будто на салазках. Гладкая поверхность облицована крупным парасфеноидом, а площадь салазок увеличена за счет прирастающего сзади к первичной верхней челюсти дополнительного хряща — так называемой небнокрыловидной пластинки.

Оперкулярного дыхания у осетровых нет, поскольку оперкулярная полость мала и не герметична (жабры видны снаружи сквозь щель), а поперечная подвижность частей висцерального аппарата скована срединным срастанием половинок челюстной дуги.

Любопытная черта осетровых, скорее всего, — примитивная — это уже упомянутые выше раздвоенные фаринго-элементы двух передних жаберных дуг.

Представления шведской школы палеонтологов о висцеральном скелете рыб

Эти представления изложены в работах Э. Ярвика (1944, 1954), ученика и последователя Э. Стеншио изучавшего окаменевшие остатки бесчелюстных путем изготовления серийных шлифов. Он решил воспользоваться той же методикой при исследовании черепа рипидистии. В ходе специальной экспедиции в Канаде был найден небольшой экземпляр *Eusthenopteron* с черепом длиной 9 см. В ходе исследования череп был уничтожен последовательной шлифовкой, но его внутреннее строение восстановлено с помощью пластической реконструкции по детальным рисункам шлифов, сделанных с промежутками 0,05 мм. В соответствии со стандартными приемами пластической реконструкции были построены восковые модели в масштабе 10:1. Эта работа заняла 20 лет, правда в этот период вклинилась Вторая мировая война.

Исследованный образец имел несколько коротко и притом косо отколотый затылок; в его толще сохранились первая левая жаберная дуга (рис. 41) и часть второй, позволившие уверенно судить о принципиальном (предположительно, исходном) строении висцеральной дуги. Она имеет два фарингоэлемента — *infra-* и *suprapharyngobranchiale*. Каждый элемент дуги, за исключением супрафарингеального, несет на

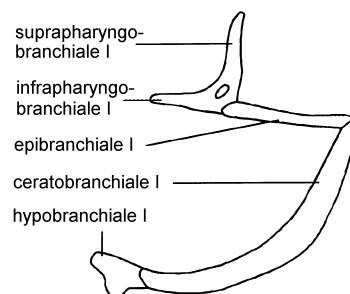


Рис. 41. Первая жаберная дуга *Eusthenopteron*, вид слева (по Ярвику)

себе скопления мелких зубов, которые нередко подстилаются или бывают заменены покровными костями — так называемыми зубными пластинками. При отсутствии различных элементов самой дуги эти пластинки и зубы, как полагал Э. Ярвик, могут служить симптомами, позволяющими судить о былом существовании самостоятельных частей висцерального скелета.

Вблизи места причленения к черепу гиоидной (подъязычной) дуги обнаружены зубные пластинки инфрафарингогиального элемента. Во-первых, это горизонтальная инфрафарингогиальная пластинка — хорошо заметная снизу округлая бляшка, обсуждавшаяся выше (с. 00) в качестве парного заднего зачатка парасфеноида, во-вторых, восходящая, которая представлена набором мелких пластинок, прилегающих сбоку к поверхности слуховой капсулы и выстилавших канал брызгальца (рис. 42 А). Расположение зубных пластинок в целом впереди от гиомандибуляре (т. е. эпигиале) позволило Э. Ярвику предположить, что оба фарингогиальных элемента вошли в состав стенки слуховой капсулы (рис. 42 В).

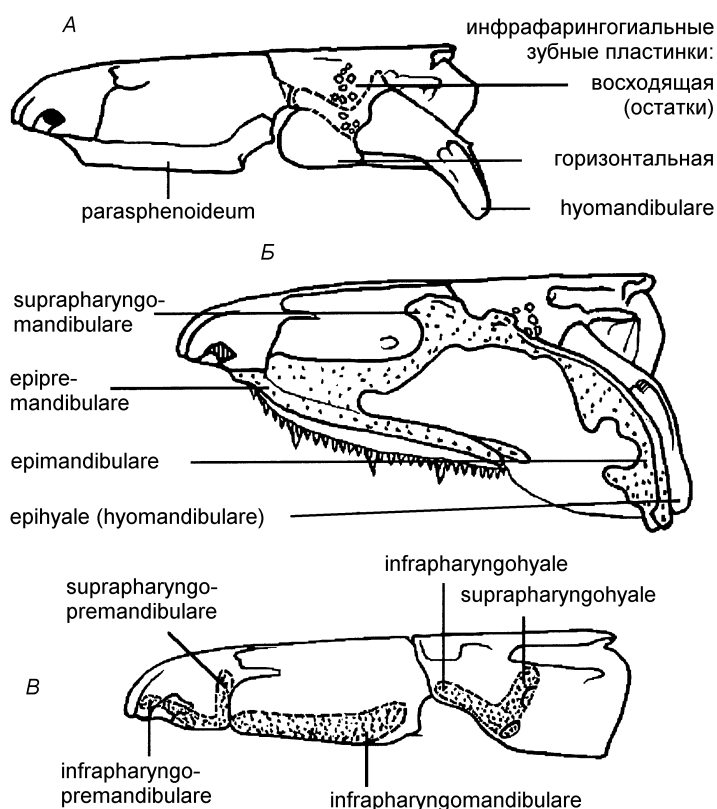


Рис. 42. Судьба дорсальных элементов передних висцеральных дуг у *Eusthenopteron*, по представлениям Ярвика, вид сбоку: А — предполагаемые остатки инфрафарингеальных зубных пластинок: мозговой череп с гиомандибуляре, пунктиром показаны предполагаемые контуры фарингогиальных элементов; Б — состав небноквадратного хряща; В — предполагаемое участие висцеральных дуг в построении мозгового черепа

Что касается небноквадратного хряща, то конфигурация замещающей части первичной верхней челюсти наводит на мысль об участии в ее формировании эпи-элементов двух (!) последовательных висцеральных дуг (рис. 42 *Б*). Получается, что квадратная часть хряща — это эпимандибуляре, элемент собственно челюстной дуги, при верхнем конце которого нужно искать следы обоих фаринго-элементов. По мнению Э. Ярвика, *infrapharyngomandibulare* вошло в череп в качестве трабекулы (рис. 42 *В*), а *suprapharyngomandibulare* сохранилось на квадратной части небноквадратного хряща в виде восходящего отростка (*proc. ascendens*, рис. 42 *Б*); горизонтальная инфрафарингомандибулярная зубная пластинка превращена во вторично непарную главную (переднюю) часть парасфеноида, а восходящая инфрафарингомандибулярная — в его парный восходящий отросток (рис. 42 *А*), несущий желобок для канала соответствующей висцеральной щели (преспиракулярной).

Окостеневшая передняя часть небноквадратного хряща — аутопалатинум — это часть предчелюстной дуги (*epipremandibulare*). Оба фарингопремандибулярных элемента, как предположил Э. Ярвик, вошли у рипидистий в состав стенки обонятельной капсулы, а горизонтальная инфрафарингопремандибулярная зубная пластинка представлена сошником. Перемычку, соединявшую *epimandibulare* и *epipremandibulare* в составе небноквадратного хряща, Э. Ярвик счел вторичным образованием, возникшим из такого обычного хрящевого зачатка в висцеральном аппарате, как жаберные лучи (образующие у акул стебельчатый каркас жаберных перегородок).

Меккелев хрящ целиком относится только к одной — собственно челюстной дуге (т. е. это, в основном, *ceratomandibulare*).

В итоге оказывается, что представления Э. Ярвика отличаются от общепринятых в основном по двум линиям. Во-первых, это сложный состав небноквадратного хряща, которому противостоит нижняя челюсть, производная лишь одной дуги. Причина такой асимметрии, возможно, кроется в неравноплечей конфигурации висцеральных дуг, о чем можно судить по первой жаберной дуге. На рисунке 41 ясно видно, что короткое *epibranchiale* не может служить полноценным антагонистом длинного *ceratobranchiale*, к тому же надставленного приросшим гипо-элементом. Вторая необычная черта воззрений Э. Ярвика — представление о существенном участии висцерального скелета (его фаринго-элементов) в построении нейрокраниума (рис. 42 *В*).

Х. Бьерринг (1977) целенаправленно искал не одну, а две пары предчелюстных дуг — собственно предчелюстную и терминальную. В качестве главного источника новых сведений, аргументов для оригинальных суждений ему служили процессы эмбрионального морфогенеза головы современных форм. Он изучал эмбриогенез черепа акул, амий и т.п. Одно из его смелых допущений — гипотеза о гомологии

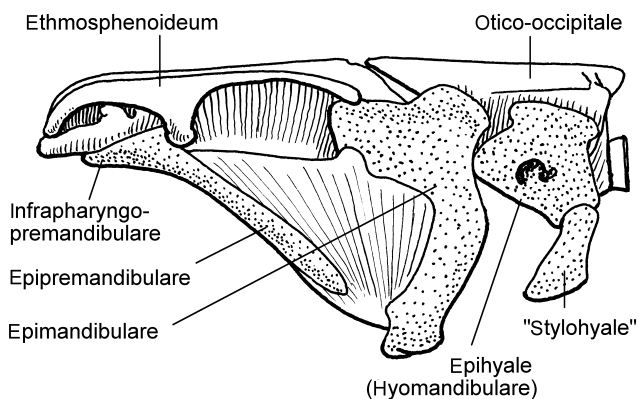


Рис. 43. Череп целаканта *Nesides* (по Ярвику и Бьеррингу, с изменениями)

(entopterygoideum). Но *infrapharyngopremandibulare* здесь не погружено в стенку обонятельной капсулы, как у *Eusthenopteron*, а жестко прирастает к *epipremandibulare* (autopalatinum) в качестве обращенного вперед отростка вместе с лежащей на его нижней стороне зубной пластинкой (т. е. сошником). Поэтому кость, расположенную на обонятельной капсуле, как это обычно для сошника, Х. Бьерринг принимает за зубную пластинку терминальной дуги и дает ей новое имя – *glochinale*.

Небноквадратному хрящу акулы этот автор, на основании полученных им данных о динамике зубных полей в онтогенезе, приписывает тот же состав, что и у целакантов — *infrapharyngo-* и *epipremandibulare*, а также *epimandibulare*. Губные хрящи, как полагает Х.Бьерринг, не имеют отношения к основным элементам висцеральных дуг, они сформировались из жаберных лучей. Меккелев хрящ, принадлежащий одной лишь челюстной дуге, включает как *cerato-*, так и *hyomandibulare*.

У двоякодышащих, согласно заключению Х.Бьерринга, небноквадратный хрящ включает части лишь одной висцеральной дуги — челюстной. Это *epimandibulare*, а *infrapharyngo-mandibulare* (образующее, по данным Э. Ярвика, трабекулу рипидистий) прирастает к нему в качестве так называемого базального отростка. Элемент предчелюстной дуги — *epipremandibulare* — влит в основание черепа и обычно считается у двоякодышащих трабекулой. В нижней челюсти обнаружены остатки двух дуг.

обонятельного мешка первого жаберному мешку.

Но он смотрел и палеонтологические материалы. Обнаружил, что у целаканта *Nesides* (рис. 43) нет эндоскелетной перемычки между аутопалатинум и квадратной костью, которые соединены только покровной пластинкой

Строение и эволюция висцеральных компонентов в черепе тетрапод *Преобразования при выходе рипидистий на сушу*

Важное новшество – изменение характера подвески челюстной дуги к осевому черепу. Резко снизилась потребность в прокачивании воды через ротоглоточную полость, а вместе с тем — и значение характерной для рыб поперечной подвижности щек; вместе с тем сложились условия для иммобилизации и редукции гиостильного компонента подвески. Установилась аутостилия, однако не такая, как у химер и двоякодышащих (с их абсолютной монолитностью черепа): у тетрапод первичная верхняя челюсть крепится к черепу самостоятельно, но подвижно.

Известны 4 различные зоны крепления небноквадратного хряща к черепу (рис. 44). Во-первых, это этмоидная область, где причленяется крыловидный отросток небноквадратного хряща, во-вторых, базиптеригоидное сочленение, в которое вступает покровная (внутренняя) крыловидная кость, затем контакт ушного отростка (*pr. oticus*), включающего квадратную кость, со слуховой капсулой и, наконец, — крепление к боковой стенке черепной коробки восходящим отростком (*pr. ascendens*), который занят верхнекрыловидной костью (*epipterygoideum*). Сочленение со слуховой капсулой черепа — самое нагруженное и постоянное у тетрапод.

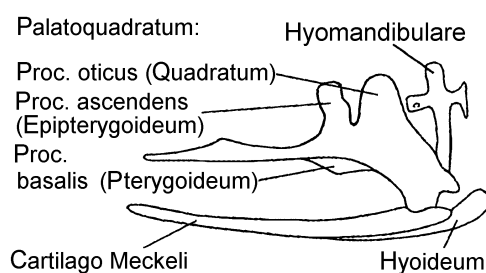


Рис. 44. Схема челюстной и подъязычной дуг стегоцефала (по Шмальгаузену)

После редукции у тетрапод жаберного аппарата и укрепления непосредственной связи первичной верхней челюсти с мозговой капсулой характерная для костных рыб конструктивная роль верхнего элемента подъязычной дуги – гиомандибуляре – ослабевает, хотя и не столь резко, как иногда считают. Р. Кэрролл (1992, 1993) отмечает, что у некоторых примитивных тетрапод (ихтиостеги, древних амниот прототирид и даже ранних пеликозавров) оно еще эффективно участвует в креплении к черепу небноквадратного хряща и щечной области дерматокраниума, поскольку присущий типичным рептилиям парокципитальный отросток еще короток и не достигает костной щеки.

Функция опоры для жаберной крышки, которую гиомандибуляре выполняет у рыб, по-видимому, также имела продолжение в эволюции наземных позвоночных. Речь идет о восприятии звуковых колебаний из воздуха, которое, по предположению К. Томсона (1966), их предки рипидистии могли осуществлять при помощи жаберной крышки. Как можно предположить, в голове ранних амфибий сложились удачные механические предпосылки для передачи рудиментом жаберной крышки

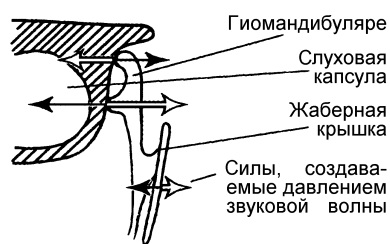


Рис. 45. Возможные механические следствия двойного причленения гиомандибуляре у ранних амфибий. Схема, фрагмент поперечного разреза черепа

вентрального сочленовного бугорка гиомандибуляре; И.И. Шмальгаузен гомологизирует его (а следовательно, и стремя) с фарингогиале (нижним из двух, поскольку принимает его за двойное в исходном состоянии, опираясь на строение передних жаберных дуг у осетровых). Из собственно гиомандибуляре (эпигиале) И.И. Шмальгаузен выводит хрящевую экстраколумеллу с дорсальным отростком (pr. dorsalis) на месте верхнего сочленения гиомандибуляре с черепом. Из стенки слуховой капсулы в эмбриогенезе

вибраций из воздуха через гиомандибуляре на стенку слуховой капсулы. Если центр рудимента располагался на одной линии с местами причленения гиомандибуляре к черепу (рис. 45), это двойное крепление жестко связывало остаточную крышку с черепом, благодаря чему было способно эффективно передавать ее колебания на стенку слуховой капсулы. Эти отношения привели к возникновению среднего уха со стремением (рис. 46).

Стремя (stapes) образуется как разрастание

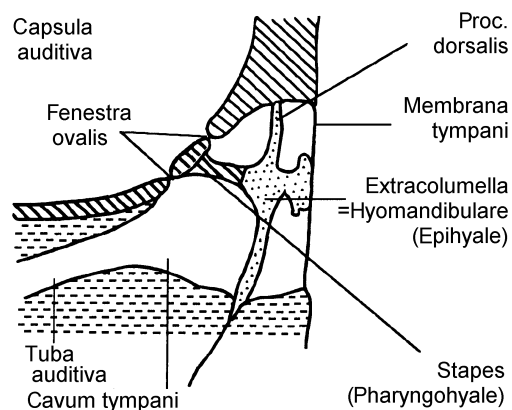


Рис. 46. Схема строения среднего уха на поперечном разрезе головы лягушки

кольцевым желобком вырезается кружок, прирастающий к стремени в качестве его подошвы (clipeolus), а в стенке остается так называемое овальное окно (fenestra ovalis). Экстраколумелла прикреплена изнутри к барабанной перепонке и вместе со стремением располагается внутри заполненной воздухом барабанной полости (cavum tympani), возникшей из брызгальца, как и соединяющая ее с глоткой евстахиева, или слуховая, труба (tuba auditiva).

Особенности строения ротового аппарата

Ротовым аппаратом будем называть комплекс висцеральных компонентов черепа, связанных с захватыванием корма, — челюстной аппарат и подъязычный с языком.

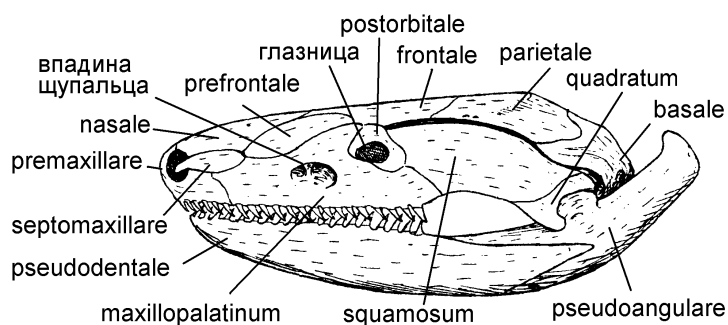
Хвостатые амфибии

Для первичной верхней челюсти Urodela характерна редукция передней части небноквадратного хряща и вследствие этого — утрата его приращения к этмоидному отделу черепа (есть исключение — крокодиловые тритоны, *Tylotriton*). С основанием черепа он связан малоподвижным базиптеригоидным сочленением. Имеются замещающее окостенение небноквадратного хряща — квадратная кость, а также два покровных окостенения — небная и крыловидная кости (первая — с зубами).

Вторичная верхняя челюсть каждой стороны крепится к черепу в двух точках, что обеспечивает ее устойчивость под нагрузкой; как верхнечелюстная, так и предчелюстная кости прочно крепятся к черепной коробке, кроме того, они жестко связаны между собой. Скуловая дуга отсутствует. Половинки нижней челюсти жестко связаны симфизом; каждая состоит из меккелева хряща и трех покровных костей — зубной, венечной (обе озублены) и угловой.

Безногие амфибии

Для червяг, которые прокладывают ходы в мягком грунте, раздвигая его головой, характерна сравнительно высокая прочность черепа (рис. 47). В нем представлено большинство окостенений примитивного черепа



тетрапод, причем многие из них слиты в крупные блоки. Наиболее постоянны среди них базальная кость (basale, объединяющая боковые затылочные, ушные кости, боковые клиновидные и парасфеноид), сфенэтмоид (sphenethmoideum), небно-верхнечелюстная (maxillopalatinum), ложнозубная (pseudodentale в составе слившихся зубной, пластинчатой, венечной, надугловой и подбородочной костей) и ложноугловая (pseudoangulare, продукт слияния угловой предсочленованной и сочленованной костей).

Рис. 47. Череп безногой амфибии – цейлонской червяги *Ichthyophis glutinosus*, вид сбоку

Для безногих амфибий наиболее типичен стегальный череп, причем распространено мнение, что это в значительной мере первичное состояние, а не только результат вторичного укрепления вследствие адаптации к рытью. На месте ушной вырезки древних тетрапод располагается длинная щель, затянутая соединительной тканью и отделяющая чешуйчатую кость от медиальных костей крыши черепа. У некоторых червяг (представителей двух семейств) эти щели расширены, превращены в височные вырезки, как у черепах.

Необычно крупная квадратная кость образует резкий проходящий наискось валик для причленения нижней челюсти, на которой имеется соответствующий глубокий желоб. Необычайно длинный задний (ретроартикулярный) отросток нижней челюсти позволяет эффективно использовать для смыкания челюстей усилие мускула (*m. interhyoideus*, с. 000), который охватывает «горло» снизу и крепится к его вершине.

Бесхвостые амфибии

Основа первичной верхней челюсти — весьма полно развитый небноквадратный хрящ, имеющий два сочленения с осевым черепом (с обонятельной и ушной капсулами), но лишенный замещающих окостенений. Покровные кости лишены зубов. Это небная кость и птеригоид (энтоптеригоид), образующий с парасфеноидом базиптеригоидное сочленение (довольно рыхлый синдесмоз, обладающий некоторой подвижностью).

Из костей вторичной верхней челюсти предчелюстная у лягушек мягко прикреплена к соседним костям (верхнечелюстной и контралатеральной предчелюстной) — при помощи гибких синдесмозов, а ее укороченный лобный отросток не достигает лобной кости, оканчиваясь на поверхности носовой капсулы перед ноздрей (рис. 48). При надавливании снизу эта кость отклоняется вверх, зажимая ноздрию своим лобным отростком.

Верхнечелюстная кость, не имеющая прочной опоры на осевой череп через предчелюстную кость, компенсирует этот недостаток опорой через скуловую дугу (квадратноскуловую кость) на задний конец

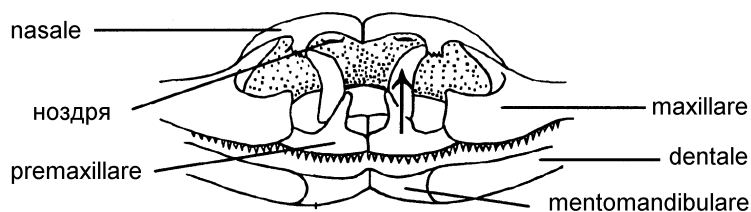


Рис. 48. Положение предчелюстной кости в черепе озерной лягушки (*Rana ridibunda*), вид спереди. Стрелкой показано зажимающее ноздрию перемещение предчелюстной кости под влиянием подбородочной кости

небноквадратного хряща и чешуйчатую кость.

Нижняя челюсть подразделена двумя гибкими синхондрозами (тонкими хрящевыми участками) на три взаимно подвижных звена. Из них короткое среднее (в области

симфиза) занято парной замещающей подбородочной костью (*mentomandibulare*). Латеральные части не имеют замещающих окостенений, но покрыты двумя покровными костями — зубной и угловой. Последняя покрывает сочленовную поверхность в области челюстного сустава, за что прежде была названа покровной сочленовной (*goniale, prearticulare*). Латеральные отрезки нижней челюсти могут поворачиваться вокруг длинной оси, своими передними концами прижимая вверх подбородочную кость; через это движение и осуществляется необходимое для действия ротоглоточной полости в качестве насоса зажимание ноздрей.

Выделение из вторичной верхней челюсти и из нижней челюсти срединных подвижных участков, по-видимому, представляет собой вторичную особенность. Помимо важного при воздушном дыхании замыкания наружных ноздрей, подвижность подбородочной кости участвует в выбрасывании своеобразного языка лягушек, не связанного со скелетом подъязычного аппарата. Но своим возникновением она, по-видимому, обязана не только адаптивной роли у взрослых животных, а глубокому ценогенезу (зародышевому приспособлению) бесхвостых амфибий. Головастики питаются, соскребая детритную пленку роговыми губами, укрепленными на временных (провизорных) челюстях супраростральном и инфраростральном хрящах, резко выделенных из ранних зачатков, чем и вызвано ярко выраженное отклонение в развитии этого отдела черепа.

Подъязычный аппарат (результат преобразования подъязычной и жаберных дуг) адаптирован у лягушек к гулярному дыханию значительно более эффективно, чем у хвостатых амфибий, где он обслуживает помимо дыхания еще и продольные движения языка, необходимые для схватывания и транспортирования в ротовую полость кормовых объектов. Сочетание двух разнородных функций мешает совершенствованию каждой (результат — многочисленные примеры отказа от легочного дыхания среди хвостатых амфибий). Образование особого языка лягушек (это наполняемый лимфой мешочек с мускульными стенками), снявшего ограничения адаптации подъязычного аппарата к гулярному дыханию — яркий пример северцовского принципа разделения органов и функций.

Лепидозавры

Первичная верхняя челюсть гаттерии и ящериц (рис. 49 *А, Б*) включает весьма полный набор костей (всего 5). Это 2 замещающие кости — верхнекрыловидная и квадратная (у гаттерии они соединены между собой, как в первичном состоянии — рис. 50 *А*, — а у ящериц — разделены) — и 3 покровные — небная, крыловидная (внутренняя) и поперечная (*transversum*), гомолог наружной крыловидной.

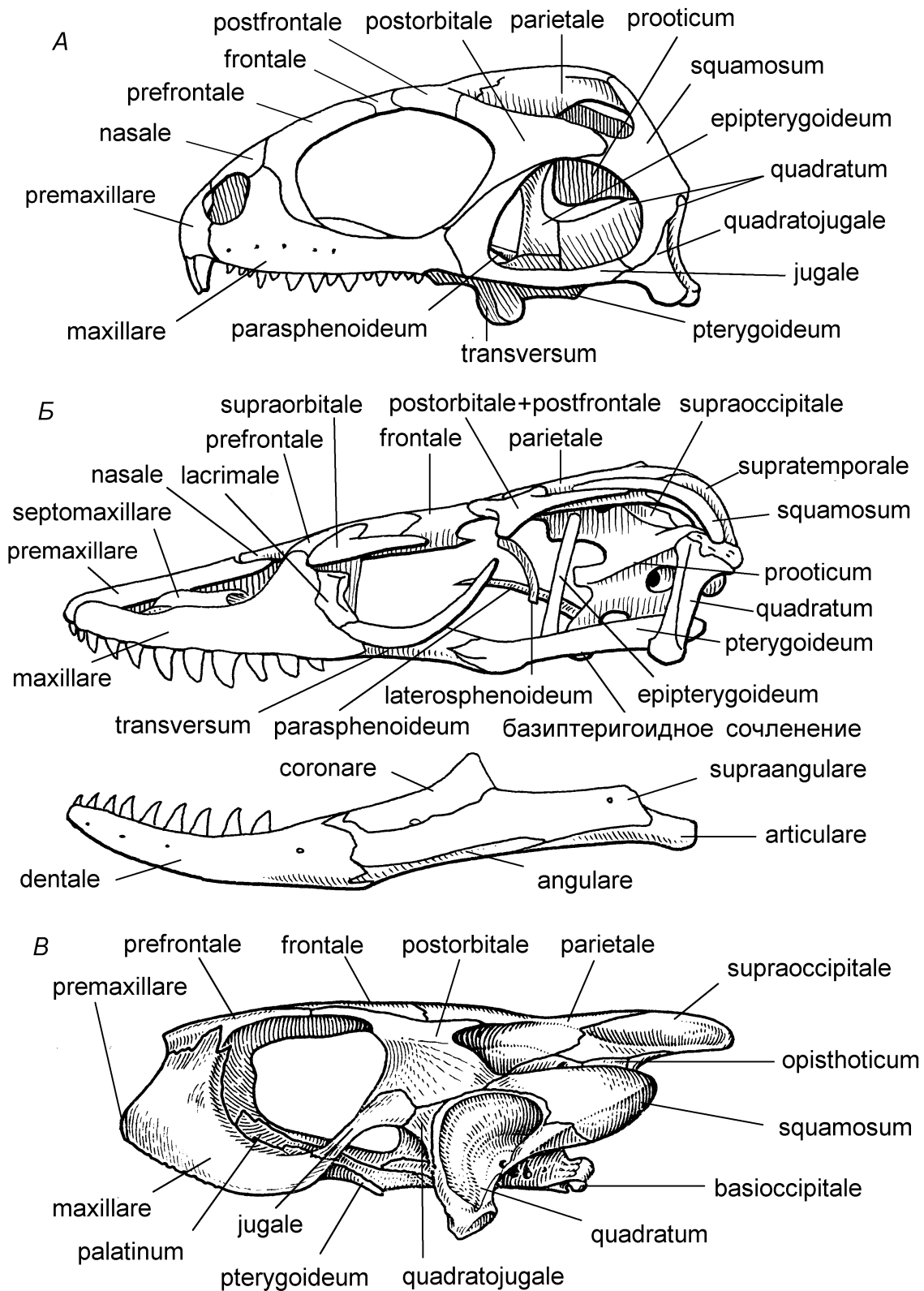


Рис. 49. Черепа различных зауропсид, вид сбоку: А – гаттерия *Sphenodon punctatus*, Б – серый варан *Varanus griseus*, В – болотная черепаха *Emys orbicularis*

В черепе ящериц имеются подвижные сочленения – в четырех местах на каждой стороне головы. Квадратная кость соединена подвижно с чешуйчатой костью (это так называемая стрептостилия, известная у

ящериц и змей, но не у гаттерии) и с черепной коробкой. Имеется базиптеригоидное сочленение между крыловидной и основной клиновидной костями (рис. 50 Б). Задним концом крыловидная кость у ящериц и змей подвижно сочленена с квадратной костью. Эпиптеригоид подвижно сочленен у ящериц обоими концами.

Нижняя челюсть ящериц имеет помимо замещающей сочленованной кости значительный набор покровных окостенений, которые естественным образом распадаются на две группы, образующие у варанов два взаимно подвижных отдела челюсти. Передний состоит из зубной и пластинчатой костей, задний — из сочленованной, угловой, надугловой (supraangulare), предсочленованной (prearticulare) и венечной (coronare) костей. Такое подразделение нижней челюсти, ее внутренняя гибкость называется стрептогнатизмом. Он позволяет нижней челюсти, выгибаясь наружу, расширять зев, что облегчает заглатывание крупной добычи. У змей эпиптеригоид рудиментарен, небная и крыловидная кости озублены, а предчелюстная кость сильно редуцирована, в чем выражается их своеобразная пищевая специализация (см. ниже).

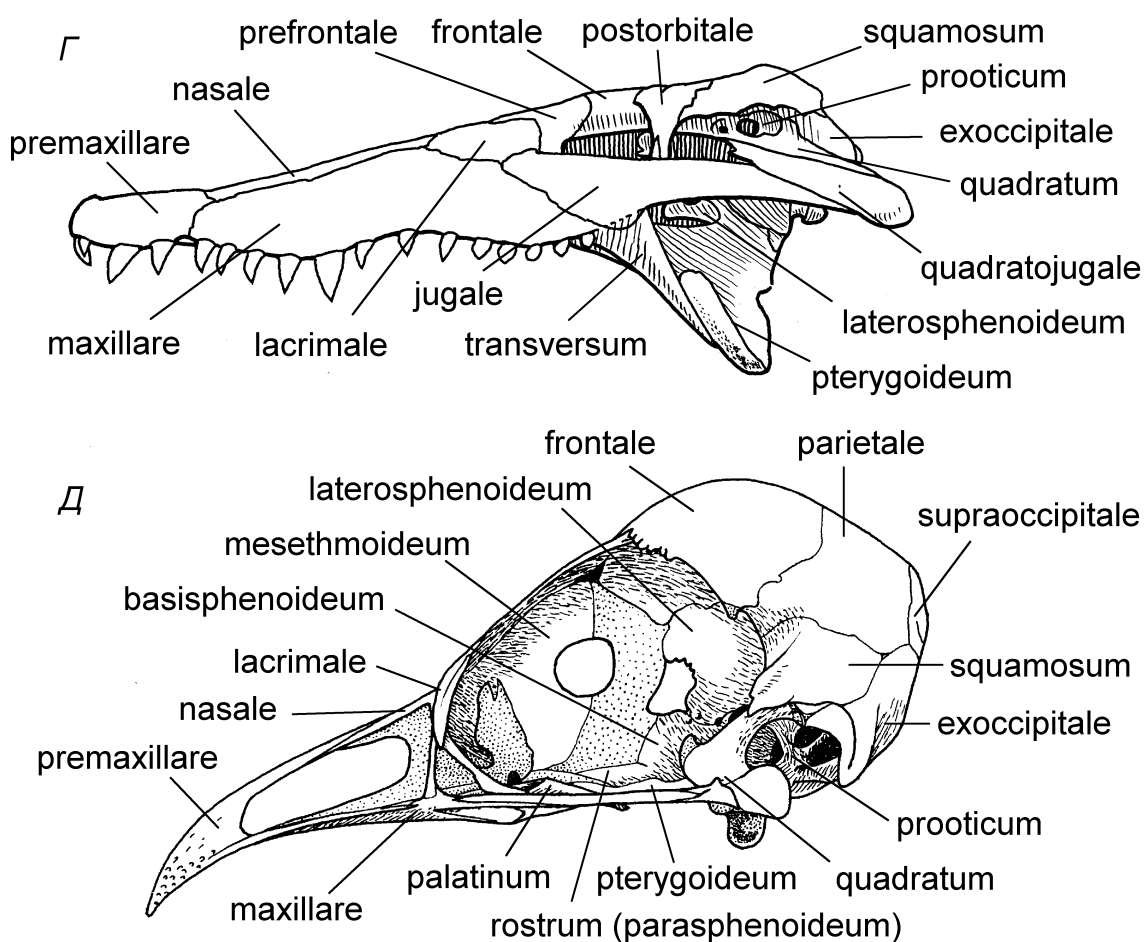


Рис. 49, продолжение. Г – крокодил *Crocodylus rhombifer*, Д – тинаму *Eudromia elegans* (молодая птица)

Черепахи

Огромное влияние на конструкцию черепа этих рептилий (рис. 49 В) оказала адаптация к силовой обработке корма челюстями. Весьма вероятно, что первоначально это был растительный корм, перетирание которого, порождающее необходимость компенсировать износ зубов, могло послужить предпосылкой к их замене роговым чехлом челюстей. С силовой обработкой корма связана высокая прочность короткого, широкого, монолитного и жесткого черепа, лишённого гибких участков, зон внутренней подвижности. Предчелюстная кость еле заметна, носовая и слезная – утрачены полностью. Отсутствуют также поперечная и верхнекрыловидная кости, небо прочно срослось с основанием черепа. Ветви нижней челюсти расширены по высоте, снабжены высоким венечным отростком и соединены обширным симфизом, что придает челюсти высокую прочность.

Крокодилы

Подобно черепахам, крокодилы – обладатели чрезвычайно прочного, жесткого черепа (рис. 49 Г), но это хищники, сильно и надежно схватывающие добычу челюстями, которые вооружены многочисленными зубами, сидящими в альвеолах (текодонтными). Это, прежде всего, водная добыча, для охоты на которую челюсти должны быть вытянутыми, а голова – сплюсненной сверху вниз, обтекаемой при резких боковых рывках. Верхняя челюсть эффективно укреплена длинным вторичным костным небом, которое превращает ее в уплощенную трубку. Вторичное небо сформировано медиальными отростками предчелюстной, верхнечелюстной, небной и крыловидной костей, смыкающимися на средней линии. Благодаря этому хоаны перемещены далеко назад, в глубину зева, что позволяет крокодилам дышать через ноздри, когда ротовая полость заполнена водой. Эпиптеригоида нет. Значительная часть аддукторной мускулатуры размещена позади челюстного сустава, на заднем отростке нижней челюсти, которая в связи с этим превосходит череп своей длиной. Она дополнительно укреплена благодаря трубчатой конструкции, причем ее полость вмещает сильную аддукторную мышцу (см. с. 000), создающую внутреннее напряжение ветви челюсти.

Птицы

В первичной верхней челюсти у птиц (рис. 49 Д) развиты только три кости, эпиптеригоид и поперечная кость отсутствуют (от первого у некоторых птиц сохранился рудимент на вершине глазничного отростка квадратной кости – рис. 50 Б).

Подвижные сочленения более многочисленны и сильнее

дифференцированы, чем у ящериц. Квадратная кость помимо своего участия в челюстном суставе подвижно сочленена с чешуйчатой (стрептостилия) и переднеушной костями (у некоторых — еще с боковой затылочной), затем с крыловидной и квадратноскуловой костями. Крыловидная, кроме того, вступает в базиптеригоидное сочленение (вторично отсутствующее у представителей многих групп), а у неогнат (в понимании У. Пайкрафта, т.е. у всех, кроме палеогнат — тинаму, страусов и киви) также образует подвижный небно-крыловидный сустав, чаще всего возникающий за счет отделения от крыловидной кости переднего фрагмента (гемиптеригоида), сливающегося с небной костью. Наконец, у

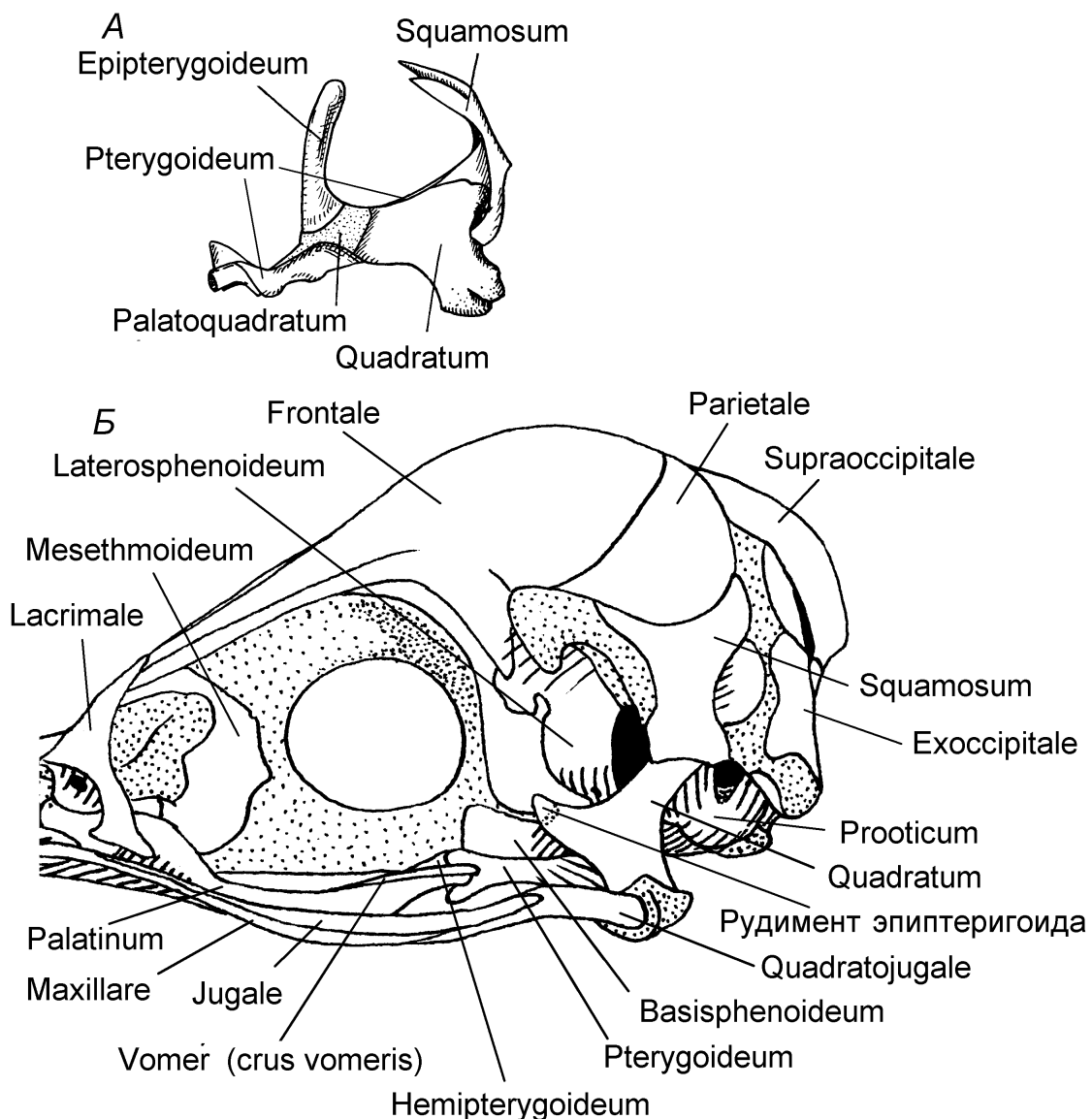


Рис. 50. Рудимент эиптеригоида у птиц: А – положение эиптеригоида в примитивном для диапсид состоянии; фрагмент черепа (задний отдел первичной верхней челюсти, левая сторона) гаттерии *Sphenodon punctatus*; Б – задний отдел черепа крупного птенца (около 5 месяцев) императорского пингвина *Aptenodytes forsteri*, вид сбоку

птиц верхняя челюсть (как первичная, так и вторичная) получает новую скользящую опору на переднюю часть (рострум) парасфеноида, что окантовывает снизу межглазничную (у палеогнат — также и носовую) перегородку. Роль салазок в этой опоре выполняет у палеогнат вторично непарный сошник, а у большинства неогнат, по-видимому, концы его парных задних отростков, слитые с небными костями и гемиптеригоидами. Вторичная верхняя челюсть птиц примечательна доминирующими размерами предчелюстной кости, которая в раннем эмбриогенезе становится вторично непарной.

Нижняя челюсть птиц по составу окостенений близка к ящеричной, у многих птиц стрептогнатична, но лишена венечной кости.

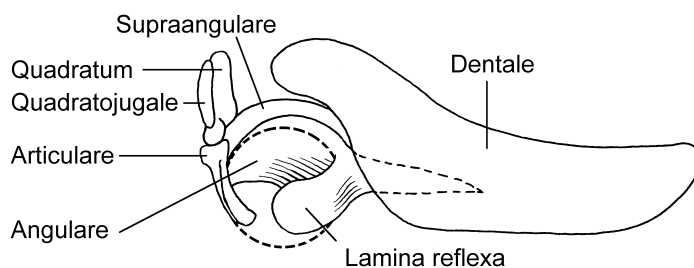
Млекопитающие

Важная черта характерной для зверей стратегии питания — обработка пищи в ротовой полости путем пережевывания сложными специализированными зубами (млекопитающий — обладатели гетеродонтной зубной системы). Такая обработка требует большой мышечной силы и прочности черепа. Он монолитен, жесток и лишен подвижных сочленений (не считая челюстного сустава и подвески слуховых косточек).

Принципиальная конструкция челюстного аппарата у млекопитающих совершенно уникальна тем, что их нижняя челюсть представлена одной лишь зубной костью (*dentale*), остальные же (постдентальные) кости, как и квадратная кость, приняли участие в формировании среднего уха особой конструкции, а некоторые — исчезли. Согласно предположению Е. Аллина (*Allin, 1975*), причину драматичной дифференцировки нижней челюсти нужно искать в происшедших у тероморфных раптилий адаптивных преобразованиях, связанных с восприятием звуковых волн из воздуха. Уже у нижнепермских сфенакодонтных пеликозавров на угловой кости нижней челюсти обнаруживается загадочная деталь — тонкий костный гребень, который выступает вбок и отгибается назад, образуя с основным телом кости щелевидный карман с параллельными (парасагиттальными) стенками. Это так называемая отогнутая пластинка (*lamina reflexa*).

Попытки интерпретации отгороженного ею кармана включали гипотезы о занимавших его порциях крыловидной мышцы, но легче согласиться с размещением в нем воздушной полости, дивертикула (выроста) слуховой (евстахиевой) трубы, как это допускает Аллин. Дело в том, что палеонтологический ряд, прослеженный до млекопитающих и подкрепляемый эмбриональными рядами, особенно полными на примерах сумчатых, демонстрирует непрерывный переход от этой отогнутой пластинки до барабанной кости (*tympanicum*), формирующей рамку для барабанной перепонки (рис. 51). На некоторых стадиях (в частности, у

цинодонтов) часть такой рамки, похоже, образует и тонкий отросток (так называемый ретроартикулярный), выступающий вниз и вперед от конца сочленовной кости.



Позже он сдвинулся к середине барабанной перепонки, сочленовная кость, отделившись от угловой, приняла роль первого звена звукопередающей цепи (т. е. молоточка, malleus), а угловая кость осталась в качестве опоры для перепонки.

Рис. 51. Схема нижней челюсти териодонтов и области челюстного сустава, вовлеченных в процесс формирования среднего уха. Круговым контуром показано предполагаемое положение будущей барабанной перепонки

Барабанная кость, возникшая из угловой, образует в среднем ухе большинства млекопитающих не только кольцевую рамку для барабанной перепонки, но и латеральную часть слухового барабана (bulla tympani); его медиальная часть (так называемое entotympanicum) формируется при участии тонкой пластинки из волокнистого хряща. За упомянутым молоточком, производным сочленовной кости, следует наковальня (incus), наследие квадратной кости, ее сочленение с молоточком представляет собой первичный челюстной сустав. Стремя здесь бесспорно соответствует собственно гиомандибуляре (экстраколумеллы нет), его соединение с наковальней может рассматриваться как наследие гиостилической подвески.

Особый и столь своеобразный путь развития воздушного слуха (среднего уха) в линии синапсид объяснить нелегко. Предполагают, что специфическая конфигурация черепа ранних хищных синапсид – пеликозавров – с заметно смещенным вниз челюстным суставом (что создавало механическую выгоду для челюстных мышц) и сильно отклоненным в его сторону стремением помешали развитию среднего уха на месте ушной вырезки, как у ящериц, черепах и крокодилов. В качестве исходного участка восприятия вибраций оказалась пригодной боковая сторона нижней челюсти, особенно благодаря размещению здесь воздушной полости (нет никаких фактов, чтобы судить о ее предыстории).

Поскольку отогнутая пластинка угловой кости формировала латеральную стенку упомянутой полости, именно она воспринимала звуковые колебания. Остается допустить, что этим обстоятельством был запущен отбор на оптимизацию передачи колебаний к внутреннему уху, способствовавший укреплению цепочки постдентальные кости нижней челюсти – квадратная кость – стремя и освобождению ее компонентов от жесткой связи с зубной костью и черепной коробкой. Если это так, то нужно признать, что формирование среднего уха в эволюции

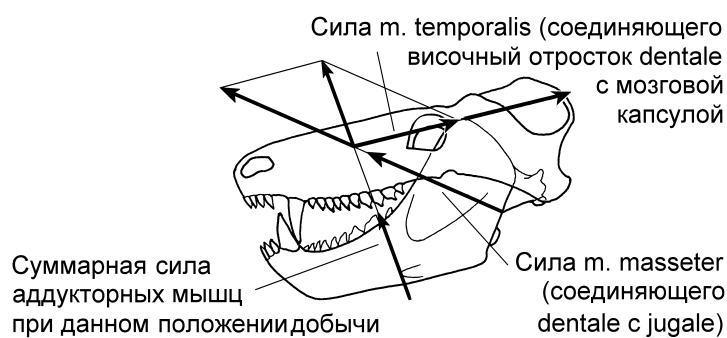


Рис. 52. Схема взаимодействия аддукторных мышц при сжимании добычи зверозубой рептилией циногнатом *Cynognathus*. Объяснение в тексте

в челюстном суставе, в конструкции нижней челюсти неуклонно нарастает степень гипертрофии зубной кости, ее венечного отростка и части аддукторной мускулатуры, которая крепится на нем. В связи с этим сильно расширяется заглазничная часть черепа, скуловые дуги сильно выгибаются в стороны, увеличиваются вмещающие мускулатуру височные окна. Усиленно развиваются теменные кости, увеличивающие свой вклад и в построение стенки мозговой капсулы. Возникают специализированные состояния челюстного аппарата, адаптированные к обработке кормовых объектов с использованием ограниченных возможностей, «разрешенных» вопреки слабости челюстного сустава. Например, горгонопсам зубная кость с крупным клыком, длинным наклонным венечным отростком и вытянутой в том же направлении височной впадиной, вмещающая мускулатуру, позволяли резать добычу клыком путем продольных рывков.

Но, судя по мелким и немногочисленным щечным зубам горгонопсов, с силой смыкать челюсти, сжимая добычу, они не могли. Способности к этому можно ожидать только от продвинутых цинодонтот триасового периода, например, нижнетриасового циногната.

Способность к этому, по-видимому, была приобретена продвинутыми цинодонтотами позже, благодаря морфологическим новшествам двоякого рода. Благодаря расширению височных ям, занятых челюстной мускулатурой (височным мускулом), нарастала масса мышечных волокон латеральнее нижней челюсти, в ее промежутке со скуловой дугой. Перемещение зоны крепления этих волокон по скуловой дуге вперед привело к появлению чрезвычайно важной новой аддукторной мышцы – поверхностной порции большой жевательной, или массетера (см. с. 000), которая оказалась высоко эффективной, поскольку располагалась в непосредственной близости от щечных зубов. К тому же сила этого массетера удачно взаимодействует с усилием височной мышцы, поскольку направлена под значительным углом к ней (рис. 52). Благодаря такой топографии мышц их усилий достаточно, чтобы прижимать нижнюю

зверообразных рептилий разрушало типичную для амниот конструкцию челюстного аппарата.

По этой причине у многих терапсид – как аномодонтот, так и теридонтот – в конструкции челюстного аппарата четко прослеживаются симптомы слабости опоры

челюсть к верхней (что и требуется для обработки вложенной между ними добычи) без обязательного участия челюстного сустава (у других позвоночных он всегда принимает нагрузку, заметно превышающую силу сжатия объекта и соизмеримую с величиной усилий мышц).

Так, если на рис. 52 перенести векторы мускульных сил из действительных точек приложения к нижней челюсти в точку пересечения линий действия (перенос вдоль линии действия не ведет к искажениям) и сложить их тут по правилу параллелограмма, то равнодействующая сила, которую нижняя челюсть в этих условиях прилагает к верхней челюсти и к добыче, вполне пригодна для обработки последней.

Возможность обработки добычи без обязательной опоры зубной кости через остальную часть нижней челюсти на квадратную кость открыла путь к усилению зубов, включая щечные.

Другим морфологическим новшеством, позволившим преодолеть ограничения вследствие слабости первичного челюстного сустава, было формирование каудально направленного отростка зубной кости, вступившего в контакт с чешуйчатой костью в основании скуловой дуги непосредственно латеральнее первичного сустава. Таким образом возник вторичный челюстной сустав, первоначально соосный с первичным, что позволяло им взаимодействовать без взаимных помех. Это произошло в середине триаса у многих продвинутых цинодонт, например, у *Probainognathus*.

Важно отметить, что увеличение силы и прочности челюстного аппарата в эволюции млекопитающих достигнуто в результате глубокой качественной перестройки, которая осуществила замену многозвенных путей передачи усилий при обработке добычи на систему более прямых связей.

Отказ от составной нижней челюсти и замена ее единственной зубной костью породили серьезные морфогенетические проблемы — ведь это покровная кость, не имеющая внутренних швов и неспособная к вставочному росту. Действительно, в онтогенезе она увеличивается исключительно за счет поверхностного прироста, а зубы формируются в глубокой траншее дорсального края, сдвигаясь по ней вперед, как вагоны

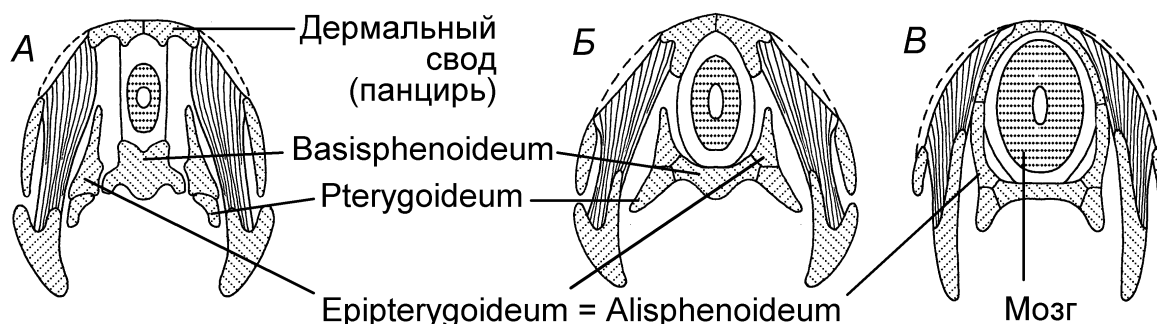


Рис. 53. Судьба эпиптеригоида у синапсидных тетрапод: А — пеликозавр; Б — зверообразная рептилия; В — млекопитающее (по Ромеру и Парсонсу, с изменениями)

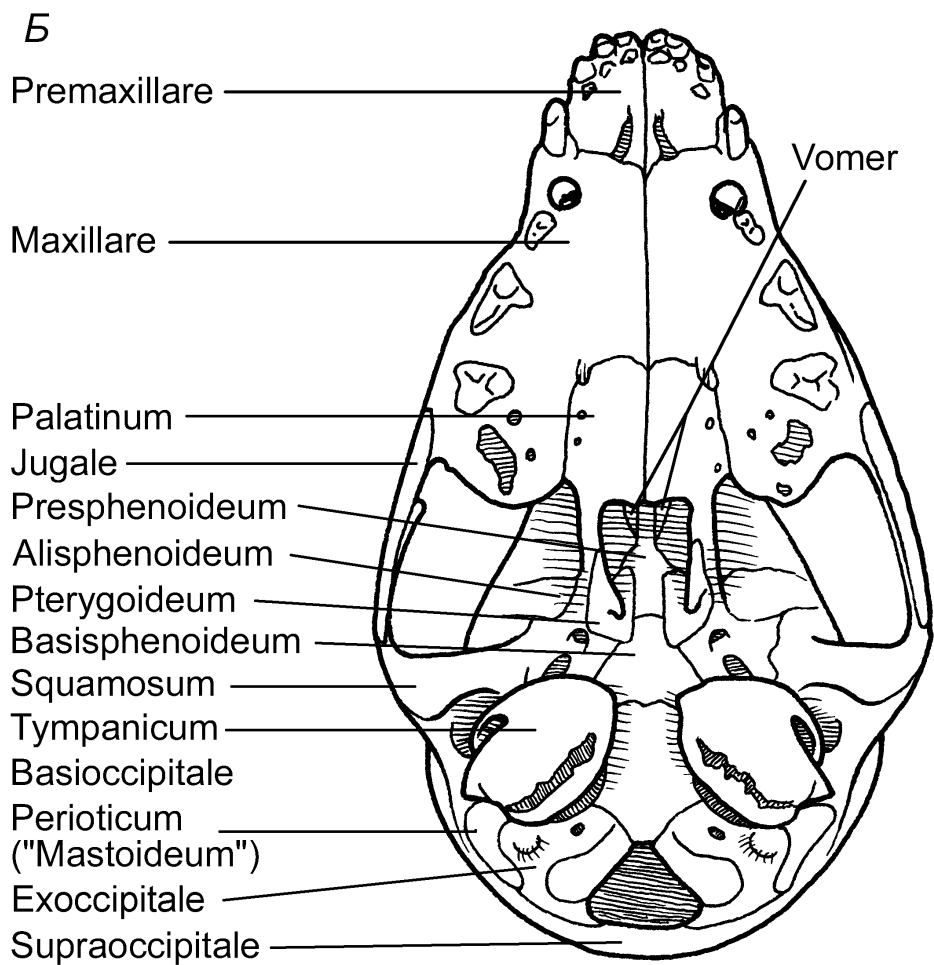
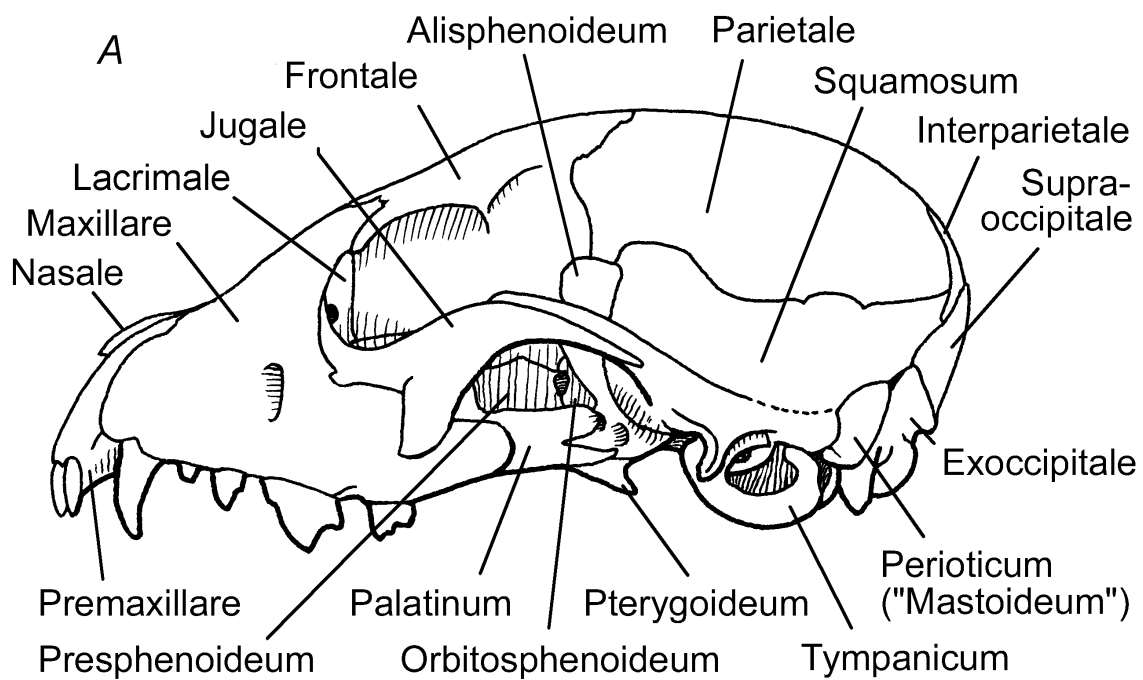


Рис. 54. Череп молодого млекопитающего (песца *Alopex lagopus* в возрасте 3-х месяцев): *A* – вид сбоку, *Б* – вид снизу

поезда, по мере удлинения челюсти.

Любопытна у млекопитающих судьба эпиптеригоида (рис. 53) – окостенения восходящего отростка небноквадратного хряща, одного из компонентов первичной верхней челюсти. Функциональное значение этой кости у ящеров связано с внутричерепной подвижностью, которой у млекопитающих нет. У сумчатых и плацентарных млекопитающих (рис. 54) эпиптеригоид в виде так называемой крылоклиновидной кости (*alisphenoideum*) используется для дополнительного укрепления боковой стенки черепа, что особенно важно в связи с колоссальным разрастанием головного мозга (повышением уровня церебрализации). У однопроходных, где гомолог эпиптеригоида расположен более вентрально, защитную роль выполняет новообразование — особая пластинка (*operculum*), которая формируется по типу покровной кости и рано срастается с ушной костью (здесь она едва ли гомологична конкретным окостенениям слуховой капсулы зауропсид и потому именуется просто околушной костью — *perioticum*).

Первичная верхняя челюсть млекопитающих не только уступила вторичной челюсти функцию захвата и обработки добычи но и топографически распалась. Небная и крыловидная кости остались на месте, эпиптеригоид вошел в стенку мозговой капсулы в качестве крылоклиновидной кости, а квадратная кость отошла в среднее ухо в качестве наковальни. Поперечная кость утрачена.

Вторичное костное небо (рис. 54 В) образуется в результате медиального срастания небных отростков костей вторичной верхней челюсти и небных. Оно сдвигает назад хоаны для дыхания во время сосания молока и жевания корма, а также укрепляет рыло, придавая ему трубчатую конструкцию.

Эволюция крыши черепа у тетрапод

Ранние тетраподы обладали так называемым стегальным черепом, т. е. образующим крышку, сплошную, если не считать пары глазниц, пары ноздрей и теменного отверстия. Общее направление преобразований в разных линиях эволюции — постепенная редукция сплошного панциря с заменой его каркасом из перекладин, разделяющих более или менее обширные височные окна (ямы). Их образование названо процессом фенестрации (от слова *fenestra* – окно).

Причины фенестрации, по-видимому, были двойки и состояли, во-первых, в потребности облегчения черепа, а во-вторых, в необходимости освобождения пространства для аддукторных мышц. В ходе процесса фенестрации происходила оптимизация строения дерматокраниума, формировалась костная рама, выгодно заменившая стегальный череп с тонкими сплошными стенками.

Фенестрация осуществлялась в разных ветвях эволюции рептилий независимо и в различных вариантах; поэтому типология крыши черепа в значительной мере соответствует существующим филогенетическим представлениям. Различают следующие типы черепа (рис. 55).

I. Анапсидный череп — бездужный. Он характерен для капторингид, диадектоморф, проколофонов и черепах. Видимость височной (или скуловой) дуги у черепах создается не височным окном, которого нет, а глубокой вырезкой крыши, вдающейся от заднего ее края. В этом случае говорят о ложной дуге.

II. Диапсидный череп — двудужный. Известен у лепидозавров (гаттерии, ящериц и змей), а также у архозавров (крокодилов, динозавров) и их потомков — птиц. В типичном случае такой череп имеет два височных окна — верхнее и боковое, — а также две височные дуги. Верхняя образована заглазничной и чешуйчатой костями, а нижняя — скуловой и квадратноскуловой. У всех чешуйчатых вторично отсутствует квадратноскуловая кость, а тем самым — и нижняя височная дуга; у некоторых ящериц и всех змей вторично утрачена также и верхняя височная дуга. Последнюю утратили также птицы.

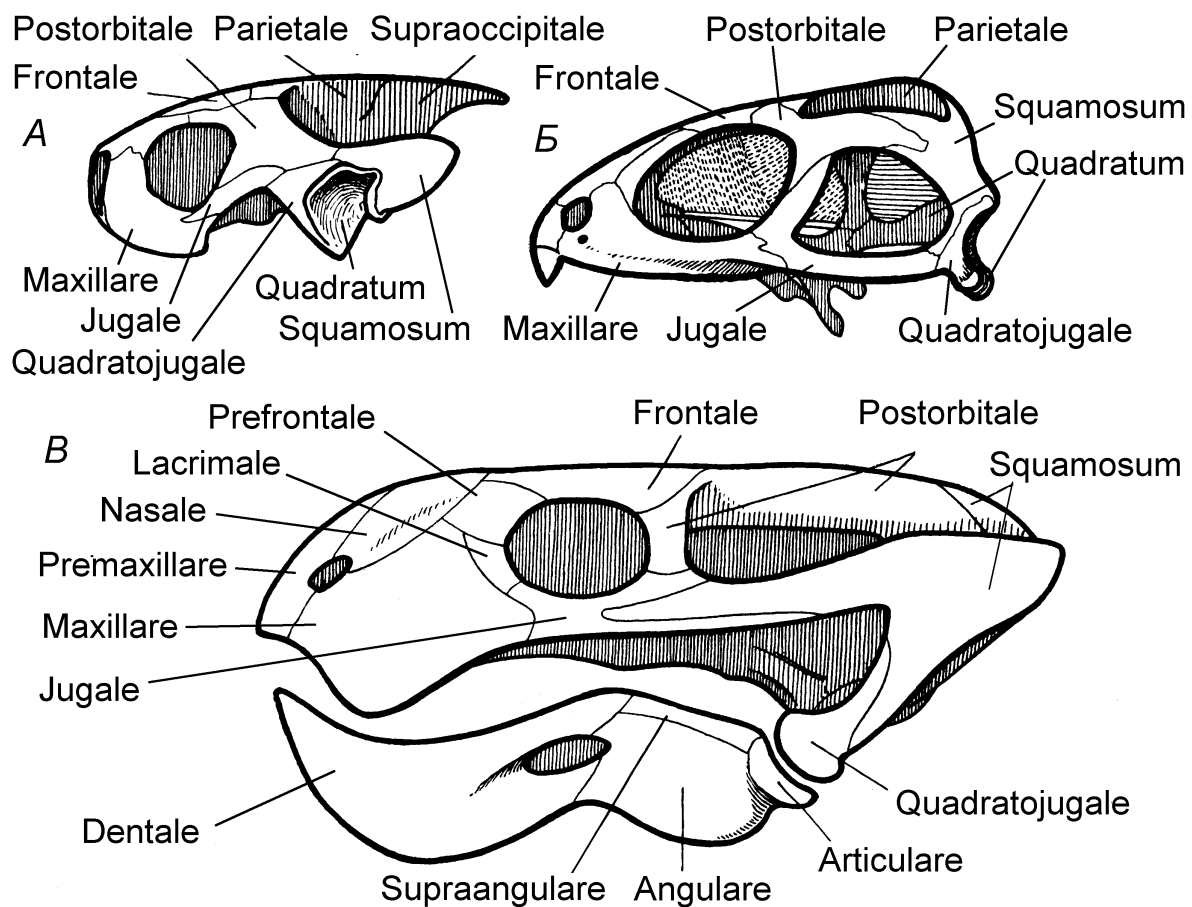


Рис. 55. Основные варианты фенестрации дерматокраниума у амниот: А — анапсидный череп черепахи, Б — диапсидный череп гаттерии, В — синапсидный череп триасового дицинодонта

III. Синапсидный череп с самого начала обладает единственной дугой особого состава. В ней передняя кость — скуловая, как в нижней дуге диапсидного черепа, а задняя — чешуйчатая, как в верхней дуге диапсидного черепа, т. е. она проходит как бы по диагонали. Такой череп присущ вымершим синапсидным рептилиям и возникшим от них млекопитающим.

Кинетизм черепа

Этот термин предложен Я. Верслоуисом (Versluys, 1910) для стегоцефалов и зауропсид, но позже его применили и в отношении рыб, говоря о нейрокинетизме (подвижность в пределах нейрокраниума, характерная для кистеперых, см. стр. 00), спланхнокинетизме (внутренние движения висцерального черепа). Под кинетизмом черепа понимают подвижность верхней челюсти, входящей в так называемый максиллярный «сегмент», относительно затылочного (окципитального) «сегмента», основу которого составляет костная черепная коробка (затылочные, ушные, клиновидные кости). Движение верхней челюсти вверх и вперед называется протракцией, обратное — ретракцией.

Варианты внутричерепной подвижности тетрапод Я. Верслоуис классифицировал по расположению гибкой зоны дерматокраниума, разделяющей упомянутые выше «сегменты». Исходным типом он считал метакинетизм, при котором гибкая зона находится в крайнем каудальном положении — между задним краем крыши черепа и затылком. В этих случаях дерматокраниум вместе с верхней челюстью поднимается и опускается, поворачиваясь относительно проходящей в этой области поперечной оси.

Я. Верслоуис приписывал метакинетизм стегоцефалам и капторинидам, но, как выяснилось позже, напрасно: как правило, ее исключало заходившее слишком далеко окостенение нейрокраниума. Скорее они обладали поперечной подвижностью верхней челюсти и щечной области, отводимых в сторону при закрывании рта под давлением аддукторных мышц, втягивавшихся в замкнутое пространство под панцирь дерматокраниума. Эта предполагаемая подвижность названа позже плеврокинетизмом («боковой подвижностью»). Среди современных наземных позвоночных она наблюдается у более типичных безногих амфибий, обладателей стегального черепа (Иорданский, 1990). У гаттерии, лишенной (подобно другим современным рептилиям) замещающих окостенений в обонятельной области, метакинетизм реален (рис. 56 А): весь дерматокраниум вместе с первичной и вторичной верхней челюстью действительно может поворачиваться вверх и вниз относительно маленького нейрокраниума около поперечной оси, расположенной на заднем крае крыши черепа.

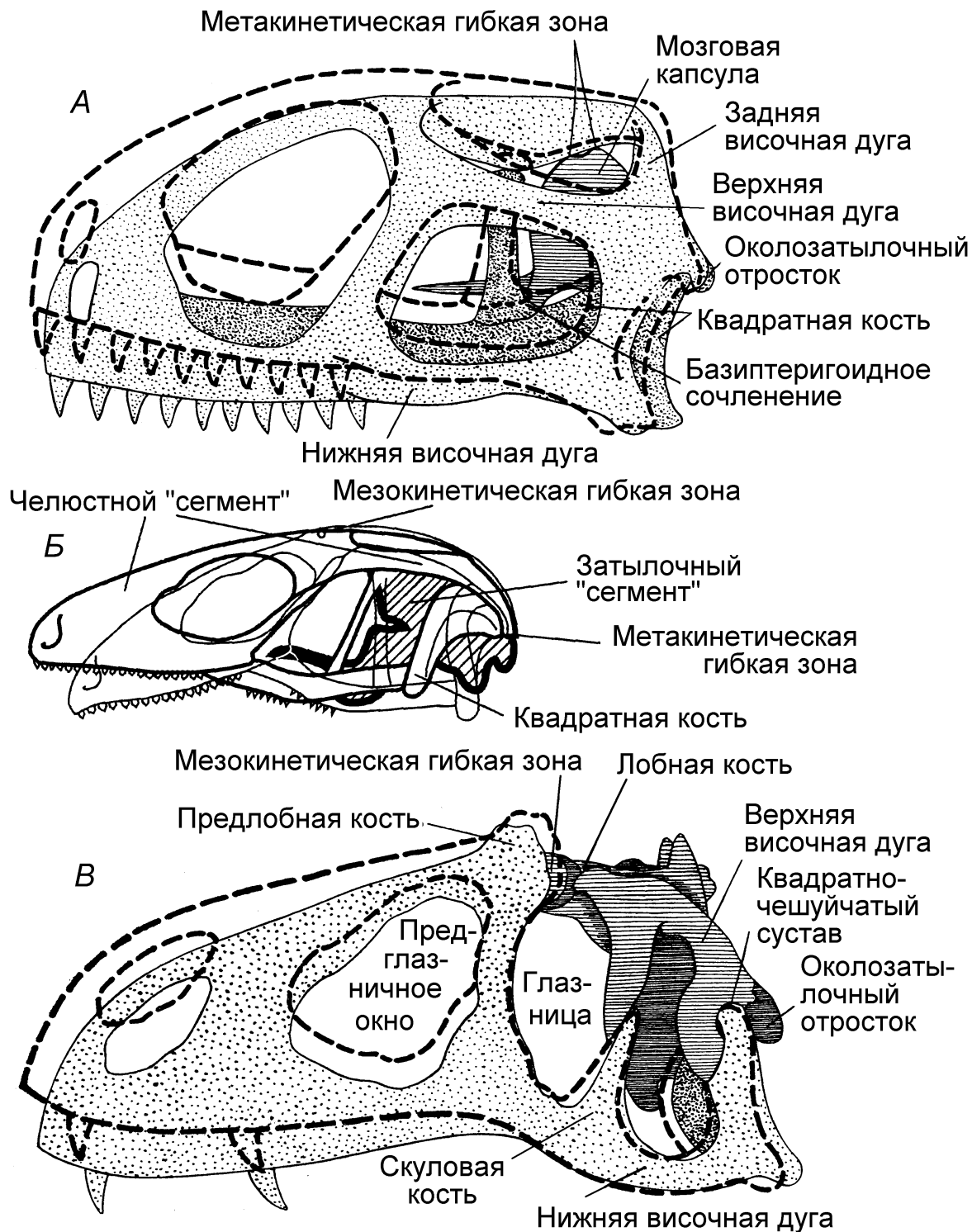


Рис. 56. Примеры кинетичности черепа у рептилий: *A* — метакинетизм гаттерии *Sphenodon punctatus* (по Верслюису); *Б* — амфикинетизм длинноногого сцинка *Eumeces schneideri* (по Иорданскому); *В* — постулированный Верслюисом мезокинетизм аллозавра *Allosaurus*; в действительности, как нетрудно видеть на рисунке, взаимный контакт частей черепа слишком сложен, чтобы повороты челюстного «сегмента» могли реализоваться

Недавно предлагалось рассматривать метакинетизм (исходя из допущения, что он все же встречался у древних амфибий) в качестве прямого наследия внутричерепной подвижности рипидистий. Однако характер координации этих движений в обоих случаях противоположен по знаку: судя по наклону базиптеригоидного сочленения, у тетрапод расширение ротовой полости могло сопровождать только ретракцию (с опусканием верхней челюсти), а не протракцию, как у рипидистий.

Разумеется, интересен вопрос о биологической роли кинетизма черепа. Я.Верслюис искал выгоды кинетической конструкции черепа в связи с процессом раскрытия рта (с увеличением скорости и размаха этого движения). В последние полвека преимущества кинетического черепа чаще связывали с процессом встречного движения челюстей при смыкании на том основании, что это рабочий, а не подготовительный акт. Для этой ситуации накопился целый список возможных выгод подвижности верхней челюсти:

- а) выгодно встречное ускорение челюстей;
- б) кинетизм позволяет прилаживать зубы к добыче и
- в) даже манипулировать с добычей;
- г) кинетизм обуславливает напряжение верхней челюсти навстречу нагрузке, компенсируя ее уступающую деформацию и тем самым помогая оптимальным образом эксплуатировать ажурный, облегченный череп;
- д) кинетизм позволяет амортизировать толчки, рывки добычи и т.п.

Значение последнего пункта представляется наиболее универсальным. Встречное напряжение верхней челюсти мускульной силой по отношению к нагрузке мыслимо и без кинетизма, но точная координация необходимой активности мышц едва ли возможна, поскольку флуктуации величины сил сопротивления объекта (отрыванию, раздавливанию и т. д.) поистине внезапны и непредсказуемы. Запаздывание мышц с началом и окончанием сокращения неизбежно создает опасные рывки. Поэтому способность к амортизации неуравновешенных усилий представляет собой необходимое условие участия мышц в поддержании прочности черепа облегченной конструкции.

Эволюция кинетизма черепа у зауропсид представляется в следующем виде. Исходным для них, по-видимому, был уже описанный выше метакинетический череп, обладавший единственной — метакинетической — гибкой зоной в крыше. У многих, если не у большинства ящериц (кроме хамелеонов, череп которых акинетичен) в крыше черепа имеется еще вторая гибкая зона, более роstralная, между теменной и лобной костями. Я. Верслюис назвал эту зону мезокинетической, а тип подвижности черепа с двойной гибкостью крыши — амфикинетизмом.

В таком черепе при протракции (рис. 56 Б) рыло вместе с лобными костями задирается относительно сросшихся теменных, последние же

поворачиваются относительно затылочного «сегмента» (костей нейрокраниума) в противоположном направлении, т.е. опускаются. Квадратная кость в сочленении с чешуйчатой и переднеушной костями поворачивается вентральным концом вперед; в том же направлении смещается костное небо (отсюда и термин «протракция» — протаскивание вперед). Крыловидные кости при этом имеют скользящую опору на базиптеригоидные отростки и рычажную подвеску эпиптеригоидами к боковым стенкам мозговой капсулы (в верхней части стенок, вблизи от теменных костей).

Вторичная утрата ящерицами квадратноскуловой кости и тем самым нижней скуловой дуги, по-видимому, связана как раз с характерной для их черепа мезокинетической подвижностью (как компонентом амфикинетизма). То же справедливо и в отношении эпиптеригоида, вторично отделившегося от квадратной кости. При исходном положении (как у гаттерии), образуя V-образную фигуру с квадратной костью, он препятствует ее качательным движениям про- и ретракции.

Мезокинетизм в чистом виде установлен у некоторых змей, черепная коробка которых имеет гибкую зону в области глазниц (предлобные кости входят в максиллярный «сегмент»). Я. Верслоис приписывал мезокинетизм динозаврам, но, по-видимому, ошибочно: судя по его рисунку (рис. 56 В), постулируемых им движений ожидать трудно.

В отношении внутричерепной подвижности змей распространен другой термин — гиперкинетизм. Он не подходит под категории, предложенные Я.Верслоисом, ибо у большинства змей максиллярный «сегмент» включает лишь верхнечелюстную кость (предчелюстная редуцирована) и первичную верхнюю челюсть, а черепная коробка не имеет гибких зон. В названии отражен беспрецедентно широкий размах продольной подвижности, вдобавок независимой для правой и левой половинок. Эта подвижность используется при заглатывании добычи. Половинки челюстного аппарата в продвинутых случаях (например, у ужей) работают поочередно: одной змея втаскивает добычу в глубь зева, а другая половинка в это время раскрывается и выносится вперед для нового захвата. У ядовитых змей (рис. 57) несколько меньшей по размаху протракцией обеспечивается поворот качающейся верхнечелюстной кости для приведения сидящего на ней ядовитого зуба в рабочее положение.

Среди птиц кинетизм черепа характерен почти для всех видов. Гибкая зона поперечно пересекает крышу черепа всегда впереди от глазниц, а потому понятие мезокинетизма здесь неприменимо. Область глазниц неподвижна благодаря срединной обонятельной кости, образующей межглазничную перегородку и утолщение впереди от нее. У птиц известен кинетизм двух категорий.

Во-первых, это ринхокинетизм, при котором гибкость локализуется в пределах надклювья (rhynchos — клюв). Гибкая зона крыши

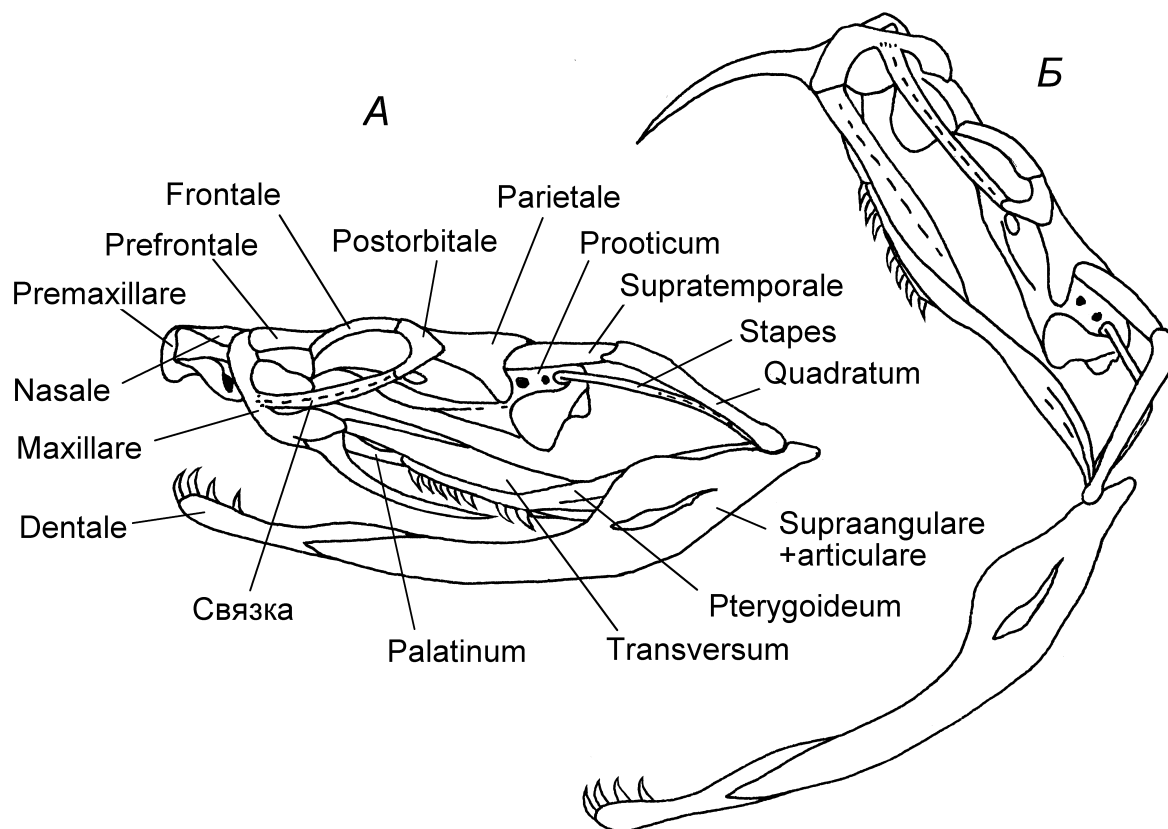


Рис. 57. Гиперкинетизм ядовитой змеи; череп храмовой куфии *Tropidolaemus wagleri*, вид справа: А – положение покоя; Б – положение при броске на добычу (по А.Ю. Соколову)

располагается фактически не в крыше черепа, а впереди от нее; иногда она растянута на всю длину костной ноздри, захватывает предчелюстную кость (вторично непарную у птиц) и обычно также предчелюстные отростки носовых костей. Носовая перегородка в этом месте прерывается. Очевидно, это более примитивная форма кинетизма черепа птиц, она характерна для относительно архаичных отрядов — тинаму, бескилевых, почти всех ржанкообразных, части журавлеобразных, голубеобразных и ибисовых. Иногда ринхокинетическое надклювье достигает высокого уровня специализации, например у вальдшнепа (рис. 58 А), челюстной аппарат которого, кстати, первым привлек внимание морфологов. У него гибкая зона располагается на границе конечной трети надклювья, что позволяет ему раскрывать конец вонзенного на всю длину в землю клюва и схватывать там червей.

Во-вторых, это характерный для большинства птиц прокинетизм («передний кинетизм»), при котором гибкая зона образована почти исключительно носовыми костями при самом основании верхней челюсти (рис. 58 Б). Межглазничная перегородка в этом месте отделена от носовой перегородки широким окном — так называемой черепнолицевой щелью. Прокинетизм выгоден тем, что верхняя челюсть при нем прочнее и

приспособлена для сжимания добычи на всем протяжении клюва, а не только концом, как у большинства обладателей ринхокинетизма.

Типология черепа птиц

Томас Гексли (1867) предложил для летающих (килегрудых) птиц 4 типа неба: дромэогнатический (дромэогнатный) — у тинаму, схизогнатический (схизогнатный) — у большинства неворобьиных птиц, десмогнатический (или десмогнатный) — у гусеобразных, аистообразных, дневных хищников, а также некоторых других групп и, наконец, эгитогнатический (эгитогнатный) — почти исключительно у воробьиных.

У. Пайкрафт (1900) предложил различать только 2 типа: палеогнатический (палеогнатный) тип, который соответствует дромэогнатному, но относится помимо тинаму и к бескилевым птицам, а также неогнатический (неогнатный), который присущ остальным птицам и, следовательно, охватывает 3 типа из числа введенных Т. Гексли.

Морфологические критерии, биологическое и систематическое значение этих типов в свое время дали повод для оживленной полемики. При палеогнатизме костное небо вместе со скуловой дугой образует жесткую рамку, почти не позволяющую крыловидной кости отклоняться вбок при ретракции, вопреки требованию косо ориентированного базиптеригоидного сочленения. Поэтому размах кинетизма мал — практически это только люфт, достаточный для встречного напряжения ажурного надклювья и амортизации толчков, но не для манипуляции с кормом. Это первый этап эволюции кинетизма черепа у птиц.

У обладателей неогнатного черепа имеется подвижное небо-крыловидное сочленение, благодаря которому крыловидная кость при про- и ретракции поворачивается в горизонтальной плоскости, рамка костного неба и скуловой дуги свободно деформируется, обеспечивая более широкий размах движений неба и надклювья, возможность манипуляции с добычей в клюве.

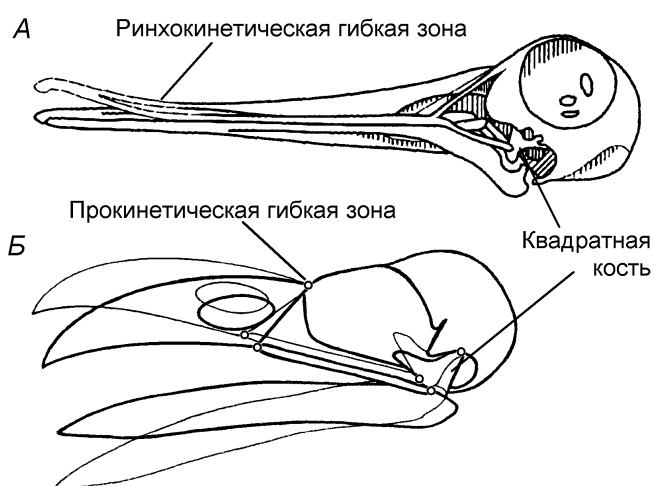


Рис. 58. Примеры кинетичности черепа у птиц: А – ринхокинетизм вальдшнепа *Scolopax rusticola* (крайняя степень специализации); Б – схема прокинетической подвижности на простейшей модели черепа ворона *Corvus corax* (скуловая дуга и костное небо условно изображены единым стержнем)

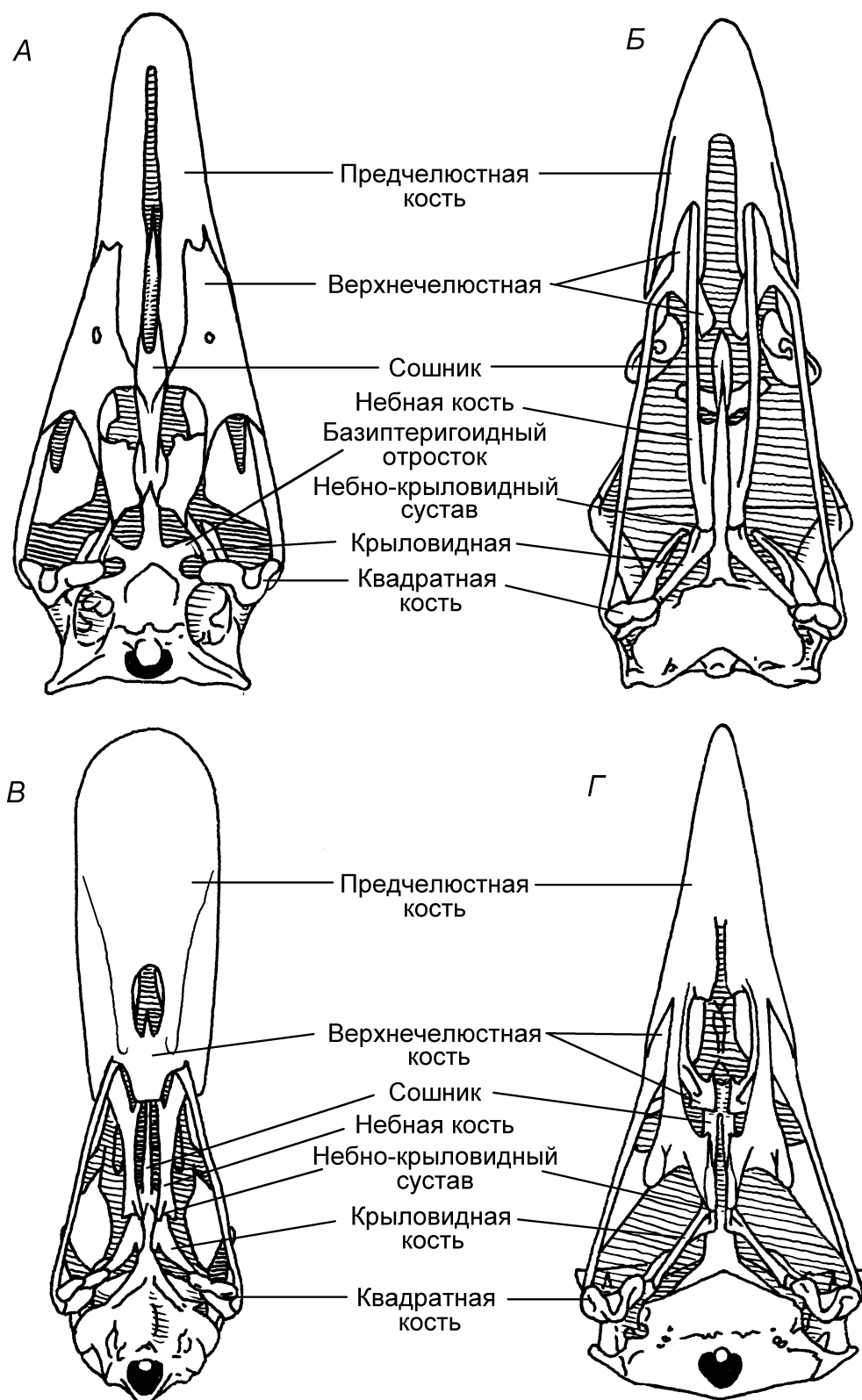


Рис. 59. Типы неба птиц, предложенные Т. Гексли: А – дромеогнатный тип на примере бескилевой птицы нанду *Rhea americana* (автором предложен для тинаму – Tinamiformes); Б – схизогнатный тип на примере курообразной птицы, глухаря *Tetrao urogallus*; B – десмогатный тип на примере гусеобразной птицы кряквы *Anas platyrhynchos*; Г – эгитогнатный тип на примере воробьиной птицы ворона *Corvus corax*

Существенным образом свободу этих движений ограничивает древнее базиптиригоидное сочленение, в связи с чем большинством птиц оно утрачено.

А. Уэтмор, автор наиболее распространенной и признанной системы класса птиц, обозначил термином Neognathae (начиная с 1960 г.) надотряд, включающий всех современных птиц, кроме пингвинов (в том числе палеогнат, в понимании У. Пайкрафта). А. Уэтмор сделал это после того, как С. Макдауэлл (1948) попытался дискредитировать предложенные У. Пайкрафтом подразделения, показав, что разнообразие конструкции неба у современных бескилевых и тинаму не позволяет дать строгий формальный диагноз палеогнатизма: среди критериев, использованных У. Пайкрафтом, ни один не объединяет всех палеогнат без исключения.

Однако в сравнительно недавнее время К.А. Юдиным (1970, 1978) развито представление о палеогнатизме как атрибуте раннего этапа эволюции, которое поддерживает мнение У. Пайкрафта и целесообразность использования обсуждаемых терминов в первоначальном смысле. Правда, становление неогнатности на основе исходного палеогнатного состояния скорее всего происходило несколько раз параллельно и независимо.

Схизогнатический тип (рис. 59 Б) отличается длинной продольной щелью, разделяющей левую и правую верхнечелюстные кости. Он характерен для ржанкообразных, журавлеобразных и большинства других относительно примитивных отрядов птиц.

Десмогатический тип (рис. 59 В) определяется взаимным срастанием верхнечелюстных костей по средней линии, что эффективно упрочняет надклювье, придавая ему трубчатую конструкцию. Эта мало распространенная среди птиц особенность в определенной мере может быть использована для характеристики естественных групп — гусеобразных, аистообразных и соколообразных.

Эгитогнатический тип (рис. 59 Г), характерный почти исключительно для воробьиных птиц, диагностируется набором четких формальных признаков; функционально это схизогнатия.

А. Гаррод (1873) предложил различать два типа надклювья — голоринальное и схизоринальное (рис. 60) — на основании, на первый взгляд, формального признака — формы заднего обрамления костной ноздри, который, однако, как выяснилось позже, имеет глубокие функциональные следствия.

При голоринии задний отдел надклювья компактен, контур ноздри плавно закруглен. Это способствует внутренней прочности, жесткости надклювья, его монолитности, которая обычно характерна для обладателей прокинетизма.

При схизоринии задний конец костной ноздри щелевидно вытянут и заострен. Он разделяет попадающую в пределы надклювья часть носовой

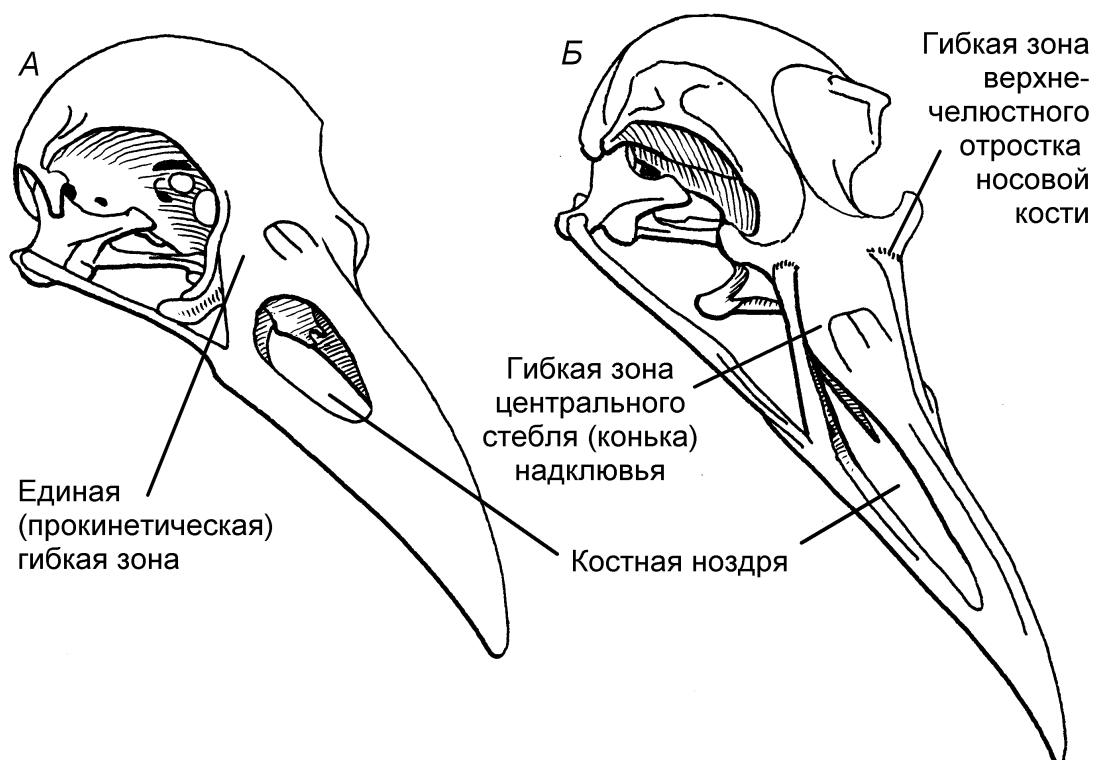


Рис. 60. Типы надклювья птиц, предложенные У. Гарродом: А – голоринальное надклювье ворона *Corvus corax*; Б – схизоринальное надклювье ржанкообразной птицы, большой морской чайки *Larus marinus*

кости на две части, способствует формированию в них двух независимых гибких зон; существующая благодаря этому взаимная подвижность этих частей носовой кости влечет за собой возможность внутренней деформации надклювья, характерной для ринхокинетизма.

Некоторые особенности черепа в целом у тетрапод

Между теропсидами и зауропсидами, а среди последних – между рептилиями и птицами характерны существенные различия в развитии окостенений прехордальной (этмосфеноидной) области нейрокраниума. Так, рептилии вообще лишены замещающих окостенений в этмоидной области черепа. У птиц, напротив, мощно развит мезэтмоид, который эффективно укрепляет глазничную область и вообще всю переднюю часть мозгового черепа, а также дает необходимую опору длинному надклювью.

У млекопитающих, прошедших независимый путь эволюции, кости этмосфеноидной области развиты особенно мощно. Это переднеклиновидная кость (presphenoideum), парные глазоклиновидные кости и, наконец, непарный мезэтмоид (решетчатая кость), присущий

приматам, грызунам и хищным, но отсутствующий у ряда относительно примитивных отрядов и представителей обоих отрядов копытных..

Неодинакова судьба парасфеноида у амниот. У рептилий он мал, развит не у всех. У птиц развит усиленно и очень сложен, у эмбриона включает до 7 центров окостенения, среди которых основные — это передний, непарный отдел – рострум парасфеноида — и эмбрионально парная каудальная часть, прикрывающая снизу основную клиновидную кость и получившая не самое удачное название основной височной кости (basitemporale); она соответствует задней части парасфеноида рипидистий (согласно Я р в и к у , г о р и з о н т а л ь н ы м инфрафарингогиальным зубным пластинкам *Eusthenopteron*).

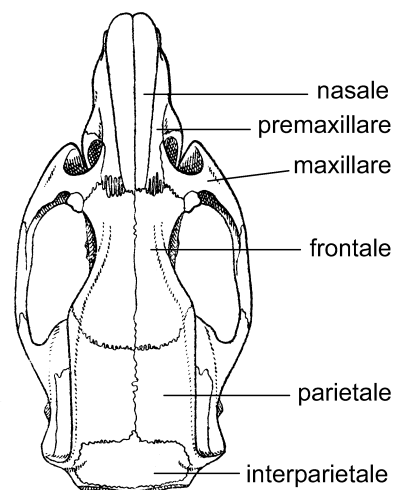


Рис. 61. Пример обособленного положения межтеменной кости (interparietale): череп серой крысы *Rattus norvegicus*, вид сверху

Среди млекопитающих парасфеноид почти у всех отсутствует. Он отмечен только у шерстокрыла (*Galeopithecus*) в виде маленького ромбика на вентральной поверхности основной клиновидной кости.

Любопытны перестройки, наступившие у птиц и млекопитающих в связи с высоким уровнем цефализации, т.е. крупными относительными размерами головного мозга. Потребность в формировании объемистого и прочногоместилища для мозга обуславливает вторичное встраивание в стенку мозговой капсулы костей, не имевших к ней отношения у предков. Приведем несколько наиболее ярких примеров. Чешуйчатая кость у большинства птиц и у всех млекопитающих выходит на внутреннюю поверхность свода черепа, тогда как у ящериц и крокодилов она не имеет даже внешнего контакта с мозговой капсулой. Межтеменная кость млекопитающих (interparietale; рис. 61), по некоторым данным, обнаруженная также в онтогенезе некоторых птиц, представляет собой результат срастания заднего поперечного ряда костей крыши (заднетеменных и табличных). Наконец, крылоклиновидная кость в височной стенке черепа млекопитающих представляет собой продукт преобразования верхнекрыловидной кости (см. выше, с. 00 и рис. 53).

Проблема метамерии головы

Поиски в конструкции и процессе развитии головы следов характерного для туловища метамерного строения представляют значительный интерес, поскольку обещают предоставить информацию о ее формировании в эволюции позвоночных.

Если начать с истории вопроса, нужно вспомнить о позвоночной теории черепа — представлении о составе мозговой части черепа млекопитающих из 3 позвонков. Ее выдвинули независимо в конце XVIII века поэт и ученый И.Гете и немецкий натурфилософ Л.Окен. В черепе взрослого млекопитающего они усматривали элементы, внешне напоминающие позвонок; самому заднему должна была соответствовать затылочная кость (продукт слияния всех четырех затылочных костей и межтеменной), следующему впереди — основная клиновидная кость, ушные, чешуйчатые и теменные, наконец, самому ростральному — передняя клиновидная кость, срединная обонятельная и пара лобных. Позже Л. Окен с обычной для представителей немецкой идеалистической морфологии смелостью «нашел» еще 3 позвонка в лицевой части черепа. Позвоночную теорию черепа принимал также Р.Оуэн.

Томас Гексли (Huxley) в своей торжественной, так называемой крунианской лекции (прочитанной в 1858 г.) оценил эту теорию в свете новых сведений об эмбриональном развитии черепа, проходящего последовательно перепончатую, хрящевую и, наконец, костную стадию. Он показал, что истинное сходство каких-то частей с позвоночником наблюдается лишь в самом начале. Широкие эмбриологические исследования в конце XIX и первой половине XX столетий были посвящены изучению сегментации мезодермы и формированию различных повторяющихся структур в голове зародышей позвоночных. Эти работы связаны с именами М.Фюрбрингера, Ф.Штёра, А.Фрорипа, Ф.Бальфура.

Основные итоги этим исследованиям подвел голландец И. ван Вай (1882). Согласно его представлениям, самый передний участок головы — это палеокраниум, наиболее древняя и короткая основа нейрокраниума, он

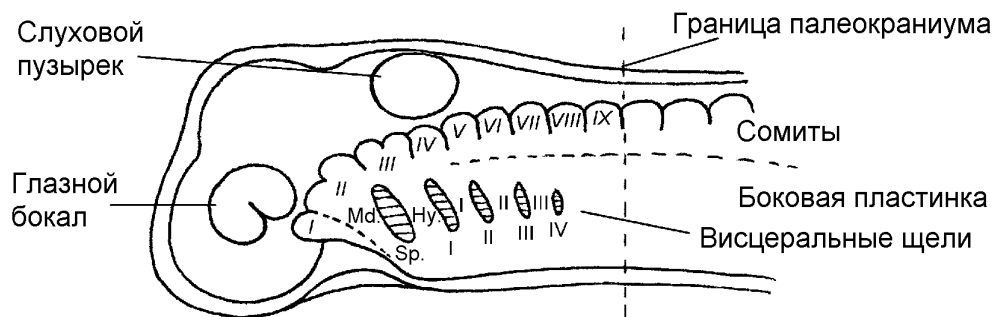


Рис. 62. Схема эмбриональной сегментации головной мезодермы позвоночных

состоит из 9 сегментов (рис. 62) и тянется назад только до выхода X нерва. Этим отделом полностью исчерпывается череп миноги.

Дополнительная проблема обусловлена взаимным наложением в области головы сегментации двух типов: дорсальная часть мезодермы подразделяется на сомиты, тем самым воплощая влияние миомерии, а лежащая вентральнее боковая пластинка рассекается висцеральными щелями и оказывается во власти бранхиомерии. Как выяснилось, оформленные полые сомиты в голове зародыша существуют чрезвычайно короткое время, к тому же вызывало трудности сопоставление миомерии и бранхиомерии. Исходя из общих представлений, трудно ожидать стабильной связи между ними, тем не менее с определенной долей условности два вида сегментации были приведены во взаимное соответствие через допущение о двойном характере II и III сомитов. Этот результат подводит к представлению о гомологии (гомодинамности, правда, лишь частичной) головных нервов всех позвоночных спинномозговым корешкам круглоротых (у которых спинные и брюшные корешки не соединены между собой). Предполагаемая принадлежность этих нервов отдельным первичным сегментам головы показана в приведенной ниже таблице.

Номер миотома	Брюшной корешок	Спинной корешок	Висцеральная щель
I	n.III	n.V ₁	—
II	n.IV	n.V _{2,3}	—
III	n.VI	n.VII	брызгальце
IV	—	n.IX	I жаберная щель
V	—	n.X	II « «
VI	—	«	III « «
VII	—	«	IV « «
VIII	—	«	V « «
IX	—	«	—

В эволюции позвоночных к этой наиболее древней основе нейрокраниума сзади, со стороны туловища прирастали дополнительные сегменты; такие надставки превращали палеокраниум в неокраниум двух последовательных категорий. ««

Первая «очередь» — это протометамерный неокраниум (присущий многим анамниям). Количество добавленных в состав затылка сегментов трудно определить, и оно неодинаково в разных группах, но, скажем, для акул и амфибий пришли к согласию о 7 добавочных сегментах, которые были обозначены латинскими буквами от «t» до «z». Вторая «очередь», характерная для амниот, составляла 3 добавленных сегмента, обозначенных буквами «a», «b» и «c»; после этого череп получил название ауксиметамерного неокраниума.

Скелет непарных плавников

Развитие непарных плавников в эмбриогенезе (рис. 63) начинается с формирования продольной складки эктодермы, внутрь которой вселяются клетки скелетогенной мезенхимы, происходящие из нервного гребня (это так называемая эктомезенхима); исходно они равномерно рассеяны и не обнаруживают признаков сегментации. Эти клетки посегментно

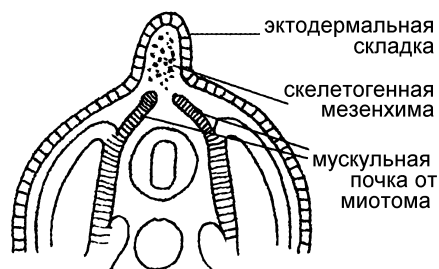


Рис. 63. Эмбриональные компоненты непарного плавника. Схема поперечного разреза зародыша

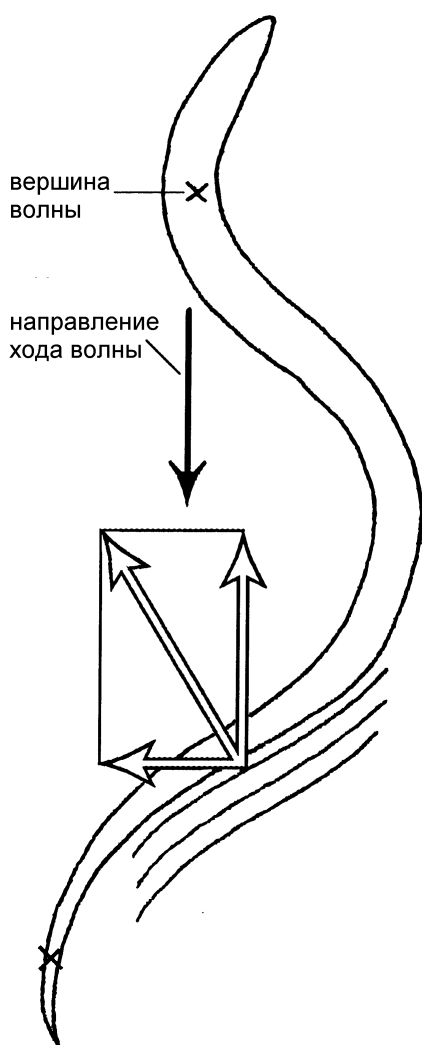


Рис. 64. Схема угревидного движителя, вид сверху: источники тяги при ундуляционном плавании; светлые стрелки показывают судьбу сил сопротивления воды во фронтальной плоскости

группируются позже, под влиянием так называемых мускульных почек сомитов, т. е. скоплений зародышевых клеток, которые направляются внутрь складки из миотомов. Навязывают зачатку сегментацию, они стимулируют формирование из мезенхимы плавниковых лучей (radii, или radialia). Чтобы обсуждать значение непарных плавников, нужно привлечь некоторые сведения об ундуляционном плавании как первичном для хордовых механизме локомоции, в значительной мере определившем особенности организации их тела. Исходным вариантом локомоторного аппарата рыб считают угревидный движитель (рис. 64). Образованная боковыми изгибами тела локомоторная волна пробегает по нему спереди назад. Косо ориентированные участки тела смещаются назад, оттесняя воду. Вода сопротивляется и прилагает к телу рыбы усилия, перпендикулярные по отношению к поверхности контакта (трение при малых скоростях несущественно). Косые усилия могут быть разложены по правилу параллелограмма на продольные и поперечные составляющие. Все продольные направлены в одну сторону (вперед), поэтому они суммируются, образуя силу тяги; поперечные

составляющие, направлены противоположно одни другим, поэтому они взаимно нейтрализуются. Эффективность движителя зависит от массы воды, с которой взаимодействует тело, и потому повышается при расширении силуэта непарными плавниками — непрерывной плавниковой каймой, которая тянется вдоль спины и вентральной кромки хвоста (позади анального отверстия или клоаки). Угревидный движитель используется медленными пловцами и мальками как более экономичный (малькам эта экономичность особенно необходима, поскольку в силу их малых размеров им сильно мешает вязкость воды).

Скоростное плавание несопоставимо более расточительно — как известно, кинетическая энергия пропорциональна квадрату скорости, причем это касается не только тела рыбы, но и отбрасываемой движителем при разгоне реактивной струи воды. Но отношения хищник–жертва стимулировали во многих группах рыб специализацию в быстром плавании, которая сопровождалась формированием скомброидного движителя (рис. 65; название от слова *Scomber* — скумбрия). Это результат нескольких преобразований. Прежде всего, увеличилась скорость пробегания по телу локомоторной волны. Соответственно, заметно уменьшилась ее амплитуда. Наконец, укоротился взаимодействующий с потоком (разгоняющий его) участок плавниковой каймы. Действительно, большая протяженность непрерывной каймы в угревидном движителе не повышает его эффективности, поскольку его более каудальные участки соприкасаются с возмущенными и притом движущимися назад порциями воды. Этим объясняется наблюдаемое увеличение амплитуды волны по направлению к хвосту — оно позволяет ему захватить в сферу действия неподвижную воду. У скомброидных пловцов из плавниковой каймы выделен короткий рабочий участок на заднем конце тела — хвостовой плавник, — у крайних форм приближающийся своей серповидной формой к машущему крылу.



Рис. 65. Схематический силуэт рыбы, обладающей скомброидным движителем

После распада непрерывной плавниковой каймы из нее возникают, помимо хвостового, еще две категории плавников. Задний спинной и анальный расширяют силуэт рыбы позади центра масс и действуют как стабилизаторы, подобно оперению стрелы. Передний спинной плавник расширяет силуэт впереди от центра масс и действует в качестве дестабилизатора. Если рыба в момент маневра на большой скорости поворачивается боком к потоку, он притормаживает движение переднего конца тела и тем самым повышает маневренность рыбы, помогая ей выполнить резкий поворот. У хищных колочеперых (окунеобразных) рыб плавниковые лучи переднего грудного плавника прочны, как «мачты» для передачи больших поперечных усилий при резких поворотах.

Хвостовой плавник

Существует старая типология, которая классифицирует известные варианты хвостового плавника по их конструкции.

1. Протоцеркальный плавник — первично равнолопастный (такой плавник присущ ланцетнику, но среди позвоночных его реальные носители неизвестны).

2. Гетероцеркальный плавник — внешне и внутренне неравнолопастный; характерен для многих вымерших бесчелюстных, панцирных рыб (Placodermi), акантодий, акул, акул, а из лучеперых — для палеонисков и костнохрящевых, или хрящевых ганоидов. У акулы верхняя лопасть хвостового плавника крупнее (поскольку в нее заходит осевой скелет), но если иметь в виду соотношение кожных лопастей, то крупнее нижняя. Радиалии переименованы в дорсоспиналии и вентроспиналии. Последние у катрана сильно редуцированы и сращены с увеличенными гемальными дугами позвонков.

Значение гетероцеркии у акул состоит в компенсации избыточного веса, достигаемой благодаря весьма несложному механизму: более крупная нижняя лопасть отгибается сопротивлением воды, отставая в движении вбок от хвостового стебля, весь плавник слегка перекручивается и отбрасывает воду не только назад, но и вниз, создавая компонент силы тяги, направленный вверх (рис. 66). У некоторых скоростных и крупных акул (последние могут достигать нейтральной плавучести благодаря жировому поплавку — печени) эта проблема несущественна, сила тяги, создаваемая нижней лопастью, направлена более или менее строго вперед, поскольку более круто изогнут хвостовой стебель (рис. 67 А) и этим как бы исправлена асимметрия плавника, внутреннее строение которого осталось типичным.

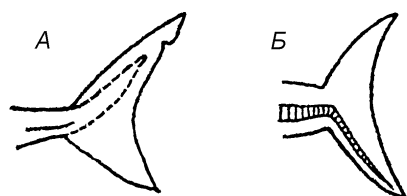


Рис. 67. Варианты формы гетероцеркального хвостового плавника: А – эпицеркальный плавник пелагической акулы; Б – гипоцеркальный плавник ихтиозавра

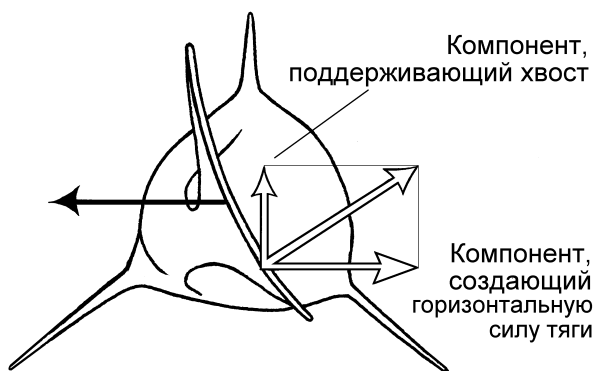


Рис. 66. Функциональный эффект гетероцеркального хвостового плавника акулы: схема разложения сил на хвосте активно плывущей акулы, вид сзади; черной стрелкой показано направление взмаха плавника, светлыми стрелками – разложение в поперечной плоскости суммарной силы сопротивления воды (перпендикулярной по отношению к лопасти плавника)

Аналогичен хвостовой плавник ихтиозавра

(рис. 67 Б), хотя его асимметрия противоположна акульей (это обратно-гетероцеркальный, или гипоцеркальный плавник – в отличие от эпицеркального, акульего). Такая форма возникла в условиях избыточной плавучести этих водных рептилий и, видимо, породила добавочную силу, направленную вниз.

3. Гомоцеркальный плавник, широко распространенный у костистых рыб, — это плавник, равнолопастный вторично и лишь внешне (при сохраняющейся дорсовентральной асимметрии внутреннего скелета). Внешняя симметрия связана с отсутствием необходимости компенсировать избыточный вес. Дело в том, что этим рыбам в принципе присуща нейтральная плавучесть, которую обеспечивает гидростатический орган – плавательный пузырь. У пелагических скоростных пловцов плавательный пузырь может вторично отсутствовать (например, у скумбрии), поскольку плохо совместим с быстрыми вертикальными перемещениями рыбы, сменой глубины. При погружении нарастающее давление воды сжимает его, делая неэффективным, а при всплытии — наоборот – внутреннее давление оказывается неуравновешенным и превращает пузырь в «мину замедленного действия». В то же время, при высокой скорости отрицательная плавучесть не мешает, поскольку положение рыбы в заданном слое воды эффективно стабилизируется набегающим потоком. В онтогенезе исчезновение внешних следов асимметрии обусловлено тем, что плавник возникает в виде единой кожной лопасти; мясистая же лопасть сильно редуцирована, как и в парных плавниках костистых рыб.

Доминирование кожной лопасти в плавниках костистых рыб обусловлено преимуществами ее скелета, состоящего из лепидотрихий. В отличие от эластотрихий эти костные лучи, образованные сросшимися изопединовыми чешуями, легки и в то же время могут обладать любой степенью жесткости. Поэтому-то кожная лопасть вытеснила мясистую (в хвосте акул последняя представлена громоздким продолжением хвостового стебля). От радиалей в хвостовом плавнике костистых практически не осталось следов: лепидотрихии крепятся непосредственно к гипуралалям, производным гемальных дуг нескольких последних недоразвившихся позвонков. Продолжение хорды эмбриона у взрослых окостеневаает в виде маленького заметно отклоняющегося дорсально отростка на последнем позвонке — уростиля.

4. Дифицеркальный плавник вторично симметричен — как внешне, так и внутренне. Внутреннюю асимметрию, по-видимому, уничтожила имевшаяся в филогенезе стадия нитевидного плавника (угревидного движителя). Дифицеркальным плавником обладают двоякодышащие рыбы, латимерия, и некоторые костистые, как, например, тресковые.

Парные конечности

Развитие парной конечности (рис. 68) начинается с появления полого выпячивания эктодермы (у рыб это плавниковая складка, у наземных позвоночных — так называемая почка конечности). Клетки скелетогенной мезенхимы, заполняющие зачаток в виде первоначально не сегментированной массы, выселяются из париетального листка боковой пластинки мезодермы, а мышечные зачатки вырастают сюда в виде почек от миотомов сомитов (у акул — по 2 на сегмент), обуславливая затем сегментацию скелетогенной мезенхимы. В плавниковой складке каждая почка делится на две —

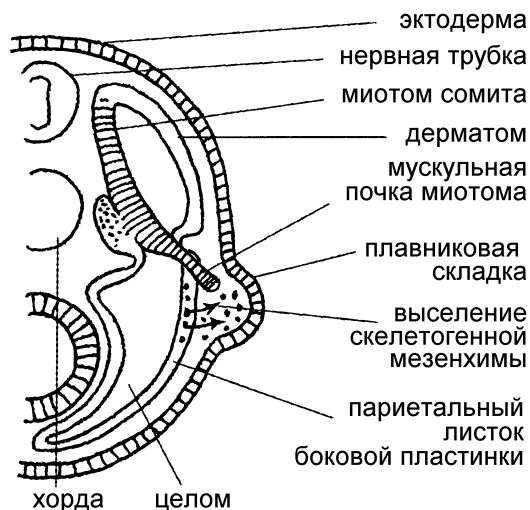


Рис. 68. Эмбриональные компоненты парной конечности. Схема поперечного среза зародыша

дорсальную и вентральную, чем определяется раннее обособление дорсальной и вентральной мускулатуры. Оказалось, что по характеру развития парные плавники рыб очень близки к непарным.

У рыб на вершине почки эктодерма образует глубокую тонкую складку, куда проникает эктомезенхима, производная нервного гребня; в дальнейшем из этой складки образуется кожная лопасть плавника, в которой клетки нервного гребня участвуют в формировании чешуй, а у костных рыб — костных лучей, лепидотрихий. У тетрапод кожная лопасть не развивается, но на вершине почки располагается складка утолщенной эктодермы — так называемый апикальный гребень, оказывающий важное влияние на дифференцировку мезодермы. Скелетогенная мезенхима подвергается внутри почки конечности сложной разветвленной конденсации, в результате которой формируется картина взаимного расположения будущих хрящевых зачатков скелета.

Потенциальной способностью образовывать конечность обладает стенка тела на узкой продольной полосе, которая тянется через все туловище. Опыты Б.И. Балинского по искусственной стимуляции образования добавочных конечностей у личинок тритона позволили ему в передней части туловища получить развитую конечность, но без пояса, а в задней — наоборот, почти нормальный таз с маленьким стерженьком вместо конечности.

Развитие скелета плавников у рыб (рис. 69) начинается с посегментного сгущения мезенхимы, образующей зачатки радиалий.

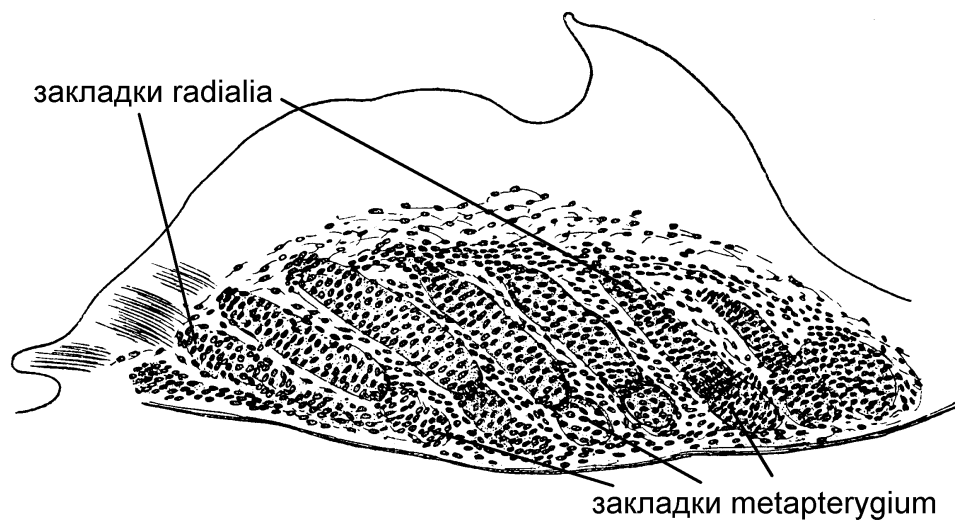


Рис. 69. Развитие скелета брюшного плавника на примере малька стерляди *Acipenser ruthenus* (по А.Н. Северцову)

Позже от внутреннего конца каждой радиалии отделяется утолщенный членник — зачаток базального элемента; эти членники соединяются между собой, образуя членистый или единый стержень — метаптеригиум. В грудных плавниках акул передние базалии — результат более позднего слияния радиалий. Тазовый пояс формируется из этого же материала, а плечевой развивается отдельно. В брюшном плавнике взрослой осетровой рыбы (рис. 70) членистый метаптеригиум плавно переходит в тазовый пояс (по-видимому, отсутствие четкой границы между ними — результат вторичного упрощения).

Обзор строения парных плавников у современных рыб

У хрящевых рыб они состоят из двух лопастей — мясистой и кожной. Мясистая лопасть снабжена хрящевым скелетом. В грудном плавнике это 3 базальных хряща (basalia) — pro-, meso- и metapterygium, характеризующие собой так называемый трибазальный плавник (имеющийся и у катрана). Палочковидные радиалии (radialia) примыкают к ним дистальнее, образуя несколько рядов. Брюшной плавник проще: его мясистая лопасть содержит один или два базальных хряща и один ряд радиальных. Кожная лопасть, укрепленная эластиновыми (или эластоидиновыми) нитями, у акул несколько

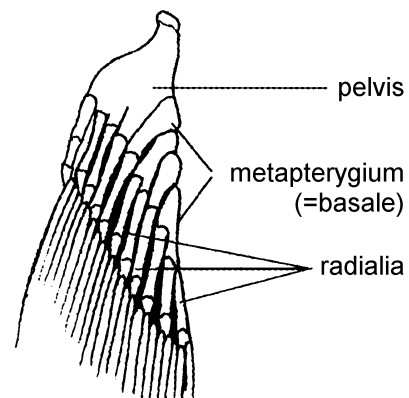


Рис. 70. Скелет брюшного плавника осетровой рыбы (*Acipenser*), вид снизу

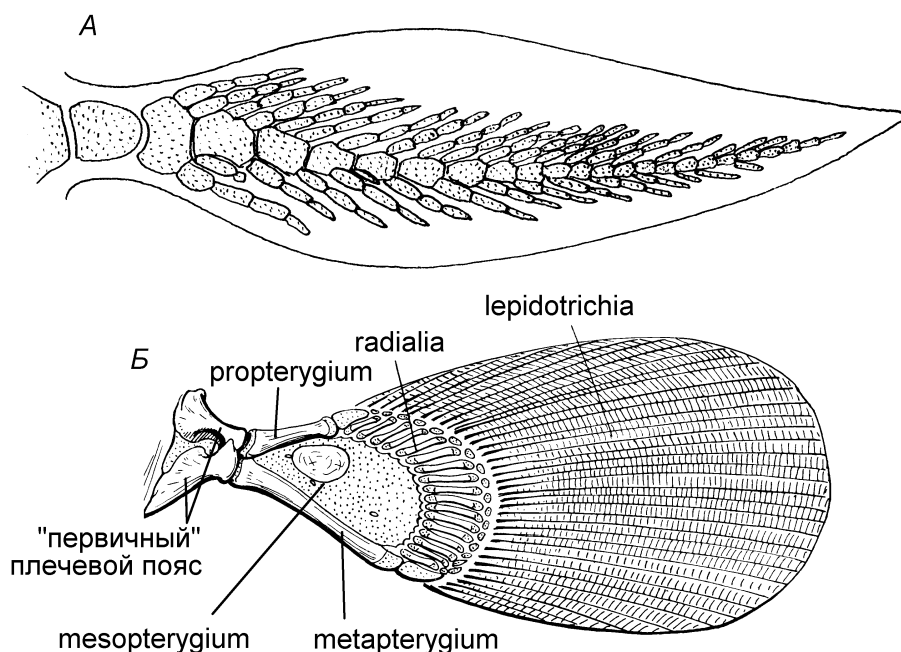


Рис. 71. Стенобазальные грудные плавники современных рыб: А — австралийской двоякодышащей рыбы (*Epiceratodus*), Б — многопера (*Polypterus*)

крупнее мясистой, но у скатов, плавающих за счет активной ундуляции грудных плавников, они целиком представлены мясистой лопастью.

Плечевой пояс акулы — это дуга из двух сросшихся половин, в каждой — лопаточный и коракоидный отделы, а между ними — бугорок для приращения плавника. В тазовом поясе акул представлены только вентральные отделы, теснее, чем в плечевом поясе, сращенные в непарное образование. У химер половинки тазового пояса разделены и имеют небольшие дорсальные (подвздошные) отростки. Плавник современных акул сохраняет характер складки. Основание несколько сужено (точнее, укорочено) подмышечной вырезкой, но все равно сохраняет сегментированный характер. Это плавник с широким основанием — эврибазальный, по терминологии А.Н. Северцова.

Эврибазальные плавники характерны также и для костных рыб — представителей подкласса лучеперых (*Actinopterygii*). У них доминирует кожная лопасть, которая здесь хорошо управляема мускулатурой благодаря прочным и легким лепидотрихиям. В грудном плавнике сохраняются остатки скелета мясистой лопасти — несколько радиалий, а у осетровых, костных ганоидов и некоторых костистых (лососевые, щука) — еще и небольшой метаптеригиум. В брюшном плавнике костистых рыб мясистая лопасть исчезла полностью.

В плечевом поясе костных рыб доминирует так называемый вторичный пояс, относящийся к кожному панцирю. Он состоит из покровных окостенений: *cleithrum*, *supracleithrum*, *posttemporale*, у осетровых есть еще и ключица (*clavicula*). Этот покровный пояс соединяется верхним концом с черепом. Название "вторичный"

"вторичный" некорректно, поскольку этот пояс, видимо, старше внутреннего "первичного". Последний обычно относительно невелик, может окостеневать, образуя лопатку и коракоид, к которым причленяется свободный плавник. Тазовый пояс — всегда только внутренний, у костистых рыб это пара костей в вентральной стенке тела.

В стенобазальных плавниках — плавниках с узким основанием — доминирует мясистая лопасть, способная к сложным движениям, к опоре на водные растения, на грунт и т.п. Основание сужено глубокойподмышечной вырезкой, затуманившей строго сегментальный характер плавника. Таковы парные плавники мясистолопастных рыб — двоякодышащих (рис. 71 А) и латимерии, — а также многопера (рис. 71 Б; у него неплохо представлены обе лопасти).

Некоторые сведения о парных плавниках вымерших водных позвоночных

У птераспидоморф четко выраженных подвижных парных плавников не обнаружено, есть лишь слабые намеки. Например, у телодуса на отпечатке верхней стороны тела оно сильно расширено позади головы, будто там имелись кожистые лопасти. У остеоострак общепризнано существование мягких лопастей позади каудолатеральных углов головного щита. У них находят внутреннюю поперечную перегородку, которая считается эндоскелетным плечевым поясом. У Anaspida назад от задних жаберных отверстий шли два конвергирующих ряда шипов и, как установлено сравнительно недавно, две узкие плавниковые складки.

Среди панцирных рыб (Placodermi) у Arthrodira (нектонных хищников) плавник своим скелетом напоминал акулий трибазальный, был мощно развит покровный плечевой пояс (рис. 72). У другой группы панцирников,

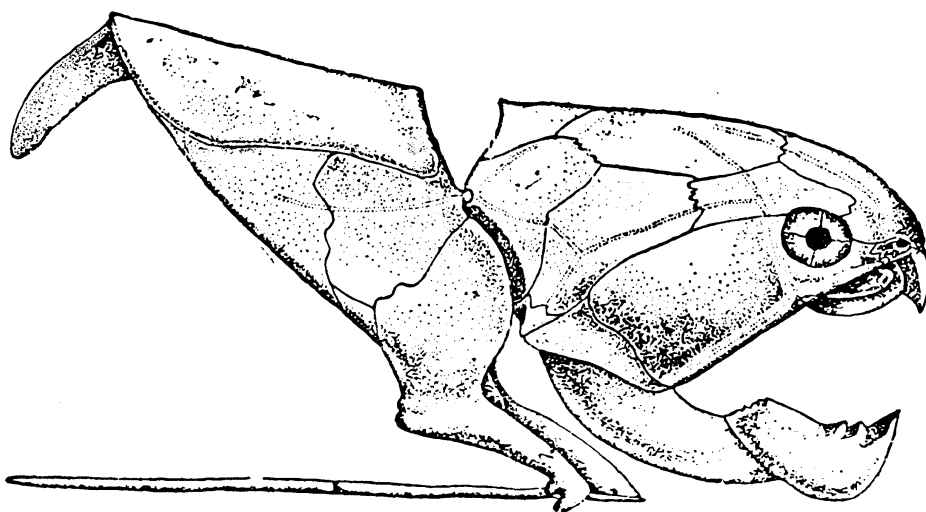


Рис. 72. Панцирь *Duncleosteus* (Arthrodira, Placodermi), вид сбоку

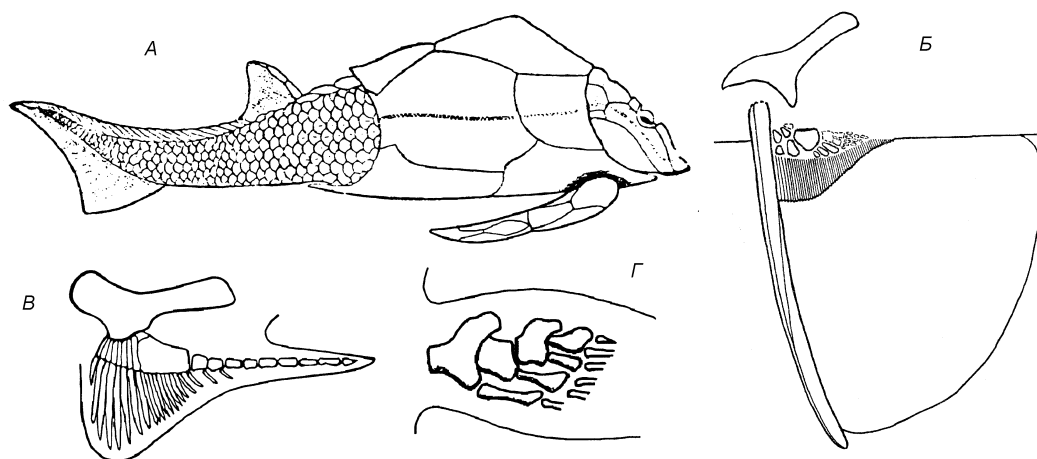


Рис. 73. Скелет грудного плавника некоторых костных рыб: А — антиарха *Pterichthyodes* (Antiarchi, Placodermi); Б — *Acanthodes* (Acanthodei; по Уотсону); В — кладоселахии (*Cladoselache*, Chondrichthyes); Г — кистеперой рыбы *Eusthenopteron* (Rhipidistia, Crossopterygii)

бентосных антиархов, панцирь туловища был еще мощнее и неподвижно сращен с панцирем головы, свободный плавник также был закован в броню (рис. 73 А).

У акантод (Acanthodei) обсуждаемые плавники были представлены парными рядами дентиновых шипов (до 6 пар) с мягкой лопастью позади крайних их них. В одном случае известен ее внутренний скелет, также близкий к трибазальному (рис. 73 Б).

У кладоселахий, в частности у *Cladodus* (рис. 73 В), плавник напоминает стадию развития плавника современной акулы, выглядит как отрезок продольной складки (правда, целиком образован мясистой лопастью). У донных акул ксенакантов скелет грудного плавника выглядел примерно, как у цератода. У вымерших кистеперых рыб группы рипидистий (рис. 73 Г) плавник пригоден в качестве прототипа для попыток выведения пятипалой конечности (у основания одна кость, затем две и т.д.); он может быть представлен как членистая ось с ветвями на одной стороне. В покровном плечевом поясе у рипидистий известен довольно полный набор окостенений; помимо ключицы (*clavicula*) внизу имеется еще и непарная кость — межключица (*interclavicula*).

Проблема происхождения парных плавников Теория К.Гегенбаура

Первая задача — найти первичный, наиболее древний тип плавника (архиптеригий), из которого можно было бы вывести остальные типы. Сначала К. Гегенбаур выдвинул представление об унисериальном (однорядном) архиптеригии (рис. 74 А), прототипом для которого

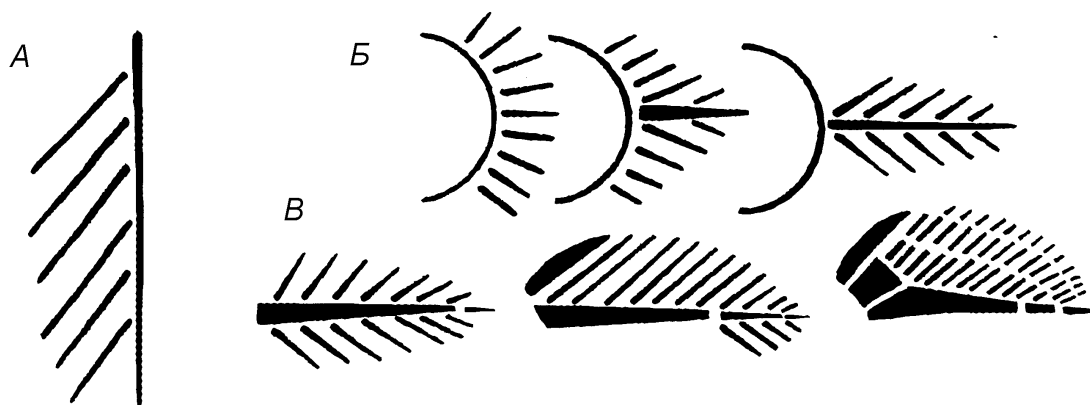


Рис. 74. К теории происхождения парных плавников, по Гегенбауру: А — унисериальный архиптеригий; Б — схема предполагаемого происхождения бисериального архиптеригия из жаберных лучей путем их конденсации; В — схема превращения бисериального архиптеригия в унисериальный (плавник акулы)

служили — грудной и брюшной плавники акулы. Позже возникло представление о бисериальном (двухрядном) архиптеригии по образцу плавника двоякодышащей рыбы цератода (очень древнего, найденного уже в триасе). Унисериальный легко выводится из этого типа. Первичный плавник К.Гегенбаур выводил из жаберной перегородки, его скелет — из объединившихся жаберных лучей (ветвистые лучи встречаются, например, на подъязычной дуге катрана), а пояс — из висцеральной дуги (рис. 74).

Теория Гегенбаура оставалась общепризнанной более полувека, пока ее не раскритиковал Е. Гудрич (1930), опиравшийся на следующие аргументы.

1. Жаберные перегородки вертикальны, а плавники исходно горизонтальны.

2. Брюшные плавники у примитивных рыб расположены далеко позади и лишь у высших рыб (например, у окунеобразных) приближены к жаберному аппарату, что, исходя из теории Гегенбаура, следовало бы считать первичной картиной.

3. Мускулатура плавников развивается из миотомов сомитов (соматическая), иннервируется брюшными корешками, а мускулатура жаберных дуг (висцеральная) развивается из висцерального листка боковой пластинки и иннервируется жаберными головными нервами, гомологами спинных корешков. (Есть исключение — висцеральный по происхождению трапециевидный мускул при плечевом поясе, но при тазовом такого нет.)

4. Висцеральные дуги челюстноротых располагаются внутри от целома, а плавники и, главное, их пояса — снаружи.

5. В рамках теории Гегенбаура необъяснимо глубокое сходство парных и непарных плавников.

Исторический интерес обсуждаемая теория сохраняет до сих пор, потому что К. Гегенбаур построил хорошо продуманные ряды из известных в то время “морфологических состояний” и на этой основе создал правдоподобный эволюционный сценарий, искусственность которого обнаружилась лишь вследствие накопления новых фактов.

Теория боковой складки (или теория эврибазального плавника)

Разработка этой теории связана с именами таких крупных эмбриологов, как Майварт и Бальфур. Затем ее поддержали А. Дорн и А. Н. Северцов. Главные предпосылки этой теории состояли в поразительном сходстве парных плавников с непарными и в метамерности парных плавников. Согласно этой теории последовательность эволюционных преобразований представляется в следующем виде. Сначала возникли вентролатеральные метаплевральные складки такого типа, как у ланцетника, выполнявшие роль килей. Но сплошные складки вступали в конфликт с ундуляционными движениями — морщились или должны были растягиваться при изгибании туловища, что привело к их распадению. При этом мог сохраниться целый ряд фрагментов (как у акантод); они были пригодны в качестве рулей глубины, особенно эффективных — крайние участки единой складки, которые и сохранились у большинства рыб.

Так возникли эврибазальные парные плавники (в том числе трибазальные). Надвигавшаяся сзади вырезка отделяла от стенки тела рыбы каудальную часть плавника (лучи которой сохраняли опору на метаптеригиальной оси), увеличивая его подвижность и в конце концов превращая его в стенобазальный унисериальный архиптеригий. Бисериальный архиптеригий возникал вторично благодаря, так сказать, переползанию радиальных элементов через вершину метаптеригия на его первично медиальную сторону.

Теория Грегори

По мнению этого автора, плавники с широким основанием (как у кладоселахий) возникли в результате вторичного изменения, пример которого являют расширенные грудные плавники скатов. Стенобазальные плавники также вторичны, это продукт редукции базальных элементов. А истинно первичный тип представлен трибазальным плавником акульего типа. Такому плавнику предшествовал дентиновый шип (как у *Anaspida* из бесчелюстных). Предполагается, что образовавшие ряд шипы могли совместно действовать в качестве единого пассивного кия (их объединяет пограничный слой обтекающего потока). После этого

установилась связь шипов с миомерами, что сделало киль активно подвижным (меняющим ориентацию). Затем за счет разрастания мышц позади каждого шипа образовалась складка и в ней — внутренний скелет по типу трибазального, как у акантод. Эта теория интересна оригинальным подходом к построению морфологического ряда — от такого обычного атрибута плавника, как шип. Но последний, притом весьма ответственный этап (разрастание мышц) представляется абсолютно искусственным, чисто умозрительным и нереальным, что порождает сомнения.

Конечности тетрапод

Общепризнано, что части скелета передней и задней конечностей объединены сериальной гомологией, они взаимно гомодинамны, в связи с чем для них правомочна общая схема, архетип.

Наиболее проксимальный отдел, образованный одним элементом (плечом или бедром), — это стилоподиум; следующий за ним (предплечье или голень), состоящий в типе из двух костей, — зейгоподиум; наконец, дистальный отдел (кисть или стопа) — это аутоподиум. Последний, в свою очередь, делится на базиподиум (запястье или предплюсна), метаподиум (пять или плюсна) и акроподиум (пальцы). Базиподиум включает не менее двух рядов элементов, в наиболее примитивном варианте — до четырех. В проксимальном ряду имена двух крайних костей производны от названий примыкающих к ним костей зейгоподиума, а между ними лежит промежуточная кость. Кости дистального ряда так и названы, а неполные или даже зачаточные промежуточные ряды бывают образованы центральными костями — проксимальными и дистальными.

Вентральная сторона передней конечности, прежде всего кисти, называется ладонной (пальмарной, волярной), а в задней конечности — подошвенной (плантарной). Тыльная сторона в обеих конечностях называется дорсальной. Передний или внутренний край конечности (на стороне I пальца) называется преаксиальным (предосевым), а задний (с V пальцем) — постаксиальным (заосевым).

Передняя конечность

У амфибий в базиподиуме (см. рис. 80 А) обычны центральные кости двух категорий — проксимальные (*centrale proximale*) и дистальные, или просто медиальные (*s. distale, s. mediale*). У хвостатых слиты 1-я и 2-я карпальные дистальные кости. Часто редуцирован V палец (реже — и другие), Можно предположить, что это обусловлено характерным для этой группы широко расставленным положением конечностей, при котором

латеральные пальцы не достигают контакта с грунтом и нередко редуцируются как неэффективные (см. рис. 84 А).

У бесхвостых произошло слияние костей предплечья (а также некоторых костей запястья), полезное при прыжках как средство повышения прочности без увеличения массы. Слияние длинных костей исключает их неравномерную (а потому — опасную) нагрузку, они не могут быть сломаны поодиночке при неудачном приземлении после прыжка. Но слиянием уничтожена двойственность локтевого сустава, обычно позволяющая сочетать сгибательно-разгибательную подвижность с ротационной (пронация и супинация предплечья и кисти) при хорошей защищенности сустава связками от вывиха. Например, у человека один из двух суставов, поставленный (с локтевой костью) имеет блоковидную поверхность, чисто сгибательно-разгибательную подвижность и потому прекрасно защищен связками. У лягушек локтевой сустав — шаровой, не поддающийся защите связками или тугой суставной сумкой (аналогия — плечевой сустав человека). Выход у лягушек найден в мышечной защите: у них очень толстое, мускулистое предплечье (при тонком плече).

У рептилий развит интеркарпальный сустав, который взял на себя сгибательно-разгибательную подвижность, возможно, в связи с тем, что предплечно-запястное сочленение "занято" специализацией в ротационной подвижности, добавление которой, по-видимому, было неизбежным вследствие характерной для этого класса широкой постановки конечностей.

В запястье у рептилий (рис. 75 А) развита гороховидная кость (pisiforme), типичная также для млекопитающих. Существуют две версии происхождения этой кости, примыкающей вентролатерально к локтевой кости запястья (ulnare). Во-первых, она, возможно, представляет собой остаток VI пальца (postminimus), а во-вторых, могла возникнуть как сесамовидная кость (типа коленной чашки) в конечном сухожилии локтевого сгибателя запястья, повышающая механическую эффективность этой мышцы предплечья.

Ящерицы обладают специфической фаланговой формулой: 2—3—4—5—3 (IV палец — самый длинный). Такая формула обеспечивает контакт с грунтом латеральных пальцев вплоть до IV несмотря на трудности, сопряженные с широкой постановкой конечностей (см. рис. 84 Б).

У черепах фаланговая формула иная: 2—3—3—3—3, как у млекопитающих, что скоррелировано с иной постановкой конечностей (их закованное в панцирь туловище предельно расширено, а позиция конечностей ближе к парасагиттальной).

Очень своеобразна кисть крокодилов (рис. 75 В): она несет на себе следы глубоких преобразований (частичная редукция, вытягивание базиподиума), имевших место у предков, которые, по-видимому, были двуногими.

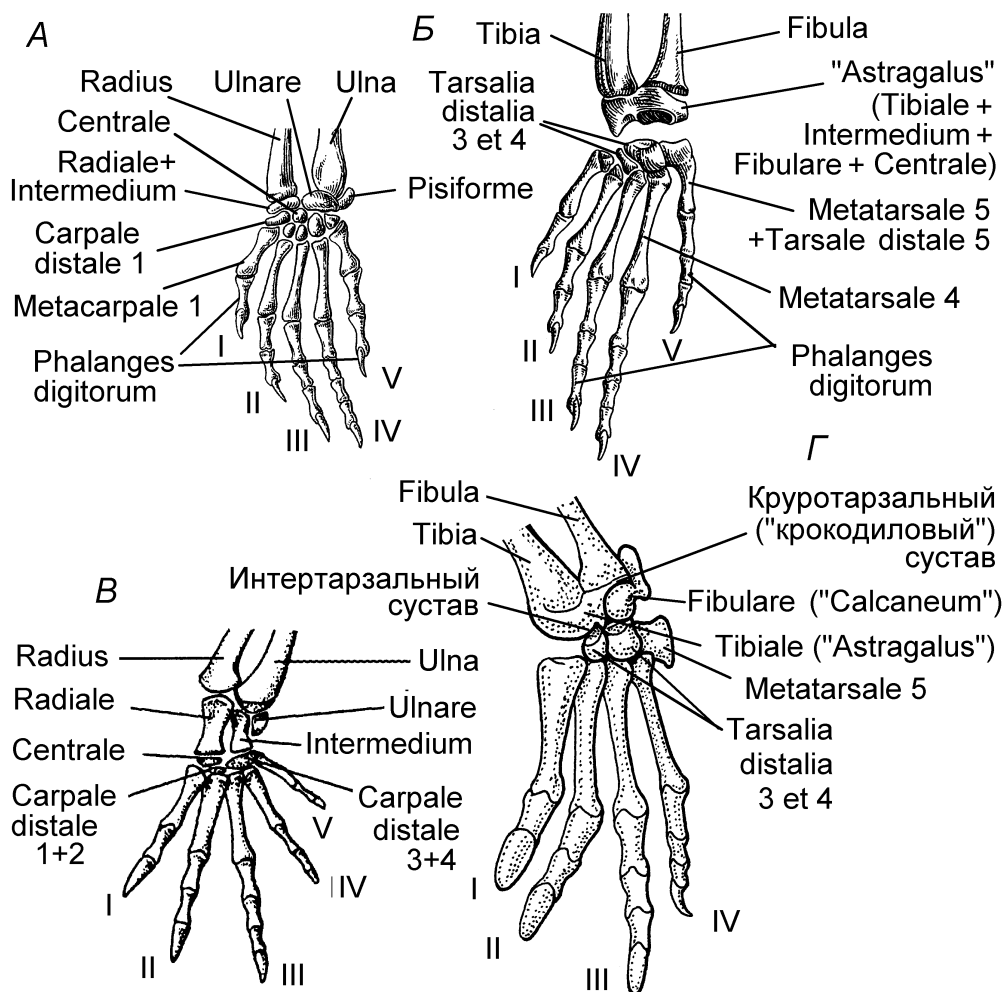


Рис. 75. Скелет аутоподиев рептилий: А – кисть серого варана *Varanus griseus*; Б – стопа серого варана; В – кисть крокодила; Г – стопа крокодила

У птиц неясна нумерация пальцев. Кажется более естественным присваивать им номера с I по III, но существует упорное мнение, что это II, III и IV пальцы, получившее новое обоснование в недавних работах нескольких авторов, прежде всего, Дж. Хинчлифа (Hinchliffe & Necht, 1984; Burke и Feduccia, 1997; Hinchliffe, 1997, 2002). В кисти куриного эмбриона удалось выявить положение зачатков лучей, соответствующих пальцам, более тонко и четко, чем об этом позволяют судить скопления скелетогенной мезенхимы. Для этого применили иммуногистохимические методы, выявляющие на более ранней стадии распределение веществ (молекулярных маркеров), предшественников мезенхимных скоплений.

На полученных ими препаратах видны зачатки четырех лучей, но внутренних ориентиров, позволяющих пронумеровать пальцы, нет. Сделать это позволяет сопоставление с аналогичным препаратом кисти аллигатора. При подсчете зачатков пальцев смущает полное отсутствие у цыпленка даже слабых признаков первого луча, но у африканского страуса такой зачаток обнаружен. В итоге нумерация пальцев крыла как II–IV

считается ныне несколько более вероятной. В связи с существующими разногласиями в современном справочнике по анатомии птиц (1993) для пальцев предложены имена в обход номеров: крылышковый, большой и малый (соответственно, *digitus alularis*, *d. major* и *d. minor*).

Нередко на всех пальцах встречаются добавочные фаланги, когтевые для передних двух (например, у гусеобразных); в этих случаях пальцы, традиционно пронумерованные как I и II, приобретают число фаланг, соответствующее формуле для ящериц и задней конечности птиц.

Остается под вопросом состав проксимальных косточек запястья. Предложенная И.И. Шмальгаузенем версия (которая не противоречит и современным данным) такова: преаксиальная косточка — это *radiale+intermedium*, а задняя — *ulnare+pisiforme*.

Млекопитающие характеризуются специфической общей постановкой конечностей, которые здесь занимают парасагиттальную плоскость, т. е. подведены под туловище. В кистевом сгибе при движении по плоскости возникают лишь простые сгибательно-разгибательные движения, чем можно объяснить существование предплечно-запястного сустава, а не интеркарпального, как у рептилий. Фаланговую формулу можно проверить по собственной руке: 2—3—3—3—3.

У млекопитающих встречаются интересные примеры вторичного упрощения скелета передней конечности (помимо редукции пальцев). У лошади редуцируется локтевая кость: от нее остается лишь локтевой отросток (*olecranon*), прирастающий к лучевой кости. Срастание пястных костей у парнопалых в некое подобие цевки (*os cannon*) помогает сэкономить костный материал (а следовательно, минимизировать массу кости), поскольку обеспечивает идеально равномерное распределение нагрузки.

Задняя конечность

У хвостатых амфибий в задней конечности чаще сохраняются все 5 пальцев, 1-я и 2-я тарзальные дистальные кости слиты воедино. У бесхвостых сращены кости голени (причина та же, что и для предплечья), а *tibiale* и *fibulare* необычно вытянуты и образуют дополнительное звено в многорычажной конечности-катапульте.

Для рептилий характерен интертарзальный сустав, существование которого, как и в случае интеркарпального сустава, вероятно, обусловлено сочетанием сгибательно-разгибательной подвижности, с одной стороны, и ротационной — с другой. Комплексная таранная кость в предплюсне (*tibiale+intermedium+fibulare+centrale proximale*) отличается более высокой жесткостью, чем группа костей (т. е. не деформируется). Благодаря этому она уменьшает вредное при толчке рассеивание энергии вследствие амортизации.

Фаланговая формула стопы ящериц: 2—3—4—5—4. Благодаря резкой разнице длины четырех первых пальцев их концы выстроены так, что все вступают в контакт с грунтом. V палец не достигает горизонтального субстрата при беге, но весь V луч стопы испытал глубокую и своеобразную специализацию. Крючковидная 5-я плюсневая кость, укороченная и слившаяся с 5-й дистальной костью предплюсны, функционально аналогична пяточному бугру. К ней крепятся у ящериц икроножные мышцы, существенно латеральнее интертарзального сустава, поэтому они не столько сгибают его, сколько поворачивают стопу пальцами наружу (отводят) — таково направление толчка при движении на широко расставленных конечностях. V палец противопоставляется остальным и участвует в обхватывании ветвей — аналогично I пальцу человеческой руки. Для рептилий, как и для других амниот, характерна коленная чашка — сесамовидная кость (образованная в толще сухожилия разгибателей коленного сустава).

Для птиц, как и для рептилий, характерен интертарзальный сустав, причем разделенные им кости предплюсны приросли к смежным отделам, образовавшиеся комплексы получили естественные названия tibiotarsus и tarsometatarsus (цевка). Срастание частей стопы, как и в других случаях, повышает ее удельную прочность (при той же массе). Далее, произошла частичная редукция малой берцовой кости, проксимальный конец которой

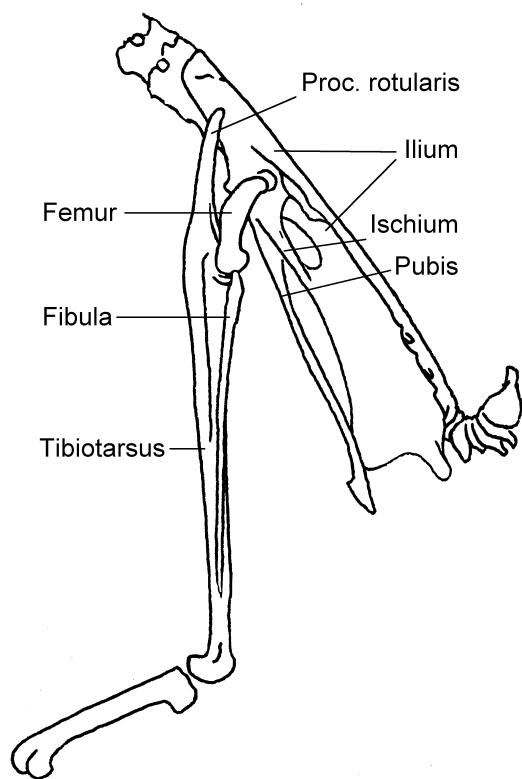


Рис. 76. Проксимальные отделы скелета задней конечности краснозобой гагары *Gavia stellata*, вид слева

развит хорошо — он, так сказать, законсервирован своим участием в сочленении с бедренной костью.

У поганок и гагар тибіотарзус поразительным образом продлен в проксимальном направлении за пределы коленного сустава, образуя так называемый ротулярный отросток (рис. 76). Благодаря ему эффективно увеличено пространство для размещения икроножной мышцы. Ответственную роль играет не величина поверхности для крепления, как нередко думают, а именно объем, в данном случае дополнительно выкроенный за счет длины. (Мышцы не должны быть слишком толстыми, поскольку по мере приближения к шаровидной форме в них должно повышаться внутреннее давление с н е и з б е ж н ы м и п о м е х а м и кровообращению.)

У млекопитающих, видимо, вследствие специфического для них расположения конечности в парасагиттальной плоскости, высоко развит голеностопный сустав, в котором возможны чисто сгибательно-разгибательные движения. Со стороны предплюсны в суставе участвует одна лишь таранная кость (*talus, s. astragalus*), производная промежуточной (*intermedium*), несущая сочленовную поверхность строго цилиндрической формы. Малоберцовая кость стопы (*fibulare*) оттеснена предыдущей костью от сустава в вентральном направлении и образует пяточную кость (*calcaneum*) с крупным пяточным бугром, формирующим рычаг для крепления мышц-сгибателей сустава. В том, что этот рычаг возник из латеральной кости стопы, можно видеть аналогию ящерицам, однако у млекопитающих пяточный бугор вторично занимает строго центральное положение, благодаря чему прикрепляющиеся на нем мышцы скакательного комплекса осуществляют простое сгибание (с распрямлением) голеностопного сустава, без абдукции. Большеберцовая кость стопы (*tibiale*) оттеснена в дистальном направлении, и ее судьба остается неясной; она редуцирована и, возможно, слита с центральной костью, образующей ладьевидную (*naviculare*). Ротационная подвижность в области основания стопы также имеет место, она осуществляется в так называемом подтаранном суставе между таранной костью, с одной стороны, и пяточной и кубовидной (продуктом срастания 4-й и 5-й тарзальных дистальных), с другой. Ориентация оси этого сустава как правило близка к продольной по отношению к стопе.

Обзор строения поясов конечностей

Плечевой пояс

Хвостатые амфибии лишены покровного ("вторичного") пояса, а первичный у них состоит в основном из хряща. В нем имеется одно единственное окостенение, какое именно — под вопросом; называют его *scapulocoracoideum*. Половинки пояса обособлены и взаимно подвижны. Их вентральные горизонтально ориентированные (коракоидные) отделы налегают друг на друга в виде пластинок; своим закругленным медиальным краем каждая скользит в специальном желобке прилегающей каудально небольшой грудины (рис. 77 А). Как установил И.С.Гамбарян (1990), во время движения, при опоре на одну из передних конечностей способность половинки пояса вместе с конечностью поворачиваться около вертикальной оси облегчает построение горизонтальной траектории перемещения туловища, сокращает необходимость укорочения напряженных мышц, которое неизбежно сопровождается затратами энергии.

У бесхвостых в плечевом поясе представлены два замещающих

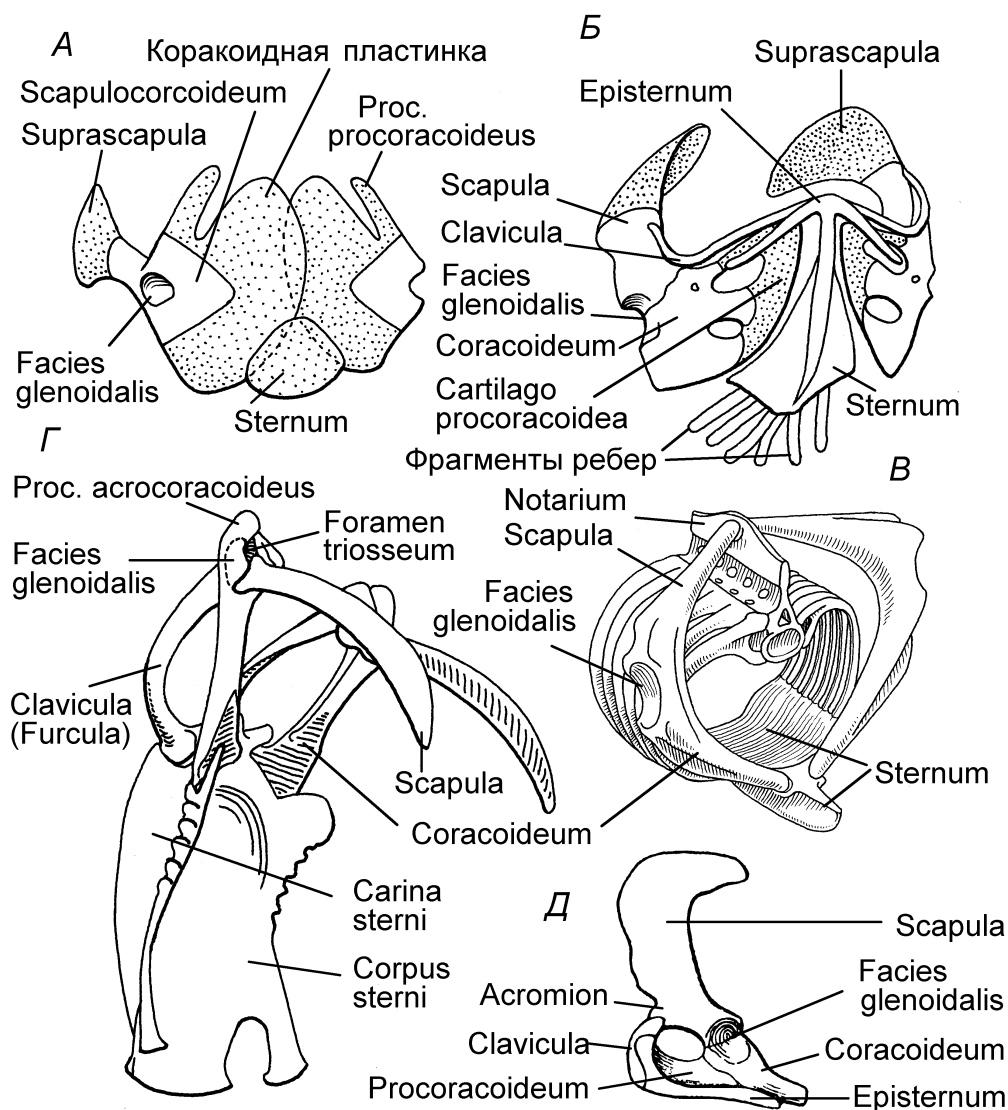


Рис. 77. Плечевой пояс тетрапод: А – аксолотля *Ambystoma tigrinum*, вид вполоборота снизу и сбоку, Б – серого варана *Varanus griseus*, вид вполоборота снизу, сбоку и спереди, В – птеродактиля птеранодона *Pteranodon*, вид вполоборота спереди, сверху и сбоку, Г – птицы (ворона *Corvus corax*), вид вполоборота сверху и сбоку, Д – утконоса *Ornithorhynchus*, вид сбоку

окостенения — коракоид (coracoideum) и лопатка (scapula); имеются кости «вторичного» пояса (покровные). Это ключица (clavicula), налегающая на небольшой прокоракоидный хрящ, а иногда и клейтрум, прикрывающий передний край надлопаточного хряща (cleithrum; например, у жаб). На ранних стадиях после метаморфоза заметно взаимное наложение вентральных отделов половинок пояса. Но у взрослых устанавливается взаимный упор с прочным соединением коракоидов, поскольку главные нагрузки передних конечностей сопряжены у лягушек с синхронным действием, а не с поочередными шагами.

У рептилий в набор костей «вторичного» пояса входят ключицы (которые, правда, отсутствуют у крокодилов) и надгрудинник, или

межключица (*episternum*, s. *interclavicula*). Коракоиды, надставленные спереди крупными прокоракоидными хрящами (*cartilago procoracoidea*), подвижно соединены с грудиной, как и у хвостатых амфибий, способны к поворотам в горизонтальной плоскости (рис. 77 Б).

У черепах лопатка имеет <-образную форму, поскольку ее вертикальное палочковидное тело дополнено длинным акромиальным отростком приблизительно такого же сечения. Она располагается целиком внутри панциря, и это дало повод суждениям о резком перескоке лопатки внутрь грудной клетки как прецеденте эволюционной сальтации. В действительности перед нами замечательный пример актуальности такой общей задачи эволюционной морфологии, как выявление плана строения изучаемого объекта; ошибки и разночтения в его оценке могут повлечь за собой серьезный разногласия по принципиальным вопросам. Как отмечено в разделе, посвященном осевому скелету (с. 00), основу карапакса черепах составляют ребра и вершины невральных дуг, разрастающиеся в кориуме; по периферии этот комплекс, соответствующий грудной клетке, дополняется (в основном, уже после вылупления) чисто кориальными окостенениями — остеодермами. Лопатка скрыта под этим краевым навесом из остеодерм, но «не переступила порога» грудной клетки, поскольку ее вершина подвешена связкой к передней стороне основания первого ребра. Акромиальный отросток лопатки идентифицируется своей связью с ключицей, которая занимает место на переднем краю пластрона под именем эпипластрона. Позади этих парных окостенений, немного вклиниваясь между ними, лежит непарный энтопластрон, видоизмененный надгрудинник. Грудина отсутствует, и коракоид оканчивается свободно.

Таким образом, лопатка подвешена у черепах концами обеих своих «ветвей» к панцирю и может поворачиваться около оси, проходящей через точки крепления и приблизительно вертикальной. При этом она участвует в изменении объема полости тела, что необходимо для дыхания, и продольно перемещает плечевой сустав; тем самым удлиняя шаг, что отчасти компенсирует ограниченную подвижность конечностей.

У птиц (рис. 77 В) характерное срастание ключиц в вилочку (*furcula*) укрепляет каждую из них против ротации около своей длинной оси, делая надежным местом крепления для грудной мышцы и прочной фасции. Мощные коракоиды получают высокую нагрузку на сжатие со стороны грудных и надкоракоидных мышц, их длина увеличивает предоставляемое этим мышцам пространство. Но длинные коракоиды выносят плечевые суставы далеко вперед и вверх, не оставляя места над ними для лопаток. Такая позиция плечевых суставов важна и для совмещения точек приложения подъемной силы крыльев с центром масс тела. В связи с этим вполне понятны вытянутая, саблевидная форма лопаток и их продольная ориентация по бокам от позвоночника.

Высокая прочность плечевого пояса птиц могла бы вступить в противоречие с требованиями свободной подвижности грудной клетки, необходимой для интенсивного дыхания. Но этого не происходит благодаря существованию в пределах плечевого пояса нескольких подвижных соединений. Во-первых, это подвижность коракоида относительно грудины (отмеченная выше также у хвостатых амфибий и у рептилий), во-вторых, уникальная подвижность лопатки относительно коракоида в имеющемся между ними синхондрозе (соединении при помощи хряща), наконец, это свобода ключиц по отношению к грудине (вилочка лишь в редких случаях прирастает вершиной к ее килю, например, у журавлей).

Наконец, уникален акрокоракоидный отросток (proc. acrocoracoideus) коракоида птиц, который достигает соприкосновения с ключицей, замыкая трехкостный канал, и переводит конечное сухожилие надкоракоидной мышцы (с. 000) в дорсальное положение, делая эту вентральную мышцу поднимателем крыла.

Среди млекопитающих у однопроходных в составе плечевого пояса имеется весьма полный и архаичный набор компонентов (рис. 77 Г) — как у древних синапсидных рептилий. Это две кости покровного плечевого пояса (ключица, надгрудинник), лопатка и две пары коракоидов (передняя из них — прокоракоиды, *procoracoideum*). У сумчатых и плацентарных обе эти кости редуцированы, рудимент собственно коракоида прирастает к лопатке в виде одноименного отростка, рудимент прокоракоида обнаруживается в медиальном конце ключицы или в составе рукоятки грудины (*manubrium sterni*). У копытных, хищных и многих зайцеобразных редуцирована также и ключица. Это следствие подгонки конструкции передней конечности млекопитающих под некую оптимальную для парасагиттальной конечности схему. Такая Z-образная трехзвенная конечность характерна для типичных млекопитающих (как передние, так и задние конечности) и птиц (задние конечности).

Упомянутая подгонка достигнута за счет функционального уподобления лопатки бедру, что выразилось в нескольких преобразованиях (Кузнецов, 1985). Во-первых, она освобождена от связи с грудиной ценой утраты коракоида, а нередко и ключицы. Это сделало плечевой сустав сравнимым с коленным суставом. Во-вторых, форма лопатки усложнена из-за гипертрофии мышц в связи с потребностью в активном разгибании плечевого сустава — протракции плеча (т.е. в его повороте вперед). У рептилий с выступающими вбок локтями вместо нее существует потребность в аддукции (повороте в медиальном направлении), которую обеспечивают грудная и надкоракоидная мышцы.

Тазовый пояс

Среди амфибии у карбонового *Eogyrinus* восходящий — подвздошный — отдел таза (рис. 78 А) налегал на ребра подобно лопатке (в этом видна предпосылка к приобретению ребрами роли посредников в крестцовом сочленении). У хвостатых земноводных (рис. 78 Б) в тазовом поясе существуют два окостенения — подвздошная кость и седалищная, а лобковой кости нет, соответствующий отдел пояса образован хрящом. Бесхвостым присущи те же окостенения, но форма таза своеобразна. Во-

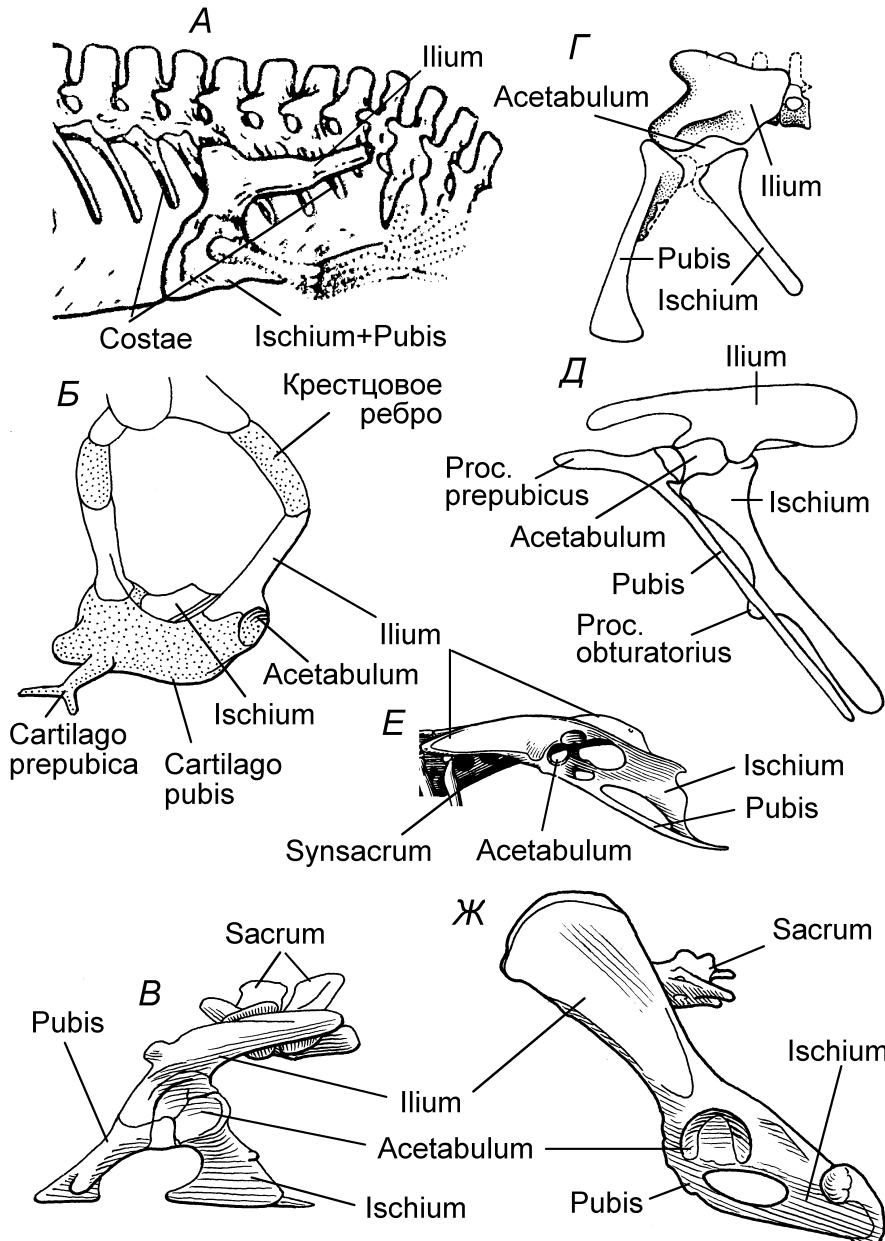


Рис. 78. Тазовый пояс тетрапод: А – эмболомерного стегоцефала *Eogyrinus*, вид слева, Б – аксолотля *Ambystoma tigrinum*, вид вполоборота спереди и сбоку, В – серого варана *Varanus griseus*, Г – ящеротазового динозавра (Dinosauria, Theropoda), Д – птицетазового динозавра-орнитопода (Ornithopoda), Е – серой вороны *Corvus cornix*, Ж – собаки *Canis familiaris*; В–Ж – вид слева

первых, медиально сближены вертлужные впадины (это центрирует силу толчка, передаваемого на таз с конечности через головку бедра), что привело к утрате горизонтальной тазовой пластинки. Во-вторых, вытянутая подвздошная кость в функциональном плане образует дополнительное звено многорычажной конечности благодаря подвижности крестцового сочленения и присутствию специальной мышцы. В этом можно видеть любопытную аналогию лопатке млекопитающих.

У рептилий в составе таза добавлена лобковая кость. Представляется неожиданным характерный для ящериц (рис. 78 В) наклон подвздошной кости назад. Возможно, такая ориентация позволяет кости служить упором, эффективно противодействуя главной нагружающей крестцовое сочленение силе: крупнейшая толчковая мышца задней конечности (*m. caudofemoralis longus*, с. 000), расположенная в хвосте, угрожает «сорвать» таз именно по направлению назад с его позиции на позвоночнике.

У птицетазовых динозавров, в отличие от ящеротазовых (рис. 78 Г, Д, соответственно), лобковая кость двуветвиста; задняя ветвь сильно отклонена каудально и как правило крупнее передней, что придает тазу сходство с птичьим. Возможно, этот вариант связан с двуногостью и переходом конечностей из широко расставленного положения в парасагиттальное. В этом случае изменение формы и смещение лобковой кости могло осуществить перенос назад места отхождения важных мышц-аддукторов, утративших топографические предпосылки к эффективному функционированию. В результате новой ориентации они могли стать эффективными ретракторами бедра. Согласно другой идее, которую поддерживает, в частности, Р. Кэрролл, наклон лобковой кости отражает положение стенки тела у растительноядных обладателей объемистого кишечника и, соответственно, брюха.

Для птиц (рис. 78 Е), как и для других архозавров (включая динозавров), характерна сквозная вертлужная впадина. Лобковая кость обращена назад, хотя надо помнить, что птицы произошли от ящеротазовых динозавров. И гипотеза о роли такой ее ориентации, высказанная выше на примере птицетазовых динозавров, здесь неприложима хотя бы потому, что у птиц на лобковой кости крепятся не мышцы задней конечности, а брюшной пресс. Похоже, что у птиц единая лобковая кость резко отклонилась назад, давая место брюшному прессу, потесненному впереди гигантским телом грудины.

Птицам присущ открытый таз, утративший кольцевидную конструкцию в связи с откладкой крупных яиц. Лобковый симфиз образовался вторично (задние концы лобковых костей срослись вентральнее клоаки) только у одной птицы, причем самой крупной из современных — у африканского страуса, яйца которого в сравнении с массой тела невелики. У него же, по-видимому, максимальна

функциональная потребность во взаимном укреплении половинок таза в связи с высокой адаптацией к бегу. У всех птиц этой потребностью, видимо, обусловлена уникальная длина подвздошной кости, на большом протяжении соединенной с позвоночником (со сложным крестцом).

У млекопитающих (рис. 78 Ж) таз устроен весьма просто. У сумчатых и однопроходных впереди имеется так называемая сумчатая кость. Подвздошная кость наклонена вперед, ибо нет мышц, угрожающих «сорвать» таз назад, зато есть такие, что тянут его вперед (туда же направлена и сила толчка). При существующем наклоне подвздошная кость как бы продолжает назад поясничный отдел позвоночника, вертикальное изгибание которого очень важно для локомоции.

Проблема происхождения пятипалой конечности

Прежде всего, достойны упоминания некоторые ранние гипотезы. К. Гегенбаур разработал принцип выведения наземной конечности из унисериального архиптеригия, нашел способ представить ее в виде членистой оси с одним рядом боковых лучей. Трудность состоит в том, что этот способ предусматривает, по крайней мере, два формально равноценных варианта, которые испробовал и сам К. Гегенбаур. Из них более перспективен, как мы теперь понимаем, такой вариант (рис. 79): членистая ось — humerus, ulna, ulnare и т.д., включая V палец; первый боковой луч — radius, radiale, centrale и I палец; второй луч — intermedium, centrale и далее, включая II палец и т.д. Выбор варианта составил отдельную проблему и вызвал в середине прошлого века серьезные разногласия, о чем см. ниже.

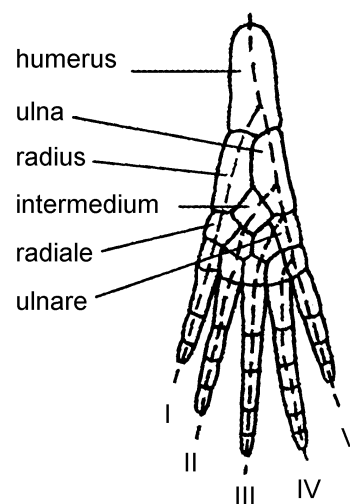


Рис. 79. Интерпретация наземной конечности в виде унисериального архиптеригия (по Гегенбауру)

Х. Клаач (1896) попыталась вывести пятипалую конечность из грудного плавника многопера (см. рис. 71 Б). Предшественниками предплечья наземной конечности она сочла про- и метаптеригий, плечевую кость «получила» из их отделившихся и взаимно объединенных проксимальных концов. Базиподиум она рассматривала как продукт распада сместившейся дистально хрящевой пластинки мезоптеригия, пальцы выводила из радиалий. В наше время версия Клаач представляется весьма искусственным построением, но она была вполне оправдана в условиях недостатка данных — ведь плавник рипидистий тогда еще не был известен.

К. Рабль (1906) построил сравнительно-анатомический ряд, в начале

которого стоит жгутообразный плавник американской двоякодышащей рыбы *Lepidosiren* (одна лишь членистая ось), по мысли автора — исходная однопалая конечность. Продолжение ряда образуют вторичноводные хвостатые амфибии с различным числом пальцев: *Proteus*, *Amphiuma*, *Siren*, *Necturus*, *Siredon*. В своем возражении К. Раблю И.И. Шмальгаузен подчеркивает, что по данным эмбриогенеза амфибий с неполным числом пальцев, поставленных этим автором в начало ряда, недостающие пальцы были редуцированы вторично (т.е. их предки имели больше пальцев).

Российские ученые А.Н. Северцов и И.И. Шмальгаузен приняли общий подход К. Гегенбаура, используя в качестве исходного унисериального архиптеригия уже открытый тогда плавник кистеперых рыб — рипидистий (см. рис. 85). Они считали, что исходная схема конечности имела не менее 7 лучей и включала более многочисленны элементы базиподиума, чем встречаются у современных тетрапод. Таково представление И.И. Шмальгаузена (1915) об архихиридии (т.е. древней пятерне, рис. 80 А), помимо которого он допускал существование переходной стадии между плавником и наземной конечностью — птеригохиридия (рис. 80 Б). Развитие конечностей не дает надежных указаний на положение членистой оси: по данным А.Н. Северцова (1908), у геккона ускоренно развивается постаксиальный край (лидирует IV палец), по свидетельству И.И. Шмальгаузена (1915), у хвостатых амфибий — преаксиальный край. Оба варианта, возможно, связаны с функциональными требованиями, зависящими от косой (с приподнятым латеральным краем) постановки аутоподиев на грунт вследствие широко расставленного положения конечностей (см. ниже). Далее, И.И.

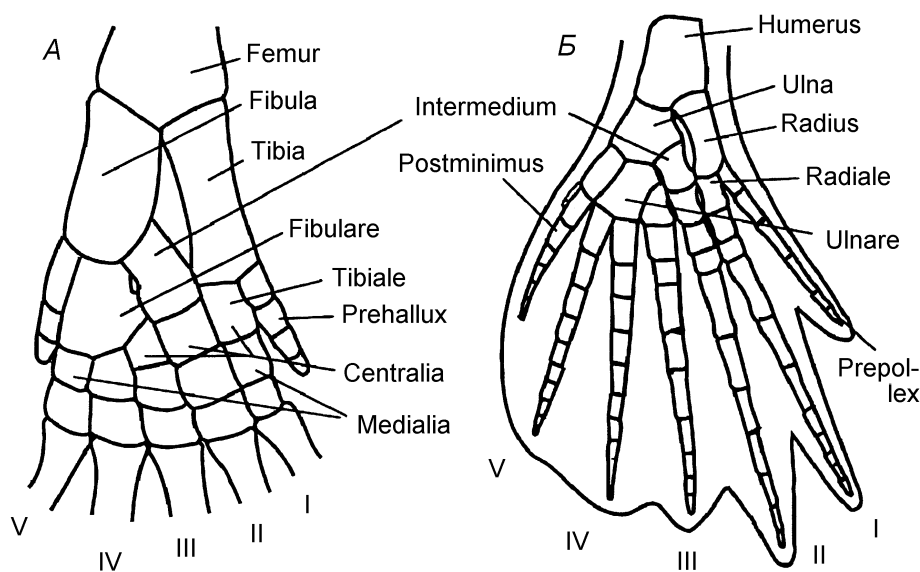


Рис. 80. Гипотетические ранние варианты строения парных конечностей тетрапод, по И.И.Шмальгаузену: А — архихиридий (предполагаемая исходная схема) задней конечности; Б — птеригохиридий (переходная стадия от грудного плавника)

Шмальгаузен обнаружил радиальное расположение зачатков базиподиума, в котором усматривал наследие рыбообразных предков и, между прочим, дополнительный довод против теории Клаач: при вторичном распадении мезоптеригиальной пластинки многопера радиальное расположение фрагментов возникнуть никак не могло.

А.Н. Дружинин (1933) обнаружил двуветвистость, вильчатость принципиальной схемы скелета плавников цератода (см. рис. 71 А), которая характерна также для зачаточной конечности хвостатых амфибий (по И.И. Шмальгаузену) и для плавника рипидистий (если иметь в виду его наиболее крупные компоненты). Постаксиальная ветвь вилки — метаптеригиальная ось, преаксиальная — самый крупный боковой луч, обычно также ветвящийся и несущий на конце несколько пальцев. Конечность предстает в виде вилки из двух ветвей — большей постаксиальной и меньшей преаксиальной. Еще более четко двуветвиста недавно найденная конечность мелкого эмболомерного стегоцефала *Tulerpeton* (рис. 81), в которой лучевая кость продолжена двумя пальцами, а локтевая кость — четырьмя. Но у этой формы почти не развито запястье, в отличие от ситуации, наблюдаемой у продвинутых стегоцефалов, например, *Eryops* (см. рис. 86), тем более в схемах первичной наземной конечности, предложенных И.И. Шмальгаузену (рис. 80). Поэтому есть основания предполагать, что запястье развилось вторично в процессе совершенствования наземной конечности как узел, надежно скрепляющий обе ее ветви. Пальцы — это своего рода щупы для поиска опоры на грунт, и кисть должна быть способна передать усилие с латеральных пальцев на медиальную кость предплечья (т. е. лучевую кость) и наоборот. Развитое запястье устроено по принципу кирпичной кладки, которая предназначена для передачи как вертикальных, так и наклонных (диагональных) усилий.

Обратимся к вопросу о положении членистой оси в

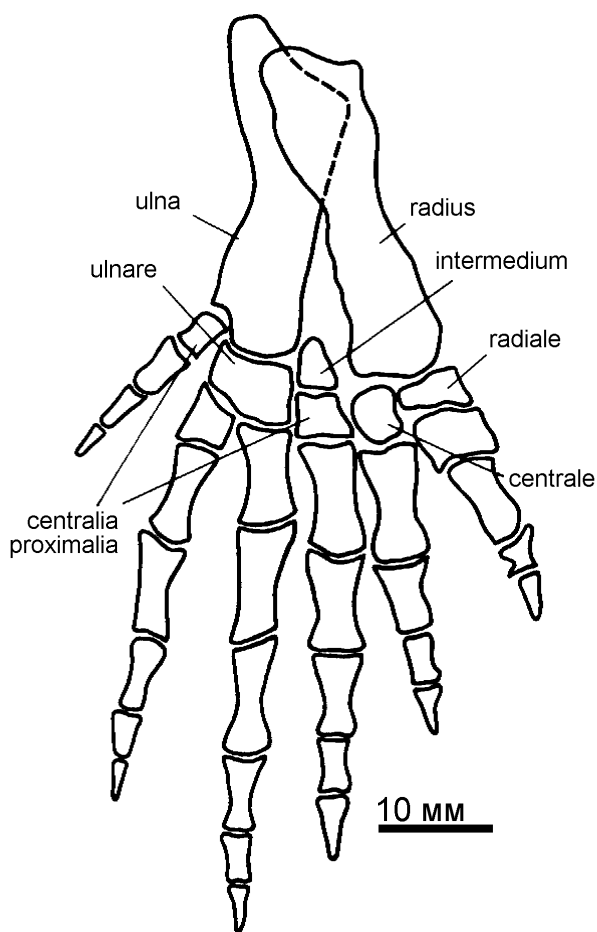


Рис. 81. Предплечье и кисть карбонового стегоцефала *Tulerpeton* (по Кузнецову и Лебедеву)

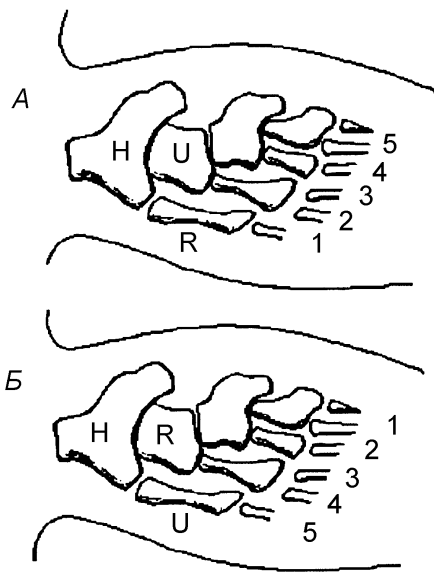


Рис. 82. Варианты проведения метаптеригиальной оси в скелете грудного плавника рипидистий: А — по Грегори; Б — по Ромеру

схеме пятипалой конечности. Обсуждались два альтернативных варианта — либо эта ось проходит постаксиально (рис. 82 А, Грегори, Шмальгаузен), либо она расположена преаксиально (рис. 82 Б, Ромер). А. Ромер руководствовался следующими мотивами. Судя по аналогии с современными костными рыбами, грудной плавник у рипидистий, в противоположность брюшному, был обращен волярной стороной наружу, и его надо сопоставлять с пятипалой конечностью в соответствующей позе (при этом I палец должен располагаться дорсально, как на рис. 82 Б). Представление о различном положении плавников у рипидистий подтверждается разницей во взаиморасположении мест крепления дорсальных и вентральных

мышц на поясах у низших тетрапод. Эти места крепления реконструированы А. Ромером по рельефу костей. Как видно на рисунке 83, на плечевом поясе вентральная мускулатура сильно сдвинута вперед, а на тазовом — назад.

Это предполагаемое резкое различие между плавниками удивительным образом совпадает с разницей передних и задних конечностей у низших тетрапод, чем подтверждается его реальность. Во-первых, вращательная подвижность в передней конечности свойственна среднему суставу (локтевому), а в задней — дистальному (голеностопному); во-вторых, в задней конечности дорсальная поверхность бедра плавно переходит на голень, а в передней конечности дорсальные поверхности плеча и предплечья разорваны (конечность перекручена). А. Ромер разработал внутренне логичное и правдоподобное представление о процессе постановки конечностей рипидистий на грунт, объясняющее их морфологические

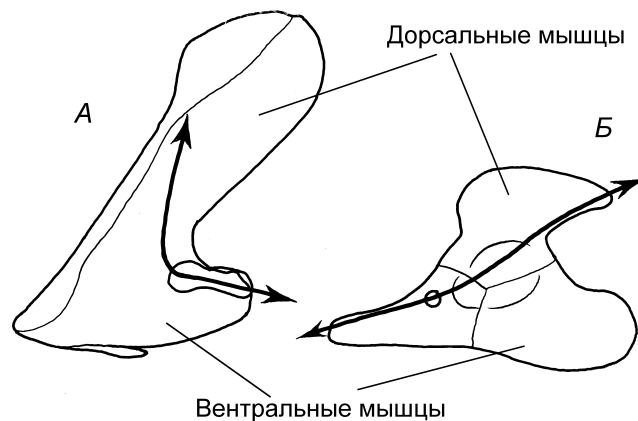


Рис. 83. Границы областей крепления дорсальной и вентральной мускулатуры конечностей на плечевом (А) и тазовом (Б) поясах стегоцефалов (по Ромеру и Бэрну)

особенности, характерные для тетрапод. В случае брюшного плавника наступали отведение вбок и сгибание с образованием коленного и голеностопного суставов. Пальцы отчасти поворачивались вперед путем ротации голеностопного сустава, но ставились на грунт косо (рис. 84). Латеральные пальцы у древних амфибий нередко редуцировались, у рептилий — наоборот, удлинились (этому соответствует их фаланговая формула: число фаланг в пальцах от I к IV последовательно нарастает). У млекопитающих вперед повернулось бедро (а значит, и вся конечность).

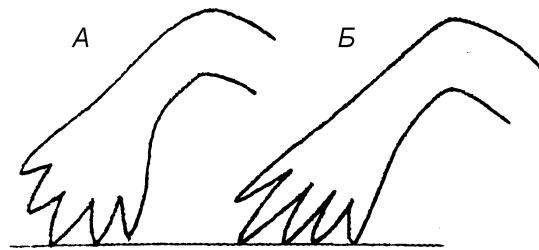


Рис. 84. Контакт кисти с грунтом при широкой боковой постановке конечностей (схема) у стегоцефала (А) и

Для грудного плавника такое движение было бы неприемлемо, так как оно поставило бы кисть на грунт тыльной стороной. Понадобилось перекручивание внутрь предплечья с образованием торчащего назад локтя; при этом кисть легла пальцами вперед, ее ротации не понадобилось. Гипотеза А.Ромера имеет одно неприятное побочное следствие: передняя и задняя конечность построены по-разному, передняя — в соответствии с рис. 82 А, а задняя — с рис. 82 Б.

У. Грегори, как уже упомянуто выше, проводил членистую ось конечности постаксиально. Он считал более вероятным положение грудного плавника рипидистий волярной поверхностью внутрь, что разрушает построения А. Ромера. У. Грегори опирался в основном на два аргумента. Прежде всего, он оценивал схему плавника рипидистий в сравнении с трибазальным (первичным, по мнению Грегори), в котором метаптеригий бесспорно лежит постаксиально (кстати, с позиции теории боковой складки постаксиальное положение метаптеригия представляется единственно возможным). К тому же на типовом экземпляре *Sauripterus* (первой находки рипидистии, рис. 85) он при первом боковом луче обнаружил в качестве придатка мощный дентиновый шип — маркер преаксиального края.

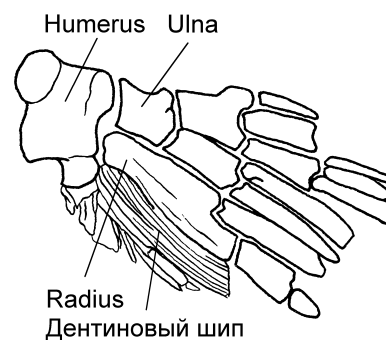


Рис. 85. Грудной плавник рипидистии *Sauripterus* (по Грегори, с изменениями)

Существенную ясность в эти вопросы внесли исследования Дж. Ракофа (1980), который препарировал скелет грудного плавника у вновь найденной рипидистии *Sterropterygion* (рис. 86). У этого экземпляра грудной плавник, судя по прекрасно сохранившемуся чешуйному покрову, находится в естественной позе и бесспорно обращен волярной стороной

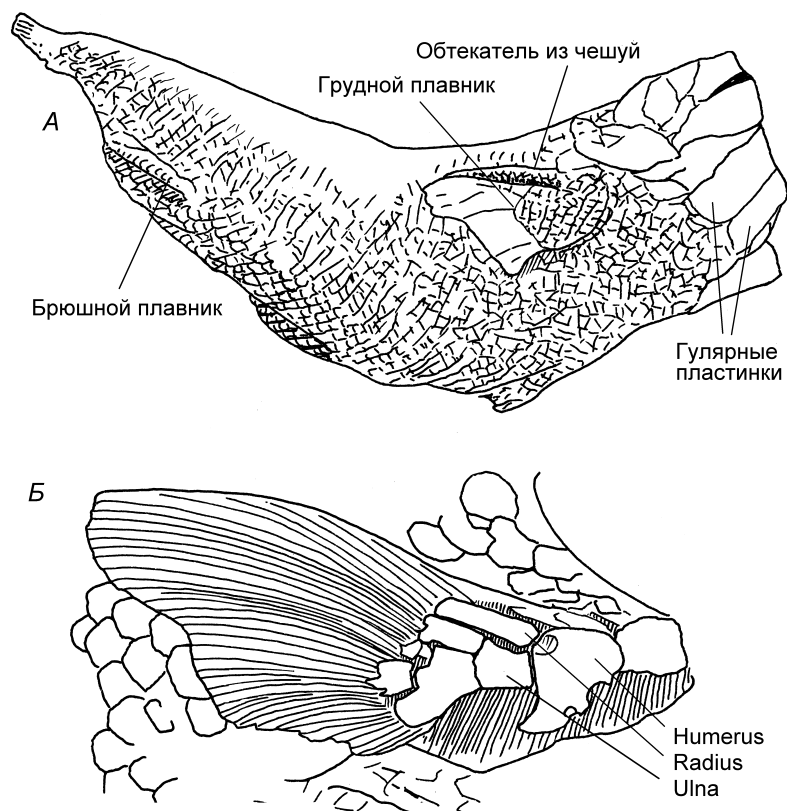


Рис. 86. Рипидистия *Sterropterygion brandei*: А – внешний вид находки; Б – отпрепарированный скелет грудного плавника (по фотоснимкам Ракофа)

наружу. Но при этом, как оказалось после снятия чешуй, боковые лучи направлены вверх, а не вниз, как на образцах, из которых исходил А.Ромер (невозможно было судить, насколько эта позиция естественна, поскольку стенобазальные плавники считались свободно подвижными). Тем самым снимаются противоречия теории Ромера, но отпадает и принятое им положение метаптеригиальной оси. Специфические отростки постаксиального края скелета плавника (члеников метаптеригиальной оси), по мнению Дж.Ракофа, дают место для крепления мышц-ротаторов и служат индикаторами ротационной подвижности. Эти отростки по-разному расположены в грудном и брюшном плавниках (рис. 87): в грудном на 1-м и 3-м члениках, в брюшном — на 2-м и 3-м. Отсюда можно заключить, что ротационная подвижность распределена согласно ожиданиям А.Ромера (в локтевом и голеностопном суставах).

Противоположная ориентация у тетрапод локтевого и коленного суставов лишь недавно получила удовлетворительное объяснение в работах А.Н.Кузнецова. Вероятнее всего, она устанавливалась постепенно: в девоне обнаружены следы ранней амфибии [*Acanthostega*], у которой пальцы обеих конечностей (а вероятно также локтевой и коленный суставы) были направлены не вперед, а вбок. Низшие наземные позвоночные передвигаются так называемыми симметричными

походками типа рыси, при которых тело опирается в основном на две диагонально расположенные конечности (левую переднюю и правую заднюю или наоборот). На ходу по мере перемещения

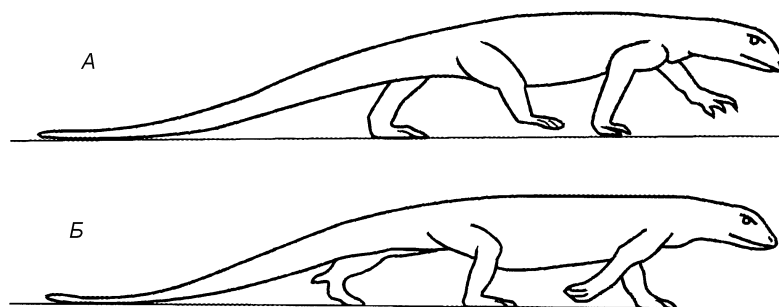


Рис. 88. Стадии четвероногого движения ящерицы (комодского варана, по кинокадрам): А — максимально нагружена передняя конечность; Б — максимально нагружена задняя конечность. Объяснения см. в тексте

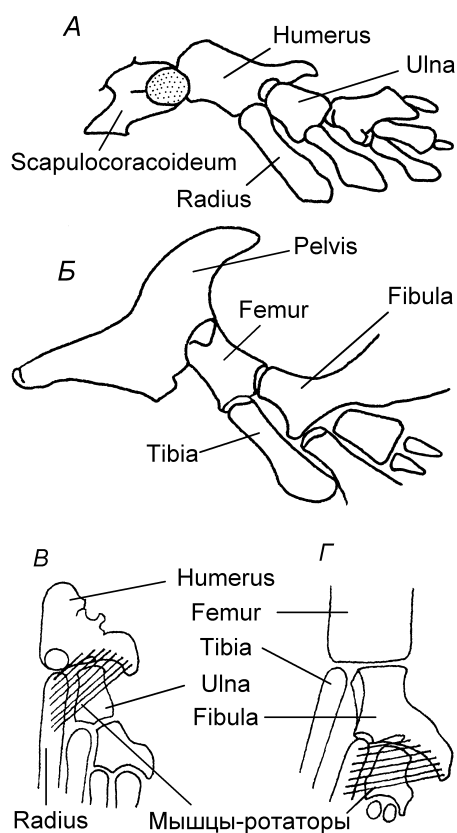


Рис. 87. Различия в строении скелета грудных и брюшных плавников рипидистий: А — грудной плавник *Eusthenopteron*; Б — его же брюшной плавник (из Кэрролла, с изменениями); В — грудной плавник *Sterropterygion brandei*, с попыткой интерпретации постаксиального отростка; Г — то же для брюшного плавника (по

центра масс относительно опорных лапок плавно изменяется нагрузка каждой конечности. Понятно, что передняя конечность максимально приближена к проекции центра масс и потому наиболее нагружена в конце своего шага (рис. 88 А), а задняя конечность — в начале (рис. 88 Б). Благодаря характерному повороту локтевого и коленного суставов предплечье и голень именно в этот момент приближаются к вертикальной ориентации, что позволяет конечностям достичь максимальной «грузоподъемности». Пальцы обеих конечностей для лучшего сцепления с неровностями грунта поворачиваются вперед: в задней конечности — вместе с коленом, а в передней — против поворота локтя (отсюда и перекручивание предплечья).

Более полувека назад с оригинальной теорией происхождения наземной конечности выступили У. Грегори и Х. Рейвн (Gregory, Raven, 1941). Прежде всего, они исходили из того, что грудной плавник рипидистий располагался волярной стороной внутрь (см. с. 000). Благодаря этому, как они полагали, образование локтя при постановке на грунт должно было идти без перекручивания — исключительно за счет сгибания исходного плавника в его

собственной плоскости. Кроме того, их внимание привлекла конечность *Eryops* (рис. 89); они надеялись извлечь информацию о примитивном состоянии из особенностей расположения косточек в его запястье. Далее У. Грегори и Х. Рейвн сделали несколько допущений. Во-первых, они предположили, что сгибание плавника в плоскости сопровождалось редукцией преаксиальных лучей, за исключением первого. Во-вторых, в запястье *Eryops* они выделили направленный в промежуток между I и II пальцами косой ряд косточек, приняв его за продолжение

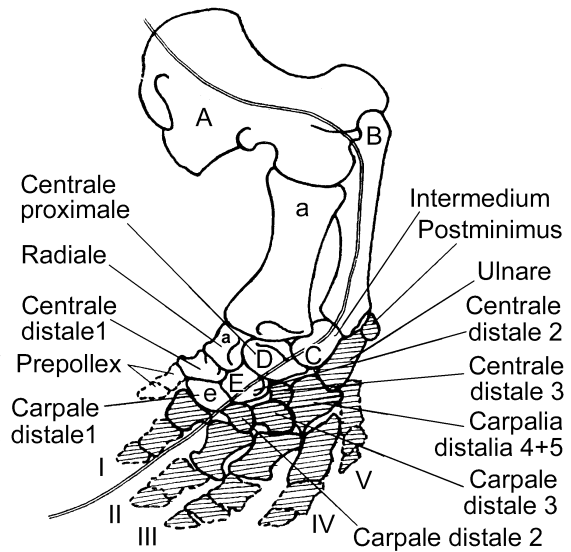


Рис. 89. Скелет кисти *Eryops* (из Грегори и Рейвна)

метаптеригиальной оси («мезомеральной», по их терминологии). Наконец, в-третьих, они предположили, что пястные кости и пальцы со II по V образовались заново по постаксиальному краю кисти за счет дифференцировки мускульной каймы. Этот морфогенетический компонент сценария, как и в выдвинутой У. Грегори теории происхождения парных плавников (см. выше), явно носит искусственный характер, в связи с чем может показаться, что и вся теория представляет чисто академический интерес. Однако, как мы увидим ниже, результаты эмбриологических исследований, в том числе, молекулярных поддерживают версию этих авторов.

Расширению возможностей новых исследований способствовало применение тонких методов окраски препаратов (например, иммуногистохимических, позволяющих закартировать распределение хондроитина-6-SO₄, молекулярного маркера сгущений мезенхимы, предшествующих охрящевению), экспериментов над эмбрионами, в том числе – с вторжением в амниотическую полость куриного эмбриона, целенаправленный анализ естественных aberrаций развития. Наконец, в последние 10 лет проводятся интенсивные работы по определению последовательности нуклеотидов в цепочках ДНК, изучение гомеобоксных генов и выявление зон их экспрессии в теле эмбриона. Правда, обширные и надежные результаты молекулярных исследований накоплены пока лишь для немногих объектов, таких как костистая рыба *Danio*, курица и белая (домовая) мышь.

В 1986 г., еще без применения молекулярных методов Шубин и Олберч (Shubin & Alberch) разработали схему, которая реконструирует предполагаемый единый общий план строения скелета конечности тетрапод на начальных фазах ее развития и, кстати, вполне созвучна

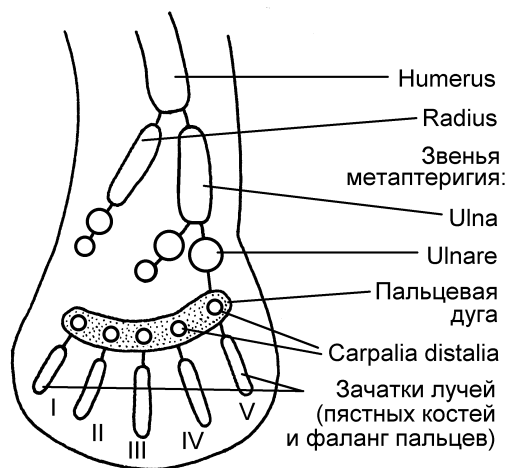


Рис. 90. План строения зачатка пятипалой конечности (на примере передней конечности) тетрапод – схема Шубина и Олберча (из Хинчлифа, с изменениями)

представлениям Грегори и Рейвна. Согласно этой схеме (рис. 90), в наборе скелетных элементов грудного плавника остеолепиформов усматриваются предшественники, во-первых, лучевой кости и примыкающих на конце проксимальных костей запястья, во-вторых, компоненты метаптеригиальной оси, образованной в дефинитивном состоянии плечевой, локтевой костями и локтевой костью запястья. Эта метаптеригиальная ось образует в почке конечности дистальное продолжение, единую и непрерывную область конденсации (сгущения) мезенхимных клеток – так называемую пальцевую

дугу, которая изгибается в преаксимальном (медиальном) направлении и сегментируется. Ее сегменты позже преобразуются в дистальные карпальные элементы и служат основой для формирования лучей кисти (включающих метакарпалии и фаланги пальцев), которые последовательно ответвляются от пальцевой дуги на ее исходно задней стороне в последовательности от задних к передним (т. е., начиная от основания пальцевой дуги). Соответствующая область почки конечности, расположенная дистальнее (исходно позади) изогнутой пальцевой дуги называется пальцевой пластинкой. Далее, в 1996 г. Сордино (Sordino) с соавторами исследовали картину экспрессии присущих лишь тетраподам гомеобоксных генов в почках конечностей куриного и мышиноного эмбрионов и вновь показали, что она подтверждает гипотезу Грегори и Рейвна о новообразовании пальцев на постаксиальной стороне метаптеригиальной оси.

Формирование пальцев у всех тетрапод обычно начинается с IV пальца, за исключением Urodela, которые уникальны опережающим развитием I и II пальцев. Эти 2 пальца, как упомянуто выше, совместно опираются на продукт слияния первого и второго карпальных дистальных элементов, так называемое “basale commune”, которое у продвинутых хвостатых амфибий (тритона, амбистомы) несколько опережает в своем развитии лежащий проксимальнее intermedium. А пальцевая дуга с зачатками III–V пальцев, возникающими в результате ее сегментации, появляется с опозданием.

У примитивнейшего представителя хвостатых земноводных – сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) – это опережение не выражено, а доминирование первых двух пальцев проявляется немного слабее. Возможно, раннее развитие I и II пальцев у относительно

продвинутых Urodela связано с использованием этих пальцев для опоры на субстрат, характерным для них личиночным приспособлением.

В проблему гомологии пальцев птичьего крыла сопоставление с планом строения развивающейся конечности необходимой ясности не внесло, поскольку в этом крайне специализированном варианте весьма необычна форма пальцевой дуги. Что же касается молекулярных исследований, то специфических генов-маркеров для каждого конкретного пальца не найдено, зато допускают, что гомеобоксные гены могли вторично изменить нумерацию пальцев путем сдвига «точки отсчета».

Начальные этапы эволюции поясов конечностей

Прежде всего, важно отметить, что происхождение плечевого пояса, по всей вероятности, независимо по отношению к грудному плавнику, поскольку этот пояс старше плавника, эмбрионально формируется отдельно от него, а в экспериментах на хвостатых земноводных по искусственной индукции дополнительной конечности (с. 00) не развивается (в отличие от тазового пояса). Первичная связь плечевого пояса с черепом рано утрачивается — при формировании шеи (ради свободы подвижности головы). У полуводных форм (как *Eogyrinus*) связь может сохраняться, позволяя передним конечностям при частичном выползании животного на берег приподнимать переднюю часть туловища, чтобы тяжесть тела не сжимала легкие. Возможное следствие использования передних конечностей в качестве упора — образование суставной ямки для плечевой кости на поясе (взамен бугорка у рыб). Вследствие разрыва скелетной связи плечевого пояса с черепом передние конечности должны были утратить превосходство; оно перешло к задним конечностям и потому, что благодаря длинному хвосту центр масс был сильно смещен назад. А наступившее в этих условиях усиление задних конечностей способствовало формированию крестцового сочленения.

МУСКУЛАТУРА

Принципы организации и основные свойства поперечнополосатых мышц

Начнем с устройства мышечного волокна. Элементарное волокно поперечнополосатой мышцы имеет толщину до 0,1 мкм и длину до нескольких сантиметров. За сократительную способность мышцы ответственны расположенные в протоплазме волокна (саркоплазме) белковые нити — миофиламенты двух категорий; при изменении длины волокна волокна одной категории скользят в промежутках между другими. Миофиламенты четко сгруппированы по длине волокна. Более тонкие нити актина укреплены своей серединой в тонкой пластинке, расположенной поперек мускульного волокна, — в так называемом диске Z. Эти диски и придают этим мышцам поперечную полосатость. Расстояние между соседними дисками при средней степени растяжения волокна (в положении покоя) составляет приблизительно 2,25 мкм (это так называемая длина саркомера), Между нитями актина скользят параллельные им более толстые нити миозина (рис. 91), не соединенные между собой. При мышечном сокращении миофиламенты с силой втягиваются в промежутки, способствуя сближению дисков, т. е. укорочению саркомеров.

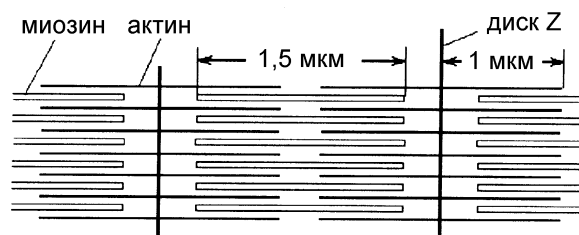


Рис. 91. Схема строения мускульного волокна

Для адекватной интерпретации разнообразия устройства мышц полезны некоторые сведения функционального характера. Если концы мышцы закреплены неподвижно, говорят об изометрическом сокращении, которое можно охарактеризовать максимальной силой натяжения. Сокращение с укорочением, преодолевающим определенное (постоянное) сопротивление, например при поднятии груза, называется изотоническим и позволяет измерять произведенную работу.

Сила изометрического сокращения мускульного волокна четко зависит от степени его растянутости, которая может быть измерена расстоянием между дисками и определяет взаимное расположение и возможности взаимодействия нитей актина и миозина (рис. 92). Эта сила максимальна в положении покоя, когда используется вся длина нити миозина. По мере растяжения мышцы она постепенно выходит из промежутков между нитями актина, зона взаимодействия укорачивается, сила неуклонно падает до нуля (отрезок ГД на оси абсцисс графика, занимающий 38%

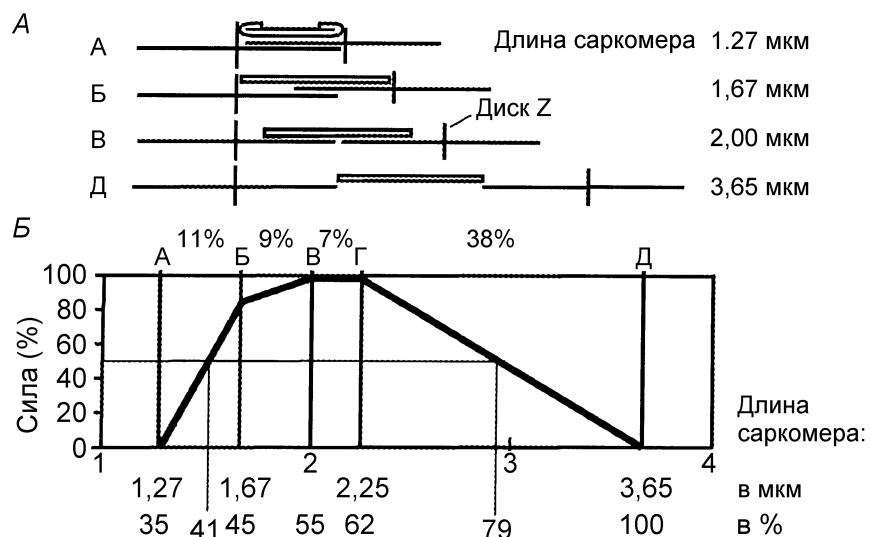


Рис. 92. Зависимость силы сокращения от амплитуды (по Шмидту-Ниельсену): А — схемы взаимного расположения миофиламентов в саркомере; Б — график изменения силы (в % от максимума)

максимальной длины волокна), меняясь пропорционально длине саркомера.

При укорочении мускульного волокна, начиная от положения покоя, на небольшом отрезке вг (7% максимальной длины) сила практически остается постоянной. Но затем начинается взаимное захождение и перекрывание конечных участков актиновых нитей, при котором они все сильнее отгораживают друг друга от нитей миозина, а зона взаимодействия нитей и сила сокращения неуклонно уменьшаются в строгой зависимости от длины саркомера (отрезок БВ — от 55 до 46% максимальной длины волокна), пока концы миозиновой нити не достигают дисков Z. После этого сокращение еще возможно до полного взаимного перекрывания нитей актина (отрезок АБ, от 46 до 35% максимальной длины волокна), при котором сила сокращения равна нулю. Из построенного графика можно выделить некоторый рабочий диапазон сокращения волокна, при котором сила не падает ниже 50% максимума. Этот диапазон заключен между 41 и 79% максимальной длины волокна и, таким образом, составляет 38% от ее величины или почти половину наибольшей длины для обсуждаемого рабочего диапазона.

Но, как показали работы под руководством Р.Александера, в определенных реальных случаях длина мускульных волокон у животных больше ожидаемой, так что реальный рабочий участок амплитуды сокращения составляет существенно меньшую часть предельного диапазона. Усыпленным летальной дозой снотворного ткачикам и волнистым попугайчикам связывали крылья в обоих характерных для полета крайних положениях, после наступления трупного окоченения вырезали кусочки мышц и на продольных срезах определяли частоту

поперечной исчерченности (т. е. длину саркомеров) по дифракционному оптическому эффекту. Выяснилось, что эта длина меняется в пределах от 1,8 до 2,2 мкм, т. е. всего на 11% максимальной длины саркомера, выходя за пределы зоны оптимума очень слабо и притом лишь в сторону укорочения.

При активном сокращении с укорочением или удлинением под нагрузкой на силовые характеристики мышцы заметно влияет ее внутренняя вязкость, особенно при быстрых движениях. При быстром укорочении это внутреннее сопротивление вычитается из мышечной силы, и изображенный на рис. 92 график окажется более низким. При растяжении, работе в уступающем режиме, этот график окажется более крутым, поскольку вязкость создаст дополнительное сопротивление внешней силе.

На основании сказанного выше ясно, что необходимость обеспечить определенную амплитуду активного сокращения (сократимый пробег) в сочетании с потребностью "уложить" эту амплитуду в благоприятный участок силовой характеристики мышцы задает минимальную длину волокон мышц. Если же учесть, что избыточная длина волокон неизбежно чревата избыточной массой, то становится ясно, что этот минимум, по-видимому, представляет собой и оптимум. Однако длину мышечных волокон можно обсуждать также в связи со скоростью их изотонического сокращения, укорочения, которая ограничена внутренней вязкостью саркоплазмы. Нетрудно представить себе ситуацию, при которой эта скорость приобретает критическое значение. Например при беге курицы, когда земля слишком быстро «уходит из-под ног», мышцы задней конечности должны иметь запас скорости укорочения, чтобы она могла эффективно оттолкнуться и тем самым дополнительно нарастить скорость. Предполагают, что неслучайно заднебедренные мышцы (выполняющие толчок) сложены длинными мышечными волокнами, адаптивными с этой точки зрения. Ведь если внутренняя вязкость устанавливает предел относительной скорости сокращения $A\%$ длины волокна в секунду, то абсолютная величина этого укорочения будет больше для более длинных волокон. Скорость сокращения мышц так и предложено измерять — длинами волокна в секунду. В частности, установлена такая скорость при 20°C у лягушки — 2, у черепахи 0,2 длины/с, при 35°C у мыши — 10—20 длин/с (для разных мышц).

С учетом сказанного интересно вернуться к изученным Р. Александером грудным мышцам мелких птиц, использующих при полете высокую частоту взмахов крыла. Возможно, ограниченность их реальной амплитуды, лишь слабо выходящей за пределы оптимального диапазона сокращения определяется требованиями не к максимальной силе, а к повышенной скорости сокращения. Упомянутому автору удалось найти причину, по которой амплитуда смещена относительно зоны оптимума

именно в торону укорочения волокна. Это направление может определяться требованием равномерности сокращения последовательно соединенных саркомеров одного волокна. Как видно на рисунке 92, в левой части графика более короткие саркомеры относительно слабее, что автоматически поддерживает равновесие между ними. Но в зоне удлинения волокна (правая часть графика) относительно слабее растянутые саркомеры, что усугубляет неравномерность их сокращения и может привести к разрыву волокна (у человека разрывы мышц нередки).

Мускульные волокна могут быть физиологически разнокачественными. Наиболее четко различимы белые и красные волокна. Более толстые белые волокна получают энергию за счет гликолитического расщепления глюкозы. Они отличаются относительно высокой мощностью, но быстрой утомляемостью, что предрасполагает их к импульсному режиму работы. Более тонкие красные волокна получают энергию за счет окисления глюкозы и жирных кислот. Они менее мощны чем белые волокна, но выносливы, предрасположены к длительной непрерывной работе. Цвет волокон определяется содержанием дыхательного пигмента – мышечного гемоглобина (миоглобина), а малая толщина волокон способствует высокой скорости диффузионных процессов, связывающих толщу волокна с оплетающими его кровеносными капиллярами.

Среди мышц немало перистых, демонстрирующих сложную внутреннюю компоновку. Волокна обычно не имеют избыточной длины против требований со стороны амплитуды сокращения. Нередко они намного короче расстояния между точками крепления соответствующей мышцы на скелете и надставлены в мышце сухожильными образованиями нужной длины. Условно можно представить дело так, будто каждое волокно надставлено по концам коллагеновыми нитями. Проблема состоит в компактной упаковке этих волокон в объеме мышцы. Перистая мышца (рис. 93) фактически образована широким пластом мускульных волокон одинаковой длины, который уложен в предоставленном мышце объеме глубокими складками. Внутри этих складок коллагеновые ниточки разных волокон, имеющие различную длину, "слиплись" в сплошные

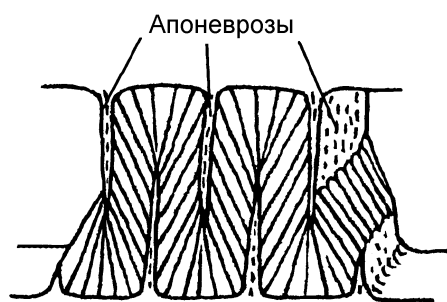


Рис. 93. Схема многоперистой мышцы

слои, образовав плоские листовидные сухожилия — апоневрозы. Имеются две системы апоневрозов — при обеих частях скелета, соединенных перистой мышцей. Их условно называют начальными и конечными (начало мышцы ближе к центру масс и менее подвижно, чем конец). В мышце апоневрозы обеих систем чередуются в шахматном порядке, рассекая ее объем

на щелевидные пространства, занятые проходящими наискось (перисто) мускульными волокнами. При сокращении они укорачивают мышцу, стягивая одну систему апоневрозов промежутки другой.

Перистая внутренняя структура мышц придает им некоторые специфические функциональные свойства. Сила мускула пропорциональна количеству волокон в ней или их суммарной площади поперечного сечения (так называемый теоретический поперечник, который, правда, очень трудно измерить в перистой мышце). Длине волокон пропорциональна амплитуда сокращения (при равных силовых показателях). Если перемножить длину волокон и их суммарную площадь поперечного сечения, получим объем мышцы (за вычетом апоневрозов). Такое же перемножение пропорциональных сечению и длине функциональных показателей — силы и амплитуды — дает работу, производимую мышцей при единичном сокращении. Следовательно, эта работа пропорциональна объему (и массе) мышцы. При одной и той же массе более коротковолокнистая и, соответственно, более сложноперистая мышца имеет большую силу и меньшую амплитуду, чем длинноволокнистая. Таким образом, перистая мышца по своим свойствам аналогична рычагу: как и длинное плечо рычага, она дает выигрыш в силе при проигрыше в расстоянии. Благодаря этому свойству мышца может эффективно использовать любое место в костно-связочном аппарате, в том числе и близкое к суставу, и компенсировать проигрыш, вызванный коротким плечом. Поэтому наивны весьма распространенные в литературе функциональные заключения, будто удаление от сустава повышает эффективность мышцы. Давая выигрыш в силе, выгодный рычаг требует большей амплитуды. Мышца отвечает удлинением волокон, что при постоянной массе оборачивается уменьшением их количества, а следовательно — и силы.

Однако сравнительные исследования дают примеры, когда в сильно нагруженных аппаратах опорно-двигательной системы мышцы удаляются от суставов специальными отростками костей или сесамовидными окостенениями типа коленной чашки. Дело в том, что увеличение плеч приложения сил повышает эффективность костей скелета: более слабые и длинноволокнистые мышцы, расположенные дальше от суставов, требуют от костей меньшей прочности.

Общая классификация мускулатуры

Наиболее удобный принцип классификации опирается на эмбриональное происхождение мышц. Соматические мышцы формируются из миотомов сомитов. Непосредственно из миотомов возникает осевая мускулатура. Начиная с рыб, у которых появляется горизонтальная септа (*septum horizontale*), эта мускулатура делится на

эпаксиальную (надосевую) и гипаксиальную (подосевую), а кроме того, — на мускулатуру туловища и хвоста (у амниот выделяется также мускулатура шеи). Но у всех позвоночных в голове имеются еще две мышечных группы, производные от осевой мускулатуры переднего конца тела бесчерепных предков. Это глазные мышцы и подъязычная (или гипобранхиальная) мускулатура.

Из специальных мускульных почек, вырастающих из миотомов сомитов, развивается еще одна категория соматических мышц, мускулатура плавников (парных и непарных) и наземных конечностей. Мускульные почки для парных конечностей рано раздваиваются на верхние и нижние половинки, в связи с чем соответствующая мускулатура распадается на первично дорсальную и первично вентральную.

Висцеральные мышцы имеют различное, но иное происхождение: из висцерального листка боковой пластинки мезодермы (мышцы кишечной трубки), из других частей мезодермы (мышцы кориума и сосудов), даже из эктодермы (мышечный слой моноптихимальных желез). В большинстве случаев это гладкая мускулатура, но существуют два исключения. Это, во-первых, поперечнополосатая мускулатура глотки (или бранхиальная) и, во-вторых, поперечнополосатая (особого типа) сердечная мышца. В обоих случаях требуются быстрые движения, недоступные гладкой мускулатуре.

Осевая мускулатура бесчерепных и амниот

У ланцетника осевая мускулатура представлена в наиболее примитивном и общем варианте, но уже обнаруживает важные свойства. Прежде всего, она сегментирована, что необходимо для перемещения волны сокращения вдоль тела. Миосепты левой и правой сторон взаимно расположены в шахматном порядке. Миосепты ориентированы косо в парасагиттальной плоскости — под углом к направлению миофибрилл. Благодаря этому площадь миосепты существенно превышает площадь поперечного сечения миомера и имеет запас для компенсации его утолщения, неизбежного при укорочении (запас реализуется путем увеличения угла между миосептой и направлением миофибрилл). В сравнении с осевой мускулатурой позвоночных у ланцетника она совершенно уникальна тем, что образована листовидными клетками, соответствующими по размеру горизонтальному сечению миомера. Каждая такая клетка посылает к боковой поверхности спинного мозга тонкий отросток, который доставляет к ней двигательный импульс, действуя в роли отростка мотонейрона, компонента брюшного корешка спинного мозга у позвоночных.

У круглоротых миомеры очень просты по форме, миосепты образуют острый угол с продольной осью тела не в сагиттальной, а во фронтальной плоскости.

У рыб наступает значительное усложнение. Миосепты нередко ориентированы настолько косо, что это могло бы угрожать чрезмерным растягиванием миомера вдоль позвоночника и тем самым — функциональным его "растворением" в соседних миомерах. Растягивание миомеров ограничивается их многократными изгибами: в парасагиттальных плоскостях (и, в частности, на поверхности) они образуют зигзаги, во фронтальной плоскости V-образные фигуры, а в трехмерном виде — гирлянды вложенных друг в друга конусов, направленных вершинами поочередно то вперед, то назад (рис. 94). Столь косое расположение миосепт дает им новое свойство помимо компенсации утолщения мускульных волокон при укорочении: они уже приближаются по ориентации к продольной оси тела и потому могут участвовать в передаче мускульных сил. Это обстоятельство создает предпосылки к укреплению миосепт окостенениями (мускульные косточки костистых рыб) и к дроблению эпаксиальной туловищной мускулатуры на мелкие пучки, объединяемые длинными ветвящимися сухожилиями (у акулы, вид сбоку рептилий и других амниот).

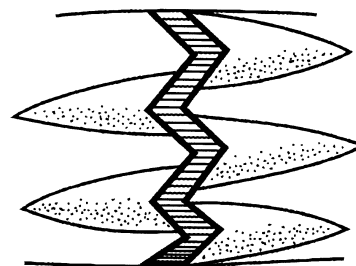


Рис. 94. Схема миомера (у акулы, вид сбоку)

У пелагических костистых рыб в области боковой линии к основной массе белой мускулатуры обычно прилегает поверхностная красная мускульная полоска. Ответственную роль в ее соединении с позвоночником выполняет горизонтальная септа, которая в этих случаях дополнительно укреплена.

Гипаксиальная мускулатура в области боковых стенок брюшной полости при изменениях объема последней (в зависимости от степени наполнения кишечника и развития гонад) должна растягиваться и укорачиваться не только в направлении продольной оси тела, но и в поперечной плоскости, в связи с чем она приобретает спиральный ход волокон и дифференцируется на слои — начинается формирование косых мышц живота, которые производят помимо горизонтальных (продольных) сил также вертикальные (кольцевые), поддерживая тонус стенки брюшной полости.

Необходимость некоторого задирания головы перед схватыванием добычи акулами и хищными костистыми рыбами (см. с. 00) способствует дифференцировке эпаксиальной мускулатуры в области затылка; например, у щуки здесь условно выделяют длиннейшую мышцу спины.

У хвостатых амфибий некоторые характерные для рыб особенности выражены слабо: горизонтальная септа рудиментарна, миомеры простой формы и весьма однообразны. Интересна лишь мускулатура брюшной стенки — четырехслойная. Это поверхностная и глубокая наружные косые

мышцы (*m. obliquus externus superficialis*, *m. ob. ex. profundus*), внутренняя косая (*m. obliquus internus*) и поперечная (*m. transversus*), все — с различным наклоном. Они создают подобие кожно-мышечного мешка червей, образуя напряженную оболочку вокруг практически несжимаемых внутренностей (приобретающих в этом случае свойства гидроскелета) и тем самым существенно укрепляя туловище. Вентральная продольная мышца брюшного пресса — прямая мышца живота (*m. rectus abdominis*) — своим натяжением эффективно противодействует провисанию туловища.

У бесхвостых амфибий осевая мускулатура, как и позвоночник, сильно изменена. Единая у хвостатых амфибий дорсальная мышца туловища (*m. dorsalis trunci*) здесь подразделена глубокой щелью на две парные полосы, возможно, в связи с гибкостью позвоночника в вертикальной плоскости. Это так называемая длинейшая мышца спины (*m. longissimus dorsi*) и подвздошно-поясничная мышца (*m. iliolumbalis*). В связи с редукцией хвоста и своеобразной локомоторной адаптацией лягушек хвостовая мускулатура у них исчерпывается одной, но довольно мощной подвздошно-копчиковой мышцей (*m. iliocosteus*), которая контролирует подвижность длинной подвздошной кости в крестцовом сочленении, помогая использовать ее в качестве дополнительного звена многорычажной толчковой конечности.

Осевая мускулатура амниот

У ящериц эпаксиальная мускулатура сложно дифференцирована: это переплетение тонких длинных ветвящихся сухожилий, несущих на вершинах пучки мышечных волокон. Она естественным образом подразделена на три продольные полосы (у крокодилов — на 4). Самая медиальная из них представляет собой систему поперечно-остистого мускула (*m. transversospinalis*), латеральнее лежит система длинейшего мускула спины (*m. longissimus dorsi*), сбоку к ней примыкает система подвздошно-реберного мускула (*m. iliocostalis*).

Мускулатура брюшной стенки устроена так же, как у хвостатых амфибий или чуть сложнее, но в области грудной клетки глубокая наружная косая мышца превращается в наружную межреберную (*m. intercostalis externus*), а внутренняя косая — во внутреннюю межреберную (*m. int. internus*). Наружные межреберные мышцы, проходящие косо назад и вниз, совместно образуют начинающийся на шее пласт, который отгибает истинные и ложные ребра (т.е. все, соединенные с грудиной) вперед, тем самым расширяя грудную клетку и вызывая вдох. Внутренние межреберные мышцы аналогичным образом совместно образуют пласт, волокна которого проходят назад и вверх, притягивая ребра к поясничным позвонкам и тем самым осуществляя выдох.

В шее ящериц мускулатура дифференцирована на две категории мышц, одна из которых управляет движениями шеи, а другая — головы относительно передних двух позвонков.

У черепахи эпаксиальная мускулатура в туловище редуцирована полностью, а гипаксиальная частично сохранена. Поперечная мышца обычным образом окружает внутренности и способна сжимать их (она играет важную роль в осуществлении выдоха). Наружная косая мышца образует вогнутую стенку в паховой области панциря; при сокращении она уплощается, способствуя вдоху. Прямая мышца живота широким веером соединяет лобковую кость с пластроном, осуществляя мягкое крепление слегка подвижного таза.

Одна из гипаксиальных мышц шеи, специфичная для скрытошейных черепах, так называемая втягивающая голову и шею мышца (*m. retractor capitis et colli*), очень сильно удлинена (в соответствии с требуемой амплитудой сокращения), простираясь под позвоночником от черепа почти до самого крестца.

У птиц резко различается судьба разных отделов осевой мускулатуры: мышц шеи, туловища и хвоста. В туловище эпаксиальная мускулатура сильно редуцирована из-за неподвижности этого отдела позвоночника. В гипаксиальной мускулатуре мышцы брюшного пресса не покрывают всей площади брюшной стенки, вероятно вследствие беспрецедентной ограниченности этой площади и утраты брюшным прессом контроля над объемом брюшной полости (он осуществляется обширным телом грудины). Наружная косая мышца широко оканчивается на груди и особо важна для выдоха. Наружные межреберные мышцы благодаря характерным для птиц крючковидным отросткам ориентированы вдоль ребер (см. рис. 21) и не формируют сплошного пласта, который бы тянул их в сторону шеи, отклоняя вперед, как это необходимо для выполнения вдоха. Использование косого усилия с опорой на шею, как это указано выше для ящериц, здесь, так сказать, запрещено, поскольку это мешало бы тонкому управлению длинной шеей. Но поворот ребер при вдохе вперед относительно позвоночника неизбежно, по чисто геометрическим причинам сопровождается неким побочным эффектом — небольшим смещением каждого ребра вверх относительно предыдущего. Именно так и направлены усилия наружных межреберных мышц, которые, несмотря на своеобразную ориентацию, вызывают полноценную экскурсию ребер, сопутствующую вдоху. Это еще один пример принципа разделения органов и функций (А.Н. Северцов): важное условие выполнения шейной особо ответственных функций перемещения головы, — освобождение ее от других нагрузок, в частности, связанных с дыханием.

Среди мышц, управляющих движениями шеи, латеральные мускулы, контролирующие ее боковые изгибы, сохраняют строгую сегментированность, хотя эти межпоперечные мышцы (*mm.*

intertransversarii) сильно усложнены по сравнению с примитивными миомерами (они сложноперисты). Но главная "рабочая" подвижность шеи осуществляется в сагиттальной плоскости, а потому мышцы, участвующие в контроле этих движений (выше и ниже межпоперечных), утрачивают строгую метамерность (особенно дорсальные, поскольку они дополнительно нагружены весом). Примеры: дорсолатеральные мышцы — восходящие (*mm. ascendentes*) — перекидываются через 2—4 сегмента, срединная дорсальная мышца (двубрюшная мышца шеи, *m. biventer cervicis*) тянется через всю шею, а в остистой мышце шеи (*m. spinalis cervicis*) самый длинный пучок лишь немногим короче (впереди достигает эпистрофея); наконец, расположенная вентрально длинная мышца шеи (*m. longus colli*) состоит из отдельных ветвистых пучков, каждый по 5 сегментов в длину (у голубя).

Мышцы, управляющие движениями головы относительно шеи, занимают ее передние 5 позвонков, но одна из них, весьма сильная и самая короткая, в виде широкого веера расходится от верхней дуги эпистрофея. Это пластывидная мышца головы (*m. splenius capitis*), поворачивающая ее вверх и в сторону относительно второго позвонка.

Мышцы хвоста могут быть подразделены на три категории. Прежде всего, это дорсальные и вентральные продольные пучки, заметно отступившие от первичной метамерии — подниматели (*mm. levatores costarum et caudae*) и опускающий хвоста (*m. depressor caudae*). Затем это различные боковые мышцы, способные отводить хвост вбок, как латеральная мышца хвоста (*m. lateralis caudae*), или перекашивать его, как лобково-копчиковая мышца (*m. pubococcygeus*), тянущая вниз за очин крайнего рулевого пера. К третьей категории относится мускул расширитель хвоста (*m. dilatator caudae*), который разворачивает веер рулевых перьев, сближая их очины.

Для млекопитающих специфичны такие главные особенности позвоночника и всего осевого комплекса, как особая прочность и сила шеи, а также гибкость спины в вертикальной плоскости, используемая при беге прыжковыми (асимметричными) аллюрами, например галопом и рикошетом. В связи с этим эпаксиальные мышцы в области поясницы в типичных случаях вторично объединены в мускул разгибатель туловища (*m. erector trunci*). Общая система наружных межреберных мышц, отклоняющая ребра во время вдоха вперед в направлении шеи, высоко эффективна, что связано с особой надежностью шеи. Из этой системы выделились специализированные лестничные мышцы (*mm. scaleni*) — длинные проходящие латеральнее ребер и утратившие метамерию лентовидные пучки, которые тянутся к дистальным частям грудных ребер от поперечных отростков шейных позвонков.

Специфическая особенность млекопитающих — дыхательная мышца диафрагма, которая формирует управляемое дно грудной клетки. Она

иннервируется от IV шейного сегмента, следовательно, возникла далеко впереди от своего окончательного расположения. Вообще, это не удивительно, если вспомнить, что и сердце, и IV жаберный мешок, из которого развиваются легкие, исходно (в частности, у рыб) располагаются в голове.

Подъязычная (гипобранхиальная) мускулатура позвоночных

У круглоротых осевая мускулатура охватывает жаберный аппарат двумя продольно вытянутыми порциями — сверху и снизу, причем ее вентральная порция, как и дорсальная, не обнаруживает заметной новой специфики — не управляет движениями висцеральных дуг.

У хрящевых рыб связь этой части исходно осевой мускулатуры с висцеральными дугами установилась. Она представлена здесь коракоиднодужным мускулом (*m. coracoarcualis*), образующим систему пучков от вентрального отдела плечевого пояса к каждой дуге.

У хвостатых земноводных подъязычная мускулатура выглядит как ростральное продолжение двух гипаксиальных мышц — прямой мышцы живота и одной из латеральных (вероятно, внутренней косо́й). Продолжение прямой мышцы живота сегментировано несколькими миосептами, передняя из которых соединена с костью урогиале, расположенной на заднем конце вытянутой копулы висцерального аппарата. Этим соединением установлено типичное для всех тетрапод исходное деление мышцы на две — грудинно-подъязычную (*m. sternohyoideus*) позади и подбородочно-подъязычную (*m. geniohyoideus*) — впереди. Переднее продолжение внутренней косо́й мышцы живота, оканчивающееся на урогиале, образует так называемый лопаточно-подъязычный мускул (*m. omohyoideus*).

У бесхвостых амфибий положение более продвинуто. На обширной подъязычной пластинке места крепления грудинно- и подбородочно-подъязычной мышц сильно взаимно перекрываются (благодаря этому дополнительно удлинены их волокна). В связи с образованием нового языка, независимого от висцерального скелета, из подбородочно-подъязычного мускула выделились два тонких пласта, образующие его сократимые стенки. Это подбородочно-язычная (*m. genioglossus*) и подъязычно-язычная (*m. hyodlossus*) мышцы.

У рептилий картина дифференцировки подъязычных мышц в принципе такова же, как у лягушки (только язык у них имеет иную природу, поскольку он армирован вентральными частями гиоидной дуги).

У птиц подъязычная мускулатура видоизменена очень сильно в связи с формированием клюва, длинной шеи и нижней гортани. Грудинно-подъязычный мускул начинается у них от ключицы и расщепляется на

несколько производных мышц, которые обычно не тянутся непрерывно на протяжении всей шеи, а постепенно теряются в коже или на поверхности трахеи, от переднего участка которой тянутся к перстневидному хрящу верхней гортани, рожкам подъязычного аппарата (производным I жаберной дуги), его копуле, наконец, от перстневидного хряща к копуле.

Мышцы нижней гортани птиц, также производные от грудинно-подъязычной, в примитивном варианте (у голубя) представлены двумя парами, задняя из которых тянется от грудины. Подбородочно-подъязычный мускул и производный от него подбородочно-язычный встречаются у палеогнат и некоторых других примитивных птиц, но у большинства бесследно редуцированы. Лопаточно-подъязычный мускул птицами утрачен, видимо, в связи с развитием длинной гибкой шеи.

У млекопитающих хорошо развиты все отмеченные выше компоненты подъязычной мускулатуры. Это и грудинно-подъязычный мускул, подразделенный на подчиненные мышцы по длине и продольно расщепленный на два слоя, и производные подбородочно-подъязычного мускула, из которых собственно и строится мясистый язык млекопитающих, и лопаточно-подъязычная мышца.

Глазные мышцы позвоночных

У круглоротых в глазнице уже имеются 6 типичных для позвоночных мышц: верхняя и нижняя косые (*m. obliquus superior*, *m. ob. inferior*), верхняя (*m. rectus superior*), нижняя (*m. r. inferior*), передняя (или внутренняя, *m. r. anterior s. internus*) и задняя (или наружная, *m. r. posterior s. externus*) прямые, но их расположение своеобразно — верхняя косая мышца (однозначно идентифицируемая по IV головному нерву) располагается не в передней, а в задней части глазницы.

Для рыб характерна очень четкая картина: косые мышцы расходятся вилочкой от переднего края глазницы, а прямые выходят крестообразно из ее каудального отдела.

У бесхвостых амфибий основные 6 мышц располагаются так же, но имеется еще одна — втягивающий глазное яблоко мускул (*m. retractor bulbi*), который в виде довольно мощного колокольчика находится внутри аналогичного образования из четырех прямых мышц и иннервируется, как и задняя прямая мышца, VI (отводящим) нервом. Этот мускул втягивает вентрально глазное яблоко лягушки при опасности и при проглатывании корма, одновременно прикрывая его нижним веком, которое приводится в движение особым длинным сухожилием, огибающим глаз медиально и сзади и натягивающимся при его перемещении. Мускул в том или ином виде присущ почти всем тетраподам (отсутствует у приматов).

У ящериц картина расположения 6 основных мышц вполне типична,

втягивающий мускул относительно невелик, осуществляет небольшое перемещение глазного яблока, достаточное для задерживания третьего века (механизм аналогичен таковому лягушек).

У птиц картина примерно та же, но мигательная перепонка задерживается без перемещения глазного яблока. Втягивающий глазное яблоко мускул подразделен на два (как и у ящериц), но они утратили связь со стенкой глазницы (поэтому не влияют на положение глаза) и соединяют тыльную поверхность склеры с сухожилием мигательной перепонки. При малых размерах этих мышц амплитуда их сокращений значительно меньше необходимой, которая все же достигается благодаря специфическому расположению мышц. Одна из них (пирамидальная, *m. pyramidalis*) тянет за конец сухожилие, которое скользит внутри узкой апоневротической трубки, огибающей по дуге вход зрительного нерва в глаз. Вторая (квадратная, *m. quadratus*) мышца оканчивается на этой трубке и при сокращении увеличивает радиус образуемой сухожилием дуги, тем самым дополнительно протягивая его.

У млекопитающих вследствие образования объемистой носовой полости, разделяющей глазницы, в переднемедиальном отделе глазницы нет достаточного простора для размещения верхней косой мышцы. Она тянется от заднего края (из глубины) глазницы параллельно прямым мышцам, но медиально и выше глаза ее сухожилие перекидывается через образованный связкой блок, резко изгибаясь и приходя в обычную для размещения этой мышцы плоскость экватора глазного яблока. Втягивающий глазное яблоко мускул образует удлинённый полый тонкостенный конус из нескольких долек, которые располагаются вокруг зрительного нерва, будучи окружены прямыми мышцами. От верхней прямой мышцы отщеплена тонкая прядь, поднимающая верхнее веко. К глазным мышцам близка по происхождению подчерепная мышца (*m. subcephalicus*) кистеперых рыб (у латимерии парная), прилегающая вентрально (точнее вентролатерально) к нейрокраниуму. Мышца соединяет его блоки, контролируя объем переднего отрезка хорды в промежутке между блоками. У латимерии она иннервируется отводящим (VI) нервом, как и задняя прямая мышца глаза, что свидетельствует о развитии подчерепной мышцы из того же самого третьего сомита.

Первичная мускулатура передней конечности (из почек миотомов)

Для грудного плавника рыб в общем случае (например, у акул) характерны две многослойные группы тонких мускульных пучков — вентральная и дорсальная. Пучки начинаются на поясе, а оканчиваются по-разному: поверхностные на основаниях эластотрихий и дистальных радиалиях, глубокие — на более проксимальных хрящевых элементах.

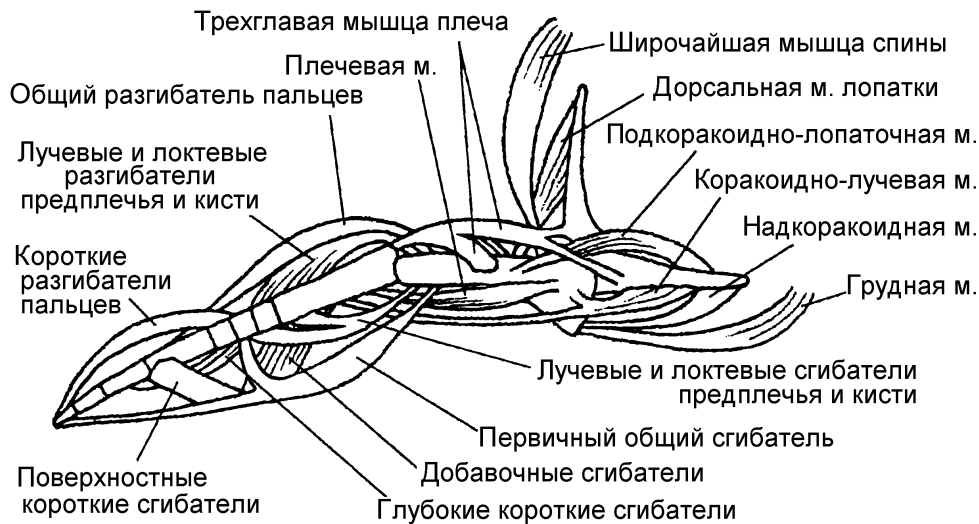


Рис. 95. Схема мускулатуры передней конечности хвостатых амфибий, вид сзади

У костистых рыб главное место окончания этих мышечных пучков — основания лепидотрихий.

Передняя конечность хвостатых амфибий (рис. 95) можно считать в целом близкой к исходному для тетрапод состоянию (существенные отклонения состоят в отсутствии ключицы и в доминировании I и II пальцев над остальными).

Начнем с дорсальных мышц плечевого пояса и плеча. Прежде всего заслуживают внимания предполагаемые производные дельтовидной мышцы (*m. deltoideus*) предков, которая, по-видимому, собиралась широким веером на проксимальный конец плечевой кости от покровного плечевого пояса, т. е. от клейтрума и ключицы (рис. 96). Эти окостенения у хвостатых амфибий отсутствуют, но соответствующие порции дельтовидной мышцы сохранились. От надлопаточного хряща идет так называемая дорсальная мышца лопатки (*m. dorsalis scapulae*, она же

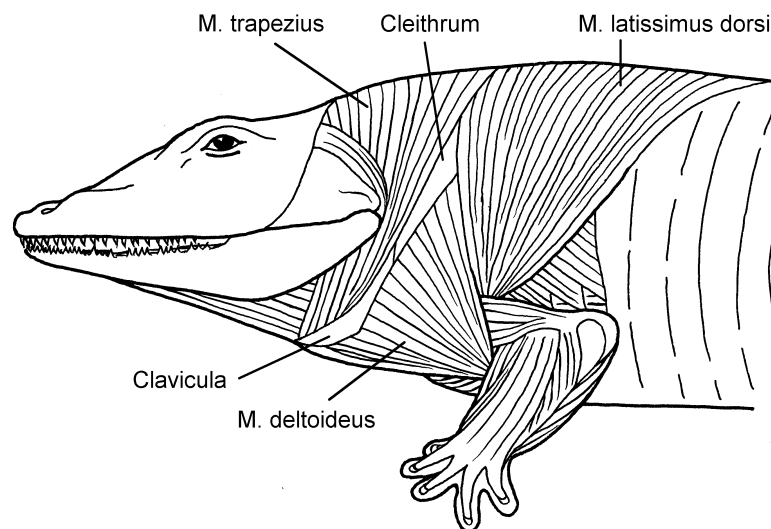


Рис. 96. Реконструкция некоторых мышц стегоцефала *Eryops* (по Майнеру, с изменениями)

лопаточная дельтовидная), а от переднего конца вентральной пластинки пояса (ее прокоракоидного отростка) – реально занимающая вентральное положение прокоракоидно-плечевая мышца (*m. procoracohumeralis*). Задняя часть исходного веера сохранена в виде широчайшей мышцы спины (*m. latissimus dorsi*), которая идет от поверхностной фасции спины. Отдельный компонент рассматриваемой группы – подкоракоидно-лопаточная мышца (*m. subcoracoscapularis*), занимающая внутреннюю поверхность пояса непосредственно медиальнее плечевого сустава. Все перечисленные мышцы участвуют в переносе конечности — подготовительном акте, — а потому относительно малочисленны и слабы.

Разгибающая локтевой сустав трехглавая мышца плеча (*m. triceps brachii*), которая оканчивается на проксимальном конце локтевой кости, объединяет три головки — длинную (двухсуставную) от лопатки и две короткие (односуставные) от плечевой кости — латеральную и медиальную. Это сильнейшая мышца свободной конечности, ответственный участник опорной (наиболее функционально нагруженной) фазы в работе конечности.

Вентральные мышцы плечевого пояса и плеча приводят конечность и поворачивают ее в горизонтальной плоскости во время фазы опоры и потому более многочисленны и развиты сильнее. Главные из них идут к плечевой кости аналогично дорсальным мышцам – во-первых, от туловища (т. е. от грудины и миосепт прямой мышцы живота), это грудная мышца (*m. pectoralis*), во-вторых, от вентральной пластинки пояса, это надкоракоидная мышца (*m. supracoracoideus*). Кроме того, имеются две более мелкие коракоидно-плечевые мышцы – короткая (*m. coracobrachialis brevis*) тянется к проксимальному концу плечевой кости, и длинная (*m. coracobrachialis longus*) — к дистальному.

Коракоидно-лучевая мышца (*m. coracoradialis*) оканчивается двояко – как на проксимальном конце плеча, так и на основании предплечья, что определяет ее принадлежность к сгибающим локтевой сустав мышцам. К этой группе относится также короткая (односуставная, перекидывающаяся через один сустав) плечевая (*m. brachialis*), идущая от основания плечевой кости.

Дорсальные мышцы предплечья и кисти (рис. 97 А, Б) образуют веер, расходящийся от дистального конца плечевой кости (от ее латерального надмыщелка). В нем две крайние мышцы идут к костям предплечья и запястья — это так называемые лучевой и локтевой разгибатели предплечья и кисти (соответственно, *m. extensor antebrachii et carpi radialis*, *m. ext. ant. et c. ulnaris*). Центральная мышца веера называется общим разгибателем пальцев (*m. extensor digitorum communis*), но до пальцев не дотягивается, а оканчивается на костях пясти. В кисти располагается веер коротких разгибателей пальцев (*mm. extensores digitorum breves*), которые проходят от латеральной стороны запястья и

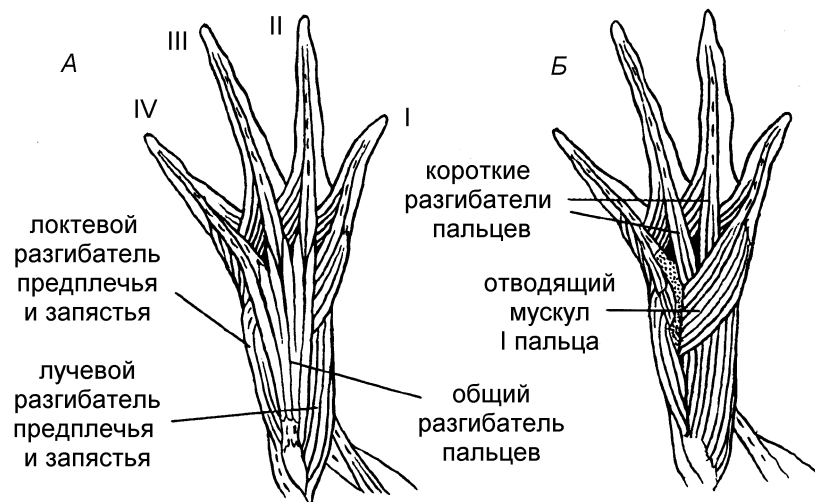


Рис. 97. Мускулатура предплечья и кисти аксолотля (*Ambystoma tigrinum*): А, Б — левая конечность с дорсальной стороны

пясти к их концевым фалангам; разгибатель I пальца, занимающий медиальный край этого веера, значительно крупнее остальных, лежит проксимальнее и прикрыт частями предыдущего веера. Проходя косо от дистального конца локтевой кости и от латерального края запястья к I лучу (пястной кости и пальцу), этот мускул действует в роли ротатора кисти (супинатора); он назван отводящим мускулом I пальца (*m. abductor pollicis*).

Вентральные мышцы предплечья и кисти (рис. 97 В—Д) также могут быть представлены в виде некоторого набора вееров. Самый длинный веер расходится от медиального надмышечка на дистальном конце плечевой кости к костям предплечья, запястья и пальцам. Самый

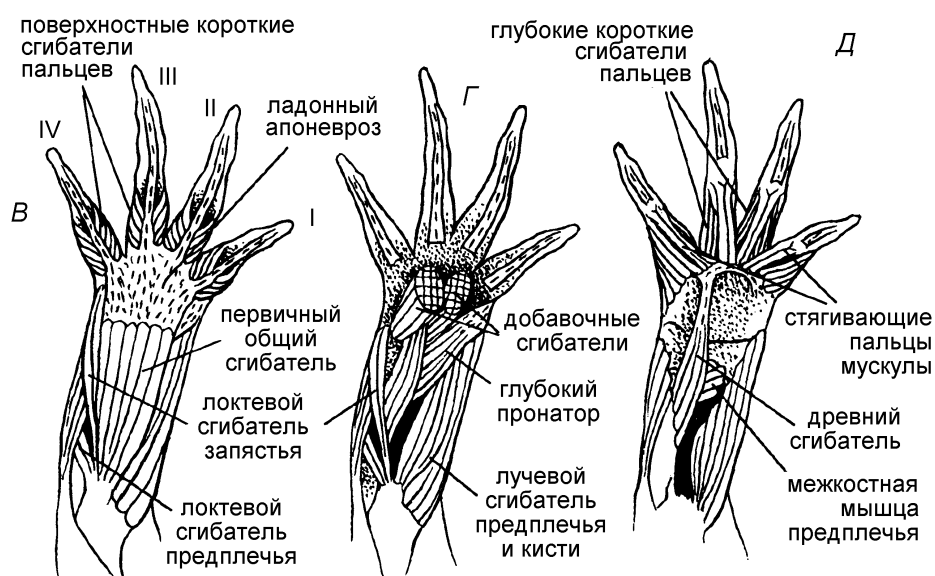


Рис 97, продолжение: В—Д — правая конечность с волярной стороны; А, В — поверхностная картина, Б, Д — глубокая, Г — промежуточная

медиальный из них – это лучевой сгибатель предплечья и запястья (*m. flexor antebrachii et carpi radialis*), латеральнее лежит первичный общий сгибатель (*m. flexor primordialis communis*), затем локтевой сгибатель запястья (*m. flexor carpi ulnaris*) и, наконец, на латеральном краю – локтевой сгибатель предплечья (*m. fl. antebrachii ulnaris*). Следующий веер расходится от дистального конца локтевой кости и локтевого (постаксиального) края запястья.

Но вследствие того, что обсуждаемая мышечная группа работает с предельной нагрузкой, четкая структура этих вееров затуманена объединением пучков при помощи мощного ладонного апоневроза (*aponeurosis palmaris s. volaris*). На нем оканчиваются несколько мышц — и самый крупный, центральный компонент первого веера (первичный общий сгибатель), и два крупных пучка второго веера (добавочные сгибатели, латеральный и медиальный, соответственно, *m. flexor accessorius lateralis* и *m. fl. ac. medialis*). А уже от ладонного апоневроза тянутся пучки к пястным костям (поверхностные короткие сгибатели — *mm. flexores digitorum breves superficiales*), как и сухожилия к концевым фалангам пальцев. Третий, самый медиальный пучок второго веера свободен — это глубокий пронатор (*m. pronator profundus*), идущий наискось от середины локтевой кости к концу лучевой кости и медиальному краю запястья.

Еще более глубокий веер образован тонкими мускульными пучками — так называемыми стягивающими пальцы мускулами (*m. contrahentes digitorum*). Они расходятся от прочной поперечной связки, натянутой между крайними карпальными дистальными элементами, к проксимальным фалангам. К середине связки из предплечья, от локтевой кости подходит единый глубокий сгибательный пучок — древний сгибатель, или общая стягивающая мышца (*m. flexor vetus, s. m. contrahens communis*). Натягивая связку, эти мышцы укрепляют целостность запястья как узла, объединяющего две ветви предплечья (см с. 00). Возможно, они представляют собой остаток системы, которая обслуживала пальцы в конечности ранних тетрапод, но оказалась слишком слабой.

Пучки самого глубокого веера — это глубокие короткие сгибатели (*mm. flexores digitorum breves profundi*), идущие от запястья и пясти к первым фалангам.

У лягушки рассматриваемая мускулатура имеет несколько специфических особенностей. Для мускулатуры плечевого пояса и плеча характерен мощный и сложный дельтовидный мускул (*m. deltoideus*), следствие адаптации к приземлению при прыжках, благодаря которой, кроме того, сохранены ключицы и появилась предгрудина, на которых мускул берет начало.

В мускулатуре предплечья крайние мышцы дорсального и вентрального проксимальных вееров (начинающихся на конце плечевой

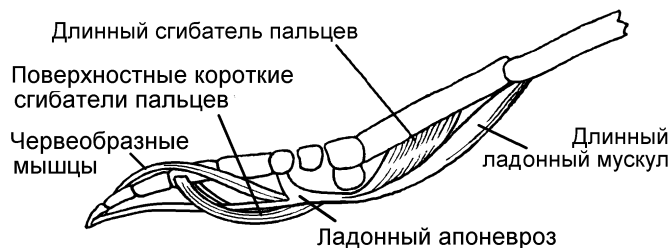


Рис. 98. Схема мускулатуры дистального отдела передней конечности черепахи

конечности имеется двуглавый мускул плеча (*m. biceps brachii*), который своим расположением напоминает коракоидно-лучевой мускул амфибий, но иначе иннервируется и вероятно не гомологичен ему. Как полагают, эта мышца возникла в эволюции тетрапод поначалу не как двуглавая, а как двубрюшная – благодаря последовательному соединению двух коротких (односуставных) мышц, коракоидно-лучевой и плечевой. По-видимому, они крепились на плечевой кости по обе стороны тонкого вентрального гребня, известного у ранних четвероногих (например, у ихтиостеги), и слились воедино после его редукции. Раздвоенное начало, за которое мышца получила свое название у анатомов человека, характерно для млекопитающих как следствие двойственности коракоидов (присутствия прокоракоида) у тероморфных рептилий (и однопроходных млекопитающих).

Мускулатура предплечья и кисти черепах (рис. 98) достаточно близка к схеме, отмеченной для хвостатых амфибий. У них так же имеется зафиксированный относительно запястья ладонный апоневроз с пятью отходящими к когтевым фалангам пальцевыми сухожилиями, на котором оканчиваются два мускула. Во-первых, это длинный ладонный мускул (*m. palmaris longus*), производный первичного общего сгибателя, идущий от медиального надмыщелка плечевой кости, во-вторых, мощный длинный сгибатель пальцев (*m. flexor digitorum longus*), гомолог добавочного сгибателя – от локтевой кости. С ладонного апоневроза усилия этих крупных мышц передаются многочисленными поверхностными короткими сгибателями на проксимальные фаланги пальцев и их более длинными наружными производными – червеобразными мышцами (*mm. lumbricales*) – на предпоследние фаланги II–V пальцев.

У ящериц (рис. 99) ладонный апоневроз и первичный общий сгибатель



Рис. 99. Схема мускулатуры дистального отдела передней конечности ящерицы

кости) дополнительно подразделены и усилены, благодаря чему образуется мышечная «суставная сумка» для защиты простого шаровидного локтевого сустава.

У рептилий в проксимальной группе мышц передней

группе мышц передней конечности имеется двуглавый мускул плеча (*m. biceps brachii*), который своим расположением напоминает коракоидно-лучевой мускул амфибий, но иначе иннервируется и вероятно не гомологичен ему. Как полагают, эта мышца возникла в эволюции тетрапод поначалу не как двуглавая, а как двубрюшная – благодаря последовательному соединению двух коротких (односуставных) мышц, коракоидно-лучевой и плечевой. По-видимому, они крепились на плечевой кости по обе стороны тонкого вентрального гребня, известного у ранних четвероногих (например, у ихтиостеги), и слились воедино после его редукции. Раздвоенное начало, за которое мышца получила свое название у анатомов человека, характерно для млекопитающих как следствие двойственности коракоидов (присутствия прокоракоида) у тероморфных рептилий (и однопроходных млекопитающих).

Мускулатура предплечья и кисти черепах (рис. 98) достаточно близка к схеме, отмеченной для хвостатых амфибий. У них так же имеется зафиксированный относительно запястья ладонный апоневроз с пятью отходящими к когтевым фалангам пальцевыми сухожилиями, на котором оканчиваются два мускула. Во-первых, это длинный ладонный мускул (*m. palmaris longus*), производный первичного общего сгибателя, идущий от медиального надмыщелка плечевой кости, во-вторых, мощный длинный сгибатель пальцев (*m. flexor digitorum longus*), гомолог добавочного сгибателя – от локтевой кости. С ладонного апоневроза усилия этих крупных мышц передаются многочисленными поверхностными короткими сгибателями на проксимальные фаланги пальцев и их более длинными наружными производными – червеобразными мышцами (*mm. lumbricales*) – на предпоследние фаланги II–V пальцев.

У ящериц (рис. 99) ладонный апоневроз и первичный общий сгибатель расщеплены на два слоя. Наружный слой образован длинной мышцей — поверхностным ладонным сгибателем (*m. flexor palmaris*

superficialis), который оканчивается на поверхностной поперечной связке запястья (части ладонного апоневроза, ар. *palmaris*); от нее к первым фалангам пальцев двойными пучками идут поверхностные короткие сгибатели самого наружного слоя (*mm. flexores breves superficiales*); их окончания наподобие вилочек охватывают главные сгибательные сухожилия и потому называются прободенными.

Глубокий ладонный сгибатель (*m. flexor palmaris profundus*) начинается от плечевой и локтевой костей отдельными головками, вероятно, производными, соответственно, первичного общего и добавочного сгибателей. Плоское конечное сухожилие этого мускула, глубокий слой расщепившегося ладонного апоневроза, делится на 5 главных сгибательных сухожилий, которые он посылает к когтевым фалангам пальцев. Конечный участок плоского сухожилия перед делением укреплен за счет переплетения волокон или даже сесамовидного окостенения; это позволяет ему передавать силы по диагонали, направляя всю силу мышцы на один самый разогнутый (т.е. нашедший опору) палец, любой из пяти. Как и в скелете запястья (с. 00), здесь можно видеть аналогию кирпичной кладки, только по отношению к силам натяжения, а не сжатия. От упомянутых сгибательных сухожилий к средним фалангам (разным на разных пальцах) идут червеобразные мышцы (*mm. lumbricales*), принадлежащие глубокому слою поверхностных коротких сгибателей.

Немало отличий от более примитивной картины существует в мускулатуре передней конечности птиц, в частности в мышцах плечевого пояса и плеча. Конечное сухожилие надкоракоидной мышцы огибает специфичный для птиц акрокоракоидный отросток коракоида по образованному им вместе с лопаткой и ключицей трехкостному каналу, вследствие чего подходит к плечевой кости сверху, а не снизу. Тем самым этот исходно вентральный мускул получает способность поднимать крыло, участвует в выполнении активного взмаха вверх (правда, как оказалось, все воробьинообразные птицы используют взмах крыла вверх как подготовительное движение). Из надкоракоидной мышцы выделился маленькая прядь, кажущаяся дорсальной – малая дельтовидная мышца (*m. deltoideus minor*); она начинается внутри стрехкостного канала и тянется от его стенок вверх к головке плечевой кости. Богато дифференцирована у птиц подкоракоидно-лопаточная мышца, к ее производным относятся крупная задняя лопаточно-плечевая мышца (*m. scapulohumeralis posterior*) и расположенная весьма вентрально задняя коракоидноплечевая. (*m. coracobrachialis posterior*). Из дельтовидной, грудной мышц, а у сравнительно немногих птиц – также из двуглавой мышцы плеча выделяются пропатагиальные порции, контролирующие упругость передней кожной складки крыла.

У млекопитающих мускулатура плечевого пояса и плеча еще более

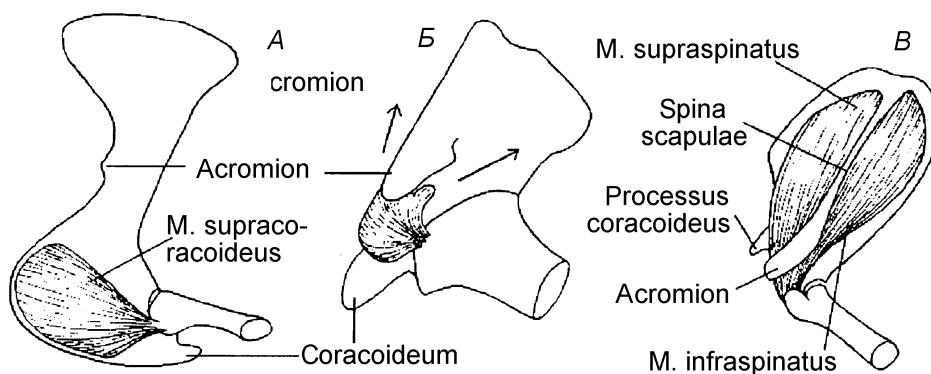


Рис. 100. Судьба надкоракоидной мышцы у млекопитающих. Плечевой пояс с этой мышцей у ящерицы (А) и опоссума — эмбриона (Б) и взрослого (В). Стрелками

своеобразна. Надкоракоидный мускул преобразован очень сильно в связи с переходом конечности в парасагиттальную плоскость и редукцией коракоида. Плечо отходит от лопатки не наружу и назад, как у ящериц, а строго назад. Для противодействия силе тяжести необходимо поворачивать плечо вперед (нужен протрактор конечности, разгибатель плечевого сустава), на что не способна грудная мышца (она тянет конечность главным образом в медиальном направлении, как аддуктор). Эту функцию принимает надкоракоидная мышца (рис. 100), которая переползла на лопатку и разрослась по ней двумя "языками". Латеральную сторону заняла заостренная мышца, (m. infraspinatus), а медиальную — предостная мышца (m. supraspinatus). Здесь сформировалась новая полка (направленный вперед киль), образовавшая новый передний край лопатки и предостную яму для размещения одноименной мышцы. Тем самым сформировался эффективный и сильный разгибатель плечевого сустава, довершивший его уподобление коленному суставу (см. выше, с. 00).

В мускулатуре предплечья и кисти млекопитающих (в частности, у грызунов) производные первичного общего сгибателя и поверхностных сгибателей пальцев дифференцированы сложнее, чем у ящерицы, образуют 3 слоя (рис. 101). Самый наружный — это длинная ладонная мышца (m. palmaris longus), которая оканчивается закрепленной на

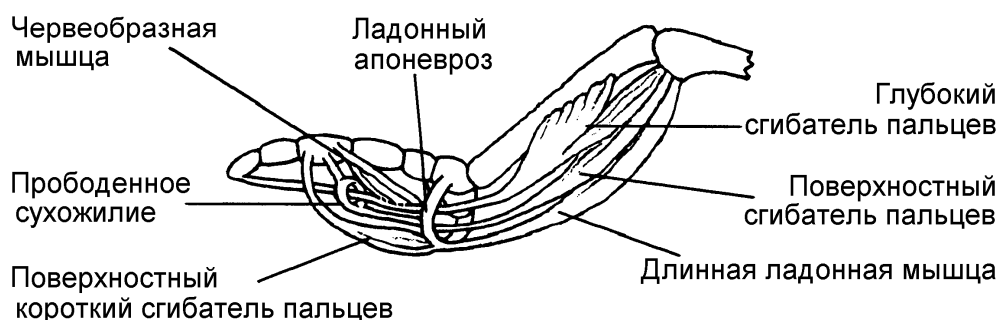


Рис. 101. Схема мускулатуры дистального отдела передней конечности млекопитающего

запястье ладонной фасцией, дающей начало нескольким поверхностным коротким сгибателям внешнего слоя (*m. flexor brevis superficialis*), обслуживающим I и V пальцы. Лежащий глубже поверхностный сгибатель пальцев (*m. fl. digitorum superficialis*), образующий средний слой, посылает так называемые прободенные (вилчатые на конце) сухожилия ко вторым фалангам II—IV пальцев. Глубокий сгибатель пальцев (*m. fl. digitorum profundus*) устроен приблизительно так же, как глубокий ладонный сгибатель у ящериц; червеобразные мышцы (*mm. lumbricales*) подходят к первым фалангам II—V пальцев только с медиальной стороны, а не по обеим сторонам, как у ящериц.

Вторичная мускулатура плечевого пояса

Уже у хвостатых амфибий в этой группе обнаруживаются мышцы трех категорий. Две из них — производные осевой мускулатуры: зубчатые мышцы (*mm. serrati*; комплекс коротких пучков) тянутся к расширенному надлопаточному хрящу от ребер, а подниматель лопатки (*m. levator scapulae*) — от затылка, по горизонтали. К этим осевым мышцам добавляется имеющая висцеральное происхождение трапециевидная мышца, которая связана с плечевым поясом уже у рыб. Она образует у хвостатых амфибий две порции, оканчивающиеся на переднем крае лопатки: волокна одной из них начинаются на черепе, волокна другой — от поверхностной фасции, закрепленной на остистых отростках передних позвонков.

У бесхвостых амфибий вторичная мускулатура плечевого пояса устроена значительно сложнее, возможно, в связи с передвижением прыжками. Зубчатые мышцы в виде четырех разнонаправленных пучков волокон идут к костной лопатке и надлопаточному хрящу от поперечных отростков 3-го и 4-го позвонков (и приросших рудиментов ребер). Из осевых мышц добавлена лопаточная порция наружной косой мышцы живота, а также 2 продольные эпаксиальные мышцы, передняя и задняя ромбовидные (*mm. rhomboidei*); кроме того, подниматель лопатки подразделен на два мускула. В трапециевидной мышце имеется только одна типичная порция (отходящая от черепа), другая преобразована в межлопаточную мышцу (*m. interscapularis*). Занимая медиальную поверхность пояса, она соединяет надлопаточный хрящ с костной лопаткой и может его изгибать. С функциональной точки зрения это загадка. Можно предположить, что незамкнутое кольцо плечевого пояса с жесткой вентральной частью и гибкими надлопаточными хрящами выполняет роль рессоры при приземлении после прыжка. Межлопаточная мышца, согнув хрящи, может напрячь рессору перед ударом, запасти в ней упругую энергию, затем отпустить, освободить ее в момент касания с грунтом и тем самым погасить энергию удара, защитив от него сердце.

У ящериц в обсуждаемом отделе производные осевой мускулатуры представлены более простым набором, чем у лягушки, ромбовидных мышц нет. Зубчатые мышцы — несколько коротких пучков под разными углами. Широкий плоский подниматель лопатки тянется к ней от атланта. Трапециевидная мышца полностью разделена на две порции: верхняя (сохраняющая название) начинается широким пластом от остистых отростков позвонков, узкая нижняя (надгрудинно-сосцевидная, *m. episternomastoideus*) идет от черепа к надгрудиннику.

У птиц из-за большой длины шеи, обслуживающей точно скоординированные движения головы, мышечная подвеска пояса к шейным позвонкам (за исключением самых каудальных) и черепу через подниматель лопатки и трапециевидный мускул недопустима, и соответствующие мышцы исчезли. Зубчатые мышцы подвешивают длинную лопатку к ребрам в нескольких точках: более длинные передняя и задняя поверхностные зубчатые — соответственно за передний и задний конец, более короткие глубокие зубчатые мышцы расположены в средней части длинной лопатки. Представленная двумя тонкими слоями волокон короткая и широкая ромбовидная мышца связывает ее с остистыми отростками многих позвонков. Поверхностная ромбовидная мышца способна тянуть лопатку по направлению к центру и назад, глубокая — к центру и вперед. Задняя поверхностная зубчатая мышца вдобавок ко всему посылает к коже, к плечевой птерилии, тонкую ленточку — метапатагиальную порцию, контролирующую положение так называемых третьестепенных маховых перьев.

Среди млекопитающих у сумчатых и плацентарных пояс закреплен в основном при помощи мускульной подвески (у хищных, копытных и зайцеобразных, практически утративших ключицу, — даже исключительно), поэтому вторичная мускулатура весьма совершенна и сильна.

Наиболее поверхностная из мышц, трапециевидная, образует 5 порций: грудиннососцевидная (*m. sternomastoideus*) тянется от черепа к груди, ключичнососцевидная (*m. cleidomastoideus*) — от черепа к ключице, ключичная порция собственно трапециевидной мышцы (*m. clavotrapezius*) — от черепа к ключице, акромиальная порция (*m. acromiotrapezius*) — как бы от шеи (на самом же деле — от черепа через посредство пластыревидной мышцы (*m. splenius*, осевой мышцы) к среднему отрезку лопаточной ости, наконец, лопаточная порция (*m. spinotrapezius*) — от остистых отростков грудных и поясничных позвонков к дорсальной части лопаточной ости.

В случаях редукции ключицы, например у хищных, ключичнососцевидная мышца и ключичная порция трапециевидной надставлены ключичным дельтовидным мускулом до плечевой кости — получился комплексный плечеголовной мускул (*m. brachiocephalicus*).

Подниматель лопатки (*m. levator scapulae*, иногда двойной) тянется к ней от атланта. Ромбовидная мышца подразделяется на три порции, окончание которых сконцентрировано на дорсальном (позвоночном) краю лопатки: головная (*m. rhomboideus capitis*) идет непосредственно от черепа, шейная порция (*m. rh. cervicis*) — от шеи (от срединного сухожильного промежутка пластыревидных мышц, через которые она связана с черепом) и, наконец, спинная (*m. rh. dorsi*) — от остистых отростков передних грудных позвонков.

Вентральная зубчатая мышца (*m. serratus ventralis*; так называемые дорсальные зубчатые мышцы не имеют отношения к поясу) представляет собой широкий веер из длинных мускульных пучков, которые начинаются на многих шейных (приросших) и грудных ребрах, а оканчиваются совместно на ограниченном заднем участке позвоночного края лопатки (рис. 102 А). Тем самым зубчатая мышца у млекопитающих обнаруживает серьезное морфологическое своеобразие. Оно поддается четкой функциональной интерпретации, которая проведена А.Н. Кузнецовым. Каждый пучок способен передавать только продольную силу (таково общее свойство гибких тяжей). Поскольку все пучки оканчиваются в одной точке и располагаются радиально, мышца способна передавать силы в разных направлениях, но прилагает их к лопатке в одной определенной точке. Эти механические условия точно совпадают со свойствами шарового сустава (например, тазобедренного): его скользящие поверхности передают силы перпендикулярно поверхности зон контакта (точнее, касательным плоскостям в этих точках), т.е. по радиусам шара, сходящимся в его центре (рис. 102 Б). Других сил такой сустав не передает и потому не ограничивает вращательных движений. Точно так же не может препятствовать качательным движениям лопатки и вентральный зубчатый мускул (как и ромбовидные). Получается, что благодаря своеобразию конструкции зубчатого мускула он уподоблен

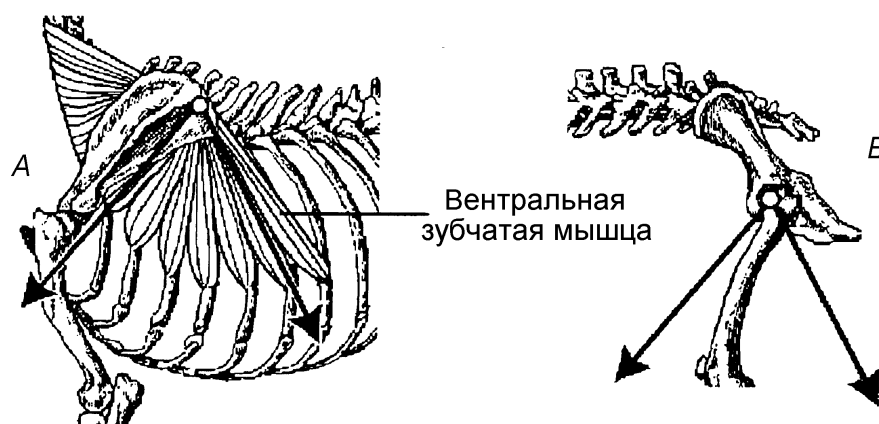


Рис. 102. Схема вентральной зубчатой мышцы млекопитающих (А) в сравнении с тазобедренным суставом (Б). Стрелками показаны силы, которые способны передавать эти образования

тазобедренному суставу, что углубило функциональную "подгонку" лопатки под образец бедра как проксимального звена Z-образной трехзвенной конечности (см. с. 00).

Мускулатура задней конечности

У хвостатых амфибий дифференцировка дорсальных мышц тазового пояса и бедра может быть передана простой схемой (рис. 103 А). От подвздошной кости идут две тонкие двухсуставные (т. е. длинные) мышцы: передняя из них, подвздошно-большеберцовый разгибатель (*m. extensor iliotibialis*), огибает коленный сустав и способна контролировать движения в нем, а задняя, подвздошно-малоберцовая (*m. iliofibularis*),



Рис. 103. Схема мускулатуры задней конечности хвостатой амфибии (А, вид сзади) и ящерицы (Б, вид снизу)

проходит от него сбоку и не имеет отношения к движениям в суставе. От пояса к бедренной кости под разным наклоном тянутся две короткие (односуставные) мышцы. Передняя из них, внутренняя лобково-седалищно-бедренная (*m. puboischiofemoralis internus*), идет от внутренней стороны вентральной пластинки таза, задняя, подвздошно-бедренная (*m. iliofemoralis*), — от подвздошной кости. Коленный сустав, в отличие от локтевого сустава передней конечности, не имеет размещенных на стилоподии (бедре) коротких разгибателей. Полагают, что одну из причин этого составляет помеха со стороны коротких мышц (особенно внутренней лобково-седалищно-бедренной), занимающих своим креплением поверхность бедренной кости.

Вентральная мускулатура тазового пояса и бедра значительно сложнее. От средней линии на поверхности таза идет двухсуставная поверхностная лобково-седалищно-большеберцовая мышца (*m. puboischiotibialis*), пересекаемая поперечным сухожильным промежутком. К этому промежутку сзади подходит хвостово-лобково-седалищно-большеберцовая мышца (*m. caudopuboischiotibialis*), дорсальнее которой лежит хвостово-бедренная мышца (*m. caudofemoralis*), идущая прямо к бедру. Вбок от седалищной кости отходит также захваченная упомянутым сухожильным промежутком седалищно-сгибательная мышца (*m. ischioflexorius*), достигающая подошвенного апоневроза (*aponeurosis plantaris*, точно соответствующего ладонному), который передает ее усилие на конечные фаланги пальцев. Это предельно многосуставная мышца, пересекающая все суставы конечности; в передней конечности такой нет.

Главная короткая мышца тазобедренного сустава, которая приводит бедро, — это наружная лобково-седалищно-бедренная мышца (*m. puboischiofemoralis externus*), которая лежит в глубине под рассмотренными выше.

Уникальная особенность хвостатых земноводных — присутствие короткого сгибателя коленного сустава (аналогичного плечевой мышце в передней конечности) — бедренно-малоберцовой мышцы (*m. femorofibularis*). В своеобразии мускулатуры коленного сустава хвостатых амфибий (дополнительные сгибатели при отсутствии коротких разгибателей) находит отражение особое использование ими задних конечностей при передвижении по суше. Если передние в полусогнутом виде поддерживают тело над грунтом, то почти выпрямленные задние как бы загребают, поддерживая тело и одновременно проталкивая его вперед. Легко поверить, что конечности при этом грозит опасность переразгибания в колене.

Дорсальная мускулатура голени и стопы устроена точно по той же схеме, что описана выше для предплечья и кисти. В проксимальном мускульном веере, начинающемся дорсально (спереди) на конце

бедренной кости, центральное положение занимает общий разгибатель пальцев, по бокам от него — разгибатели голени и стопы; среди них большеберцовый разгибатель голени (*m. extensor cruris tibialis*) – короткий разгибатель коленного сустава, который, таким образом, имеется, но расположен не на стилоподии, как в передней конечности, а на зейгоподии. Дистальный веер, как и в передней конечности, состоит из коротких разгибателей пальцев, но его глубокий медиальный луч — мощный отводящий мускул I пальца (супинатор).

Вентральная мускулатура голени и стопы обнаруживает существенные отличия от схемы, характерной для гомодинамного отдела передней конечности. Здесь от конца бедренной кости отходит только один мускул – первичный общий сгибатель (который, правда, начинается не только от стилоподия, как в передней конечности, но и от постаксиальной кости зейгоподия, т. е. от малой берцовой); боковые части вентрального веера – сгибатели голени и предплюсны – отсутствуют. На подошвенном апоневрозе, дистально подразделенном на пальцевые сухожилия, как уже указано, помимо этой мышцы и подходящих из глубины добавочных сгибателей, оканчивается также и седалищно-сгибательная. Возможно, боковые компоненты сгибательного веера на голени отсутствуют по той причине, что их материал израсходован на формирование дополнительных сгибателей, наиболее эффективных по отношению к коленному суставу — бедренно-малоберцовой (ее можно рассматривать как сместившийся проксимально *m. flexor cruris fibularis*) и седалищно-сгибательной мышц.

У бесхвостых амфибий сопоставимость дорсальных мышц таза и бедра с таковыми хвостатых ограничена из-за глубоких изменений характера локомоции и формы таза. Подвздошно-большеберцовый разгибатель существенно усилен и дифференцирован на три порции; начало двух, более мощных, приближено к тазобедренному суставу (одна из них начинается от его сумки), что уподобляет их коротким разгибателям коленного сустава (это разгибание — основа толчка при прыжке).

Вентральная мускулатура голени упрощена в связи со специализацией в прыжках и обусловленным ею определенным однообразием подвижности. Она состоит лишь из двух мышц — первичного общего сгибателя и глубокого пронатора, который в узкой (да к тому же образованной единственной костью) голени утратил исходно характерное для ротатора косое расположение.

У ящериц в дорсальной мускулатуре тазового пояса и бедра имеется мощный разгибательный комплекс; его конечное сухожилие огибает коленный сустав и снабжено коленной чашкой. Помимо архаичной длинной (двухсуставной) подвздошно-большеберцовой мышцы (*m. iliotibialis*) комплекс включает также длинную охватывающую мышцу (*m. ambiens*), которая идет от лобковой кости, а также особенно мощный

короткий компонент — бедренно-большеберцовую мышцу (*m. femorotibialis*).

Исходно вентральные мышцы тазового пояса и бедра (рис. 103 Б) вторично (в присущем филогенетической фразеологии смысле это значит не во второй раз, но позже) сместились на каудальную сторону бедра. В этом отразилось повышение роли горизонтально направленного толчка по сравнению с вертикальным усилием, направленным на поддержание веса. Сухожильная перемычка лобково-седалищно-большеберцовой мышцы у ящериц в трех местах прикрепилась к тазу, образовав две связки — лобково-седалищную (*lig. puboischiadicum*) и подвздошно-седалищную (*lig. ilioischiadicum*). От проксимального брюшка мышцы остались два маленьких мускула, а от дистального — отделились три головки внутреннего большеберцового сгибателя (*m. flexor tibialis internus*).

Седалищно-сгибательная мышца преобразовалась в наружный большеберцовый сгибатель (*m. flexor tibialis externus*), конечное сухожилие которого своей короткой ветвью дотянулось до большой берцовой кости, а длинную посылает к стопе в качестве сухожилия икроножной мышцы (см. ниже). Из двух хвостово-бедренных мышц длинная (*m. caudofemoralis longus*, гомолог хвостово-лобково-седалищно-большеберцовой) — главная мышца при толчке, занимающая много места в толще переднего отдела хвоста. Она крепится к проксимальному концу бедренной кости мощным сухожилием, которое посылает длинную ветвь к коленному мениску.

Из коротких вентральных мускулов тазобедренного сустава хорошо развит не только наружный лобково-седалищно-бедренный, но и более вентральный собственно аддуктор бедра (*m. adductor femoris*, действующий согласно названию).

В дорсальной мускулатуре голени и стопы из двух предковых разгибателей предплюсны исходную функцию сохраняет лишь медиальный, превратившийся в переднюю большеберцовую мышцу (*m. tibialis anterior, s. cranialis*), а латеральный распался на две части, из коих более крупная — длинная малоберцовая мышца (*m. peroneus longus*) — своим конечным сухожилием переходит на плантарную сторону, функционально присоединяясь к сгибателям. Как и вторая (короткая малоберцовая мышца, *m. peroneus brevis*), она участвует в обслуживании V пальца, противопоставленного остальным (для схватывания).

Среди вентральных мышц голени и стопы первичный общий сгибатель расщепился существенно иначе, чем в передней конечности, образовав три следующих компонента. Внутренняя (или медиальная) икроножная мышца (*m. gastrocnemius internus*) посылает волокна к длинному конечному сухожилию наружного большеберцового сгибателя (см. выше), которое крепится к основанию V пальца. Наружная (или латеральная) икроножная мышца (*m. gastrocnemius externus*) оканчивается

крупным мощным сухожилием на V плюсневой кости и образует подошвенный апоневроз, посылающий к пальцам волокна наружного слоя поверхностных коротких сгибателей. Наконец, длинный сгибатель пальцев (*m. flexor digitorum longus*) — самый глубокий компонент первичного общего сгибателя — глубоко расщеплен: в нем обособлена порция, обслуживающая V палец. Имеются червеобразные мышцы.

У птиц на строение мускулатуры (рис. 104) серьезно повлияли парасагиттальная ориентация конечности и хватательная адаптация стопы. Поскольку у них бедро направлено вперед, а не вбок, приводящие мышцы бедра утратили роль в сопротивлении силе тяжести, эта роль перешла к ретракторам бедра (т. е. к мышцам, тянущим его назад), одновременно выполняющим толчок вперед. Группа ретракторов — так называемых заднебедренных мышц — включает как первично дорсальные, так и первично вентральные компоненты. Это двуглавая мышца бедра, или подвздошно-малоберцовая (*m. biceps femoris, s. iliofibularis*), полусухожильная, или латеральный сгибатель голени (*m. semitendinosus, s. flexor cruris lateralis*), полуперепончатая, или медиальный сгибатель голени (*m. semimembranosus, s. flexor cruris medialis*) и аддуктор, приобретший новую ориентацию.

Из-за резкого отгиба шейки бедра внутрь его головка и, соответственно, тазобедренный сустав располагаются у птиц медиальнее главной парасагиттальной плоскости, в которой располагаются бедренная кость и упомянутые заднебедренные мышцы. Благодаря этому при

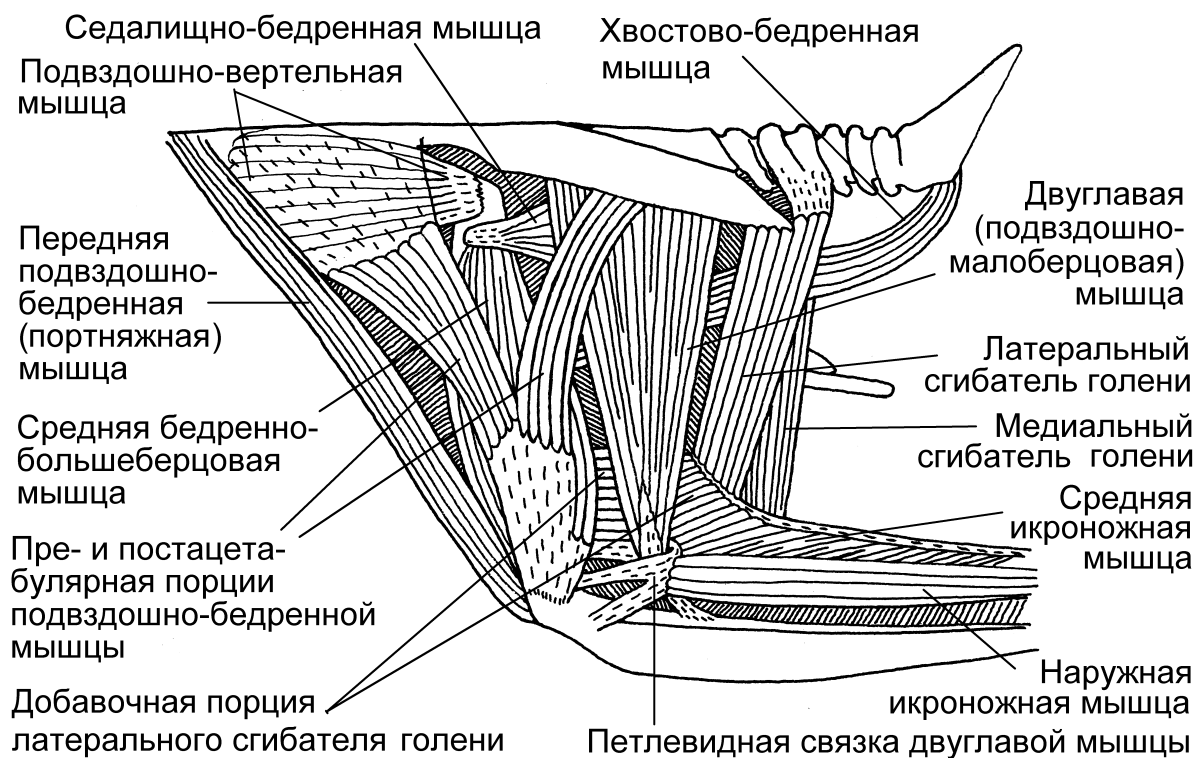


Рис. 104 . Мышцы тазового пояса и бедра птицы, вид слева (обобщенная схема)

стоянии на одной ноге или при толчке силы этих мышц производят полезный эффект в поперечной плоскости – они отводят конечность вбок относительно таза, тем самым удерживая таз от крена (определенного обвисания) под влиянием тяжести тела. Но выход сустава за пределы главной плоскости вызывает еще и вредный побочный эффект во фронтальной (горизонтальной) плоскости: проекция на эту плоскость сил заднебедренных мышц не попадает в головку бедра, проходит латеральнее и потому вызывает тенденцию ротации бедра (т. е. его вращения около длинной оси) в направлении супинации (передней стороной наружу). Для нейтрализации этого эффекта из исходной подвздошно-бедренной мышцы развиты мощные пронаторы — короткие подвздошно-вертельные мышцы (*mm. iliотrochanterici*).

Представляет интерес внутренняя запирающая мышца птиц (*m. obturator internus*); это не что иное, как защемленная между лобковой и седалищной костями в результате установления опистопубии наружная лобко седалищно-бедренная мышца.

Коленный сустав реально разгибают не все мышцы, отмеченные в этой роли для ящериц. Это расширенный в парасагиттальной плоскости подвздошно-большеберцовый мускул (он полезен также как абдуктор — против крена таза) и мощный бедренно-большеберцовый. Внутренняя порция последнего (*m. femorotibialis internus*) подходит к большой берцовой кости с медиальной стороны, минуя коленную чашку, и потому лишена способности разгибать коленный сустав, а стала пронатором голени. То же касается охватывающей мышцы (присущей лишь относительно примитивным птицам), длинное сухожилие которой поперечно пересекает коленный сустав по его передней (разгибательной) стороне и на латеральной стороне основания голени участвует в формировании начального сухожилия одной группы пальцевых сгибателей (видимо, это рудимент важной специализированной конструкции, развитой у предков).

Передний край подвздошно-большеберцовой мышцы утолщен и обособлен в виде так называемой портняжной мышцы (*m. sartorius, s. m. iliотibialis cranialis*).

В голени и стопе распадение первичного общего сгибателя завершилось у птиц образованием 7 мышц, 5 из которых дополнительно отщепились от икроножной мышцы рептильных предков. Четко обособленная икроножная мышца обычно состоит из трех порций. Из них средняя начинается от подколенной области бедра, но у многих птиц включает конечное сухожилие латерального сгибателя голени (или полусухожильной мышцы); подходя к икроножной мышце под большим углом, сгибатель вытягивает из нее плоский пучок волокон, который считается его добавочной порцией. Внутренняя икроножная мышца обошла окончание заднебедренных мышц с медиальной стороны, получив

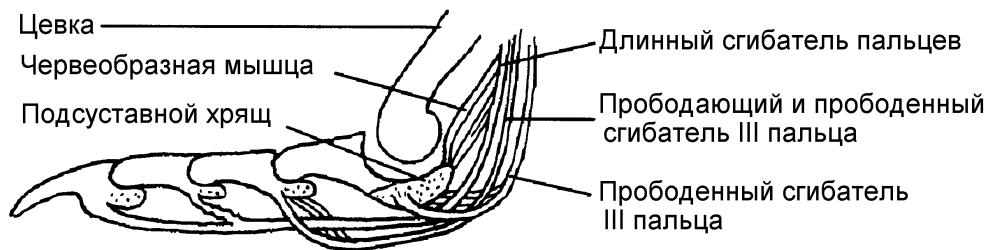


Рис. 105. Схема сгибательных сухожилий в III пальце ноги у голубя (*Columba livia*)

область начала на тибиотарзусе, а наружная икроножная аналогичным образом перескочила в латеральном направлении через окончание подвздошно-малоберцовой (двуглавой) мышцы, при этом сформировалась петлевидная связка, притягивающая к коленному суставу ее конечное сухожилие.

Особые мышцы (всего 5) посылают к проксимальным и средним фалангам передних пальцев сухожилия (рис. 105), образующие на концах вилочки (прободенные сухожилия) и возникшие из поверхностных коротких сгибателей пальцев. Это прободенные сгибатели (*mm. flexores perforati*; 3 мышцы) и так называемые прободающие и прободенные (*mm. flexores perforantes et perforati*; 2 мышцы). Полностью обособлены два длинных сгибателя: для передних пальцев (II—IV) — *m. flexor digitorum longus* — и для I пальца — *m. flexor hallucis longus*. Обычно имеются два червеобразных мускула.

Длинный малоберцовый мускул (*m. peroneus longus*) полностью настроен на сгибание: короткая ветвь его конечного сухожилия оканчивается вместе с икроножным комплексом, а длинная вливается в

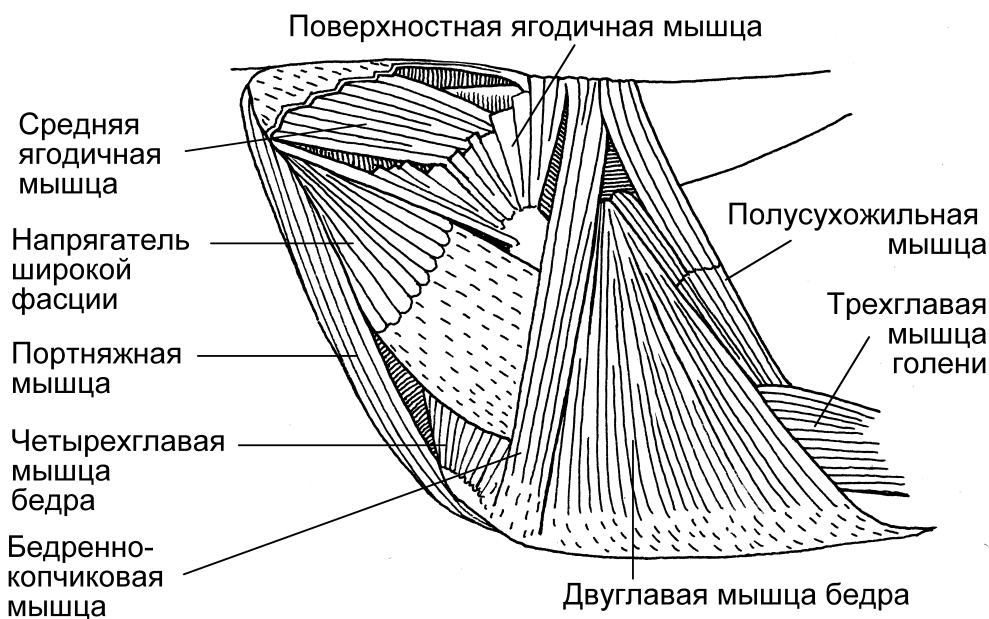


Рис. 106. Мышцы тазового пояса и бедра млекопитающего, вид слева (обобщенная схема)

сухожилие прободенного сгибателя III пальца (рис. 105).

У млекопитающих в силу присущей им парасагиттальной ориентации конечности в мускулатуре тазового пояса и бедра (рис. 106) отмечается некоторый параллелизм с птицами, но их длительная независимая эволюция очень сильно затуманила гомологию мышц.

Благодаря медиальному отгибу шейки бедра усилие заднебедренных мышц, как и у птиц, порождает попутный отводящий (абдукционный) эффект, предотвращающий крен таза, но попутно вызывающий супинацию бедра, которая нейтрализуется производными подвздошно-бедренной мышцы — средней и глубокой ягодичными (*m. gluteus medius*, *m. gl. profundus*). У млекопитающих развит мощный разгибатель коленного сустава — четырехглавая мышца бедра (*m. quadriceps femoris*), соответствующая бедренно-большеберцовой мышце зауропсид.

Полусухожильная мышца (*m. semitendinosus*) млекопитающих с сухожильным промежутком и началом одной порции от передних хвостовых позвонков считается гомологом лобково-седалищно-большеберцовой мышцы хвостатых амфибий с вклинивающимся сзади мускульным пучком от хвоста.

Латеральные поверхностные мышцы, по-видимому, производные от подвздошно-большеберцовой, как правило, не достигают коленной чашки, что мы наблюдаем у птиц, а "оседают" на бедренной кости. Это напрягатель широкой фасции (*m. tensor fasciae latae*), поверхностная ягодичная (*m. gluteus superficialis*) и бедренно-копчиковая (*m. femorococcygeus*) мышцы. Таково же происхождение портняжной мышцы (*m. sartorius*), которая может отсутствовать (например, у крысы и других грызунов); в то же время у некоторых млекопитающих (копытные, беличьи среди грызунов) есть основания считать эту мышцу гомологом охватывающей (*m. ambiens*).

Окончание длинных заднебедренных мышц у млекопитающих обычно сильно растянуто вдоль голени. Это повышает эффективность их сгибательного действия на коленный сустав и тем самым — горизонтальную силу толчка, которую может производить конечность. Значение такой силы особенно существенно из-за того, что центр масс располагается далеко впереди от задних конечностей.

Первично дорсальные мышцы — протракторы бедра (что значит — тянущие его вперед), производные от внутреннего лобково-седалищно-бедренного мускула (рис. 107), вынесли свое место отхождения с внутренней поверхности вентральной пластинки таза на наружную сторону лобковой кости, как гребешковая мышца (*m. pectineus*), на подвздошную кость, как одноименная ей мышца (*m. iliacus*) и даже на поясничные позвонки, как большая поясничная мышца (*m. psoas major*). Наиболее медиальный мышечный пучок в этой группе может утрачивать связь с конечностью и соединять поясничные позвонки с лобковой

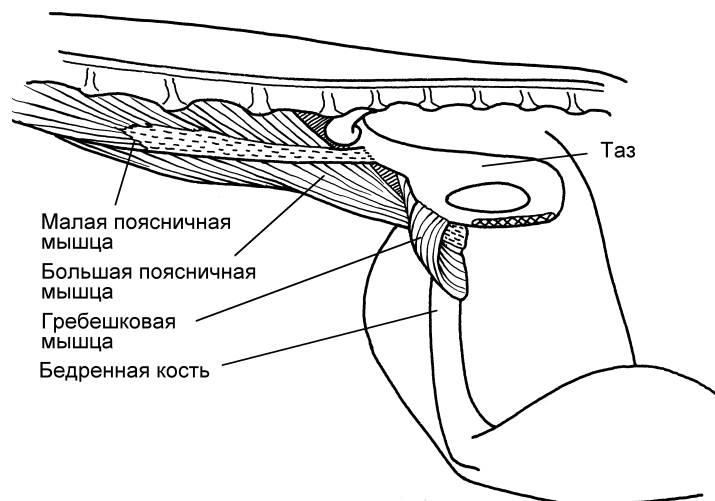


Рис. 107. Производные внутренней лобково-седалищно-бедренной мышцы у млекопитающих (сагиттальный распил задней части туловища американской норки *Mustela vison*, вид с медиальной стороны)

костью, функционируя в качестве осевой мышцы, сгибателя позвоночника — это малая поясничная мышца (*m. psoas minor*).

В мускулатуре голени и стопы (рис. 108) икроножные мышцы (наружная и внутренняя — *m. gastrocnemius externus*, *m. g. internus*) объединены с пяточной мышцей (*m. soleus*, идентичной им по происхождению, но называемой иначе чисто традиционно) в трехглавую мышцу голени (*m. triceps surae*). Икроножные мышцы

начинаются от подколенной области бедренной кости, вклиниваясь между заднебедренными мышцами. Это мощный сгибатель голеностопного сустава, оканчивающийся на длинном рычаге — пяточной кости. Малоберцовые мышцы в сгибании этого сустава не участвуют.

Длинная подошвенная мышца (*m. plantaris longus*) посылает сухожилие вместе с икроножными к месту их окончания на пяточном бугре. Оно огибает бугор, переходит на подошву и здесь дает начало так называемым коротким подошвенным мышцам (*mm. plantares breves*; фактически это поверхностные короткие сгибатели наружного слоя — *mm. flexores breves superficiales*), которые крепятся прободенными сухожилиями ко вторым фалангам II—V пальцев.

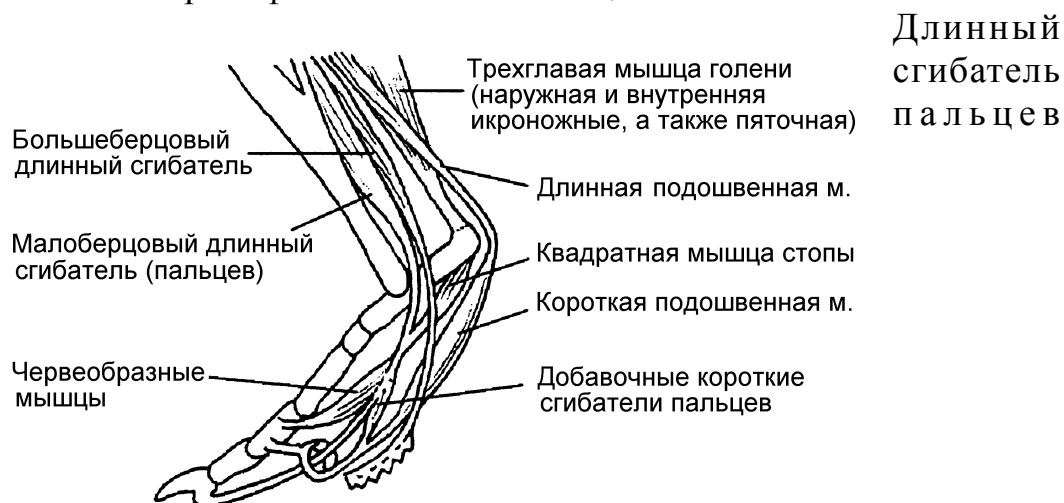


Рис. 108. Схема мускулатуры дистального отдела задней конечности серой крысы (*Rattus norvegicus*)

расщеплен на два — малоберцовый (*m. flexor fibularis*, латеральный) и большеберцовый (*m. flexor tibialis*, медиальный). Разделение функций между ними у разных зверей неодинаково. Но один или оба образуют общую для четырех пальцев сухожильную пластинку, от которой начинаются производные поверхностных коротких сгибателей двух категорий. Червеобразные мышцы (*mm. lumbricales*, всего 4 мышцы) уходят в глубину, располагаясь по одному с медиальной стороны II—V пальцев, и оканчиваются на их средних фалангах. Добавочные короткие сгибатели пальцев (*mm. flexores digitorum breves accessorii*, всего 2 мышцы) тянутся в направлении плантарной поверхности стопы и крепятся к упомянутым выше прободенным сухожилиям.

Висцеральная мускулатура

У акулы в составе типичного (жаберного) бранхиомера обнаруживаются поверхностные констрикторы (сжиматели) — дорсальный (*m. constrictor superficialis dorsalis*) и вентральный (*m. c. s. ventralis*), а также аддукторы (*mm. adductores*), уменьшающие углы между члениками дуг, и междужные мускулы (*mm. interarcuales*), соединяющие фаринго-элементы соседних дуг.

Мышцы челюстной дуги включают три компонента. Во-первых, это ее дорсальный констриктор, именуемый поднимателем небноквадратного хряща (*m. levator palatoquadrate*), который фактически участвует в его подвеске. Затем это гипертрофированный аддуктор в виде приводящего мускула нижней челюсти (*m. adductor mandibulae*) со сложной внутренней организацией (перистостью). Наконец, это вентральный констриктор, который слит с таковым подъязычной дуги (в так называемый вентральный гиомандибулярный констриктор, *m. constrictor hyomandibularis ventralis*) и соединяет тонким поперечным пластом волокон половинки нижней челюсти. Дорсальный констриктор подъязычной дуги (*m. constrictor hyoideus dorsalis*) хорошо развит и занимает обширную поверхность, но не дифференцирован.

Трапециевидный мускул (*m. trapezius*) соединяет у акулы лопаточный отдел плечевого пояса с фасцией, покрывающей эпаксиальную мускулатуру над жаберным аппаратом.

У костистых рыб дорсальный констриктор челюстной дуги дифференцирован для обслуживания движений суспензориума (комплекса первичной верхней челюсти, гиомандибуляре и симплектикума), качающегося в поперечном направлении. При этом так называемый подниматель небной дуги (*m. levator arcus palatini*), расположенный вертикально латеральнее гиомандибуляре, отводит суспензориум вбок, а аддуктор небной дуги (*m. adductor arcus palatini*), проходящий горизонтально позади и ниже глаза, приближает суспензориум к средней

линии, сужая ротоглоточную полость.

Дорсальный констриктор подъязычной дуги в связи с появлением жаберной крышки дифференцировался на два мускула: отводящий жаберную крышку (дилататор, *m. dilatator operculi*) и ее подниматель (*m. levator operculi*). Кроме того, имеется аддуктор (*m. adductor operculi*), подходящий к крышке изнутри, от черепной коробки. У многих костистых развита трапецевидная мышца.

У хвостатых амфибий аддуктор нижней челюсти дифференцирован на несколько порций, которые принято различать по их расположению относительно нижнечелюстной ветви тройничного (V) нерва. Снаружи от нее располагается наружный аддуктор (*m. adductor mandibulae externus*), позади и в глубине — маленький задний аддуктор (*m. add. md. posterior*), а медиальнее нерва — внутренний аддуктор (*m. add. md. internus*).

Рудимент дорсального констриктора подстилает глаз очень тонким мускульным гамачком. Вентральный констриктор подразделен на передний и задний межчелюстные мускулы (соответственно *m. intermandibularis anterior* и *m. int. posterior*; первый из них выражен только у личинок).

Дорсальным констриктором подъязычной дуги образован мускул депрессор (опускатель) нижней челюсти (*m. depressor mandibulae*), а вентральным — межгиоидный мускул (*m. interhyoideus*), нисходящий от церато-элементов подъязычной и первой жаберной дуг.

Из мускулатуры жаберных дуг у аксолотля выделяются мышцы, осуществляющие движения наружных жабер для лучшего омывания их водой — подниматели и опускатели каждой из трех, а также мышцы, выполняющие поперечные движения стенок глотки. Самый крупный из них, так называемый наружный рожково-подъязычный мускул (*m. ceratohyoideus*), проходит наискось между церато-элементами подъязычной и I жаберной дуг, соединяя основание первого с концом второго, который он отводит вбок (другие жаберные дуги следуют этому движению благодаря мышечным и скелетным связям между ними). Сужение глотки осуществляется поперечно ориентированными мышцами, в частности, косым поддужным мускулом (*m. subarcualis obliquus*), проходящим от урогиале (каудального продолжения копулы) ко II и III церато-элементам, которые он приводит медиально.

У червяг гипертрофированный *m. interhyoideus* оканчивается на вершине длинного ретроартикулярного отростка нижней челюсти и при сокращении тянет его вниз, приводя челюсть с большой механической выгодой.

У бесхвостых амфибий в мускулатуре челюстной дуги подниматель глазного яблока (*m. levator bulbi*), производный дорсального констриктора, затягивает дно глазницы своего рода гамачком; он хорошо различим макроскопически, принимает участие в вертикальных перемещениях

глаза. Порции наружного аддуктора нижней челюсти расположены здесь примерно как у хвостатых амфибий, но из-за иного прохождения тройничного нерва иначе интерпретируются: большая часть массы считается относящейся к заднему аддуктору. У лягушек усиленно развит передний межчелюстной мускул (возможно, эффективно влияющий на внутренние деформации нижней челюсти при зажимании ноздрей и выбрасывании языка).

Мышцы подъязычной дуги здесь те же, что и у хвостатых амфибий. Взрослые лягушки не способны к активному расширению глотки в поперечном направлении, подъязычный аппарат выполняет у них лишь вертикальные движения.

У ящериц производные дорсального констриктора челюстной дуги включают помимо двухслойного поднимателя глаза (в котором слой поперечных волокон опускает нижнее веко) две мышцы, связанные с кинетичностью черепа и вызывающие движение протракции. Это протрактор крыловидной кости (*m. protractor pterygoidei*) и ее подниматель (*m. levator pterygoidei*). В аддукторной мускулатуре наружный аддуктор очень сильно усложнен (сложно-перист), как и крыловидный мускул (*m. pterygoideus*, часть внутреннего аддуктора), который не встречается у амфибий. Он начинается от костей первичной верхней челюсти (крыловидной и поперечной), соответственно располагаясь под глазом. Вентральный констриктор представлен одним межчелюстным мускулом.

Мышцы подъязычной дуги в принципе те же, что и у лягушки, но межгиоидный мускул распространяется назад, на шею, охватывая ее тонким манжетом, в связи с чем здесь он назван сжимателем шеи (*m. constrictor colli*). Из мышц жаберных дуг у ящериц представлена жаберно-челюстная мышца (*m. branchiomandibularis*), соединяющая задний рожок подъязычного аппарата (остаток I жаберной дуги) с вентральным краем нижней челюсти.

У птиц из производных дорсального констриктора челюстной дуги, перечисленных выше для ящериц, отсутствует подниматель крыловидной кости. Протрактор крыловидной кости подразделен на собственно протрактор крыловидной кости и протрактор квадратной кости (*m. protractor quadrati*). Подниматель глаза окончательно расслоен на напрягатель периорбиты (прочной перепонки под глазом) и опускающий нижнего века. По строению аддукторных мышц птицы близки к ящерицам. Межчелюстная мышца, производная вентрального констриктора, называется у птиц подъязычно-челюстной мышцей (*m. mylohyoideus*).

Среди мышц подъязычной дуги депрессор нижней челюсти у птиц вполне типичен. Межгиоидный мускул, начинающийся от заднего участка нижней челюсти и нередко также от основания черепа, подразделен на

поверхностный слой и глубокий, связанный со скелетом подъязычного аппарата. Сжиматель шеи распространен назад от головы, занимая значительную часть поверхности шеи. Из мышц жаберных дуг, как и у ящериц, имеется лишь жаберно-челюстная мышца.

У млекопитающих в связи с акинетичностью черепа полностью редуцированы производные дорсального констриктора челюстной дуги, а в связи с переходом каудального отдела нижней челюсти в среднее ухо та же судьба постигла и некоторые аддукторные мышцы. Имеются 4 аддукторные мышцы. Массетер, или большая жевательная мышца (*m. masseter*), необычно сильно вынесен вперед — он соединяет скуловую, а нередко и верхнечелюстную кости с зубной костью, что не встречается у других современных четвероногих. Височный мускул (*m. temporalis*), который, как и массетер, возник из наружного аддуктора, соединяет дорсолатеральную поверхность черепной коробки с выступающим далеко вверх венечным отростком зубной кости, проходя весьма наклонно, под значительным углом к направлению массетера. Это расширяет возможности взаимодействия двух упомянутых мышц и позволяет им эффективно приводить нижнюю челюсть при умеренной нагрузке на челюстной сустав (см. с. 00, рис. 52). Имеются у млекопитающих и относительно небольшие крыловидные мускулы (*mm. pterygoidei*).

Вентральный констриктор челюстной дуги образует сильный мускул в дне ротовой полости — так называемый подъязычно-челюстной (*m. mylohyoideus*), а также продольную порцию — переднее брюшко двубрюшной мышцы.

Производный дорсального констриктора подъязычной дуги — депрессор нижней челюсти — утратил способность опускать ее и редуцировался вследствие перехода заднего отдела нижней челюсти в среднее ухо. Из вентрального констриктора этой дуги выделилась порция, образовавшая заднее брюшко двубрюшной мышцы (*m. digastricus*). Последняя открывает рот «рыбьим» способом — оттягивая назад область симфиза нижней челюсти, а не поднимая ее задний угол, как это делает депрессор у остальных тетрапод. Таким образом, двубрюшная мышца сформировалась из компонентов двух бранхиомеров — челюстного и подъязычного — в качестве замены депрессору нижней челюсти, принципиально бесполезному в сложившейся у млекопитающих ситуации.

Остальная часть вентрального констриктора подъязычной дуги, соответствующая межгиоидной мышце анамний и сжимателю шеи амниот, у млекопитающих чрезвычайно расширена и богато дифференцирована, образуя несколько слоев на шее и сложнейшую систему мимических мышц. Естественно, что все они иннервируются VII нервом, в связи с чем он и назван лицевым (первоначально у человека).

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Вначале приведем краткие сведения об эмбриональном развитии пищеварительной системы. У амфибий, яйца которых содержат среднее количество желтка – мезолецитальны, – развитие пищеварительной системы происходит по простейшей схеме: на месте бластопора образуется клоака. Перед прорывом вторичного рта на переднем конце зародыша образуется вдавление — стомодеум. После прорыва стомодеум формирует переднюю, эктодермальную часть кишечной трубки. У обладателей полилецитальных яиц и у млекопитающих (как бы в порядке «реминисценции» от обладавших запасом желтка предков) полость первичной кишки первоначально неотделима от желточного мешка и лишь постепенно отшнуровывается от него (рис. 109). Бластопор рано закрывается, и клоака или анальное отверстие прорывается потом заново — аналогично вторичному рту, с образованием эктодермального впячивания — проктодеума, который потом формирует заднюю часть клоаки (или прямой кишки – у большинства млекопитающих).

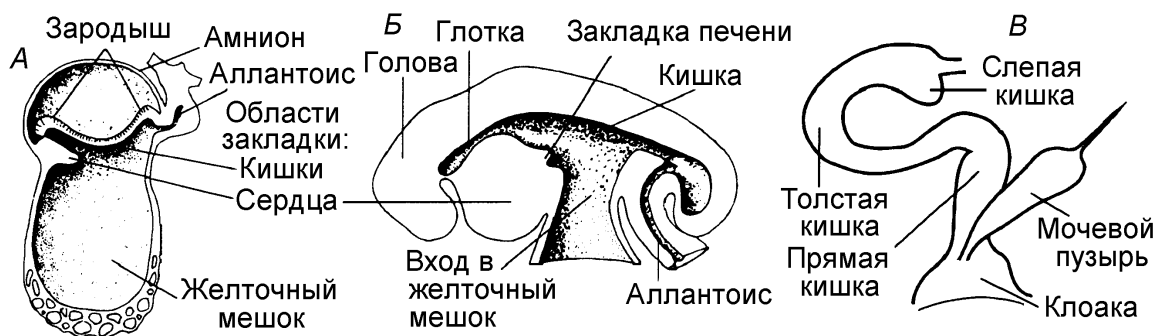


Рис. 109. Детали морфологии пищеварительной системы: *A, B* — Схемы последовательных стадий развития кишечной трубки в эмбриогенезе человека (сагиттальные разрезы; из Ромера и Парсонса); *B* — отделы задней кишки у ящерицы

Постепенно формируются дивертикулы (слепые выросты) первичного кишечника — закладки щитовидной железы (на месте эндостилия), легких, печени, поджелудочной железы и аллантаиса. Вход в желточный мешок (у млекопитающих желтка нет с самого начала) в конце концов зажимается, но может оставаться его рудимент (у человека при подвздошной кишке — так называемый меккелев дивертикул).

Существуют разные подходы к подразделению пищеварительного тракта на отделы. Согласно более простой схеме, ближе соответствующей положению у первичноводных позвоночных, различают головную кишку (ротовая полость и глотка) и туловищную кишку (остальная часть). Более сложная схема включает переднюю, среднюю и заднюю кишку. Передняя кишка — это ротовая полость, глотка, пищевод и желудок (ее задняя граница — пилорический сфинктер или отверстие желчного протока, если

нет сфинктера). В состав средней кишки входят отделы тонкой кишки — двенадцатиперстная, тощая и подвздошная (прежде сюда же относили и слепую кишку). Задняя кишка, по современным представлениям, отграничена от средней кишки подвздошно-слепым (илео-цекальным) клапаном, т.е. включает слепую, толстую и прямую кишку. У хрящевых и примитивных костных рыб это в основном толстая кишка со спиральным клапаном (называемая также "спиральной кишкой").

Ротовая полость

Губы играют существенную роль у круглоротых и млекопитающих. У большинства же групп позвоночных они малы и не имеют активной подвижности, а у обладателей клюва (черепахи, птицы, однопроходные млекопитающие) — отсутствуют вовсе.

У млекопитающих губы ограничивают особую полость — преддверие рта. У некоторых оно образует объемистые задние дивертикулы — защечные мешки.

Слюнные железы у рыб — в основном одноклеточные (за редкими исключениями). У тетрапод — многоклеточные, развиваются в связи с наземным образом жизни — для приклеивания добычи (на язык), для облегчения проглатывания, в помощь перевариванию. У амфибий они выделяют практически только слизистый секрет, у рептилий — также и белковый, у многих змей и одного рода ящериц некоторые слюнные железы превратились в ядовитые. Яд многих змей содержит весьма активные протеолитические ферменты, поэтому его доза, вносимая при укусе в тело жертвы, эффективно способствует перевариванию, что немаловажно в условиях полной неспособности змей к какой-либо механической обработке добычи. У млекопитающих, высоко адаптированных к обработке корма в ротовой полости, слюнные железы крупны и производительны, но из пищеварительных ферментов в слюне отмечена только амилаза (ращлагающая крахмал). Ферменты обнаружены также в слюне многих птиц и даже некоторых амфибий.

В ротовой полости встречаются твердые эпидермальные образования. В частности, это роговые зубцы предротовой воронки и языка круглоротых, покровы языка птиц и млекопитающих, наконец, параллельные пластинки усатых китов ("китовый ус"), как полагают, представляющие собой результат ороговения покровов на небных валиках.

Зубы

Прежде всего, интересен вопрос о происхождении зубов. Для них характерно чрезвычайно близкое сходство с плакоидной чешуей акулосых рыб, т.е. наиболее примитивных современных челюстноротых; это дает основание именно ее считать прототипом зубов позвоночных. В действительности у костных рыб и тетрапод они, по-видимому, возникли

независимо, так как плакоидная чешуя известна для акул только с перми, а снабженные зубами костные рыбы просто старше: кистеперые встречаются с нижнего девона, а древнейшие из лучеперых — со среднего девона.

Входящие в состав зубов твердые материалы в основном те же, что известны для плакоидной чешуи, они так же образованы комбинацией минерального компонента (т. е. гидроксиапатита, $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6((\text{OH})_2)$) и органического, в основном, коллагеновых (шарпеевых) волокон и отростков клеток-одонтобластов. Частные особенности конкретных материалов различимы на микрошлифах.

а. Вазодентин отличается предельной сложностью внутренней структуры. Это результат постепенного наступления твердого вещества на пульпу с оконтуриванием ее сосудов — вплоть до замуровывания одонтобластов (действительно аналогия кости).

б. Плицидентин — складчатый дентин. Он образует тонкий слой, собранный многочисленными и глубокими продольными складками, что, вероятно, способствует прочности и сильно увеличивает «фронт» работы одонтобластов. Зуб построен в виде узкого плиссированного шатра, встречается у кистеперых рыб, лабиринтодентов (лабиринт виден на поперечном шлифе или изломе зуба), ихтиозавров и ящериц-варанов.

в. Материал, промежуточный между костью и дентином, прикрепляет зубы к челюстям у амфибий и рептилий (кроме крокодилов).

г. Цемент — это характерная для крокодилов и млекопитающих бедная клетками кость. Она покрывает дентин корней и связана с костными стенками альвеол радиально ориентированными шарпеевыми волокнами. Таково особое эластичное крепление зуба у текодонтных амниот. Кроме того, у млекопитающих цемент нередко откладывается и в коронке — между бугорками.

Развитие и смена зубов

В эмбриональном развитии зубов (рис. 110) эпидермис играет ту же индуцирующую и формирующую роль, что и при развитии плакоидной

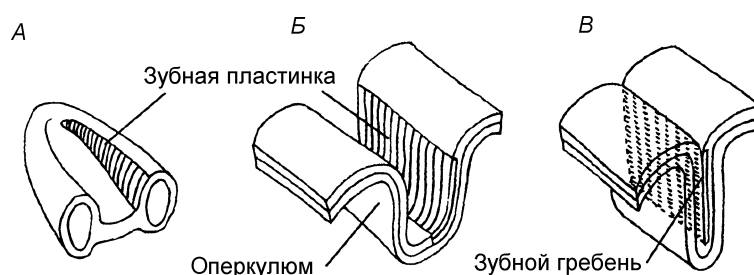


Рис. 110. Эмбриональные источники зубов. *A* — схема переднего отрезка нижней челюсти рыбы; вид вполоборота сзади, сверху и сбоку; *B, V* — аналогичным образом схематизированные этапы формирования зубного гребня

чешуи, образуя эмалевый орган. Продуцирующий зубы участок кожи — это зубная пластинка, которая прилегает с медиальной стороны к костям верхней и нижней челюсти. У костных рыб она остается открытой, а у остальных — как бы погружается в глубину (подвергается инвагинации), поскольку оказывается прикрыта изнутри складкой кожи, так называемым оперкулумом. После этого зубная пластинка именуется зубным гребнем.

Для рыб, амфибий и рептилий характерна полифиодонтия, т. е. множественность поколений зубов, их неограниченная сменяемость в течение жизни животного. В системе замещения зубов обнаруживаются

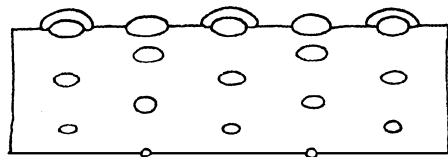


Рис. 111. Схема зубной пластинки при полифиодонтии (по Лумису из Эдмунда)

интригующие детали. Для перечисленных групп позвоночных характерна картина зубной пластинки с рассеянными по ней в определенном порядке зачатками зубов (рис. 111). На ней заметно чередование четных и нечетных серий зубов. Посвятивший изучению этого вопроса несколько десятилетий Л. Больк пришел к заключению, что существуют два разных

набора зубов (два ряда зубов, одонтостиха - odontostichos), поочередно вступающих в работу и раздельно закладывающихся — один на свободном (т.е. глубоком, в случае нижней челюсти — вентральном) краю зубной пластинки (эндостихозные зубы), а другой — несколько выше, отступя от него (экзостихозные зубы).

Позже изучение более полных онтогенетических рядов показало, что все зубы закладываются на свободном краю, а потом ползут вверх. Кроме того, выяснилось, что в длинных челюстях зубы в пределах каждой серии (четной или нечетной) не сменяются синхронно, а формируют так

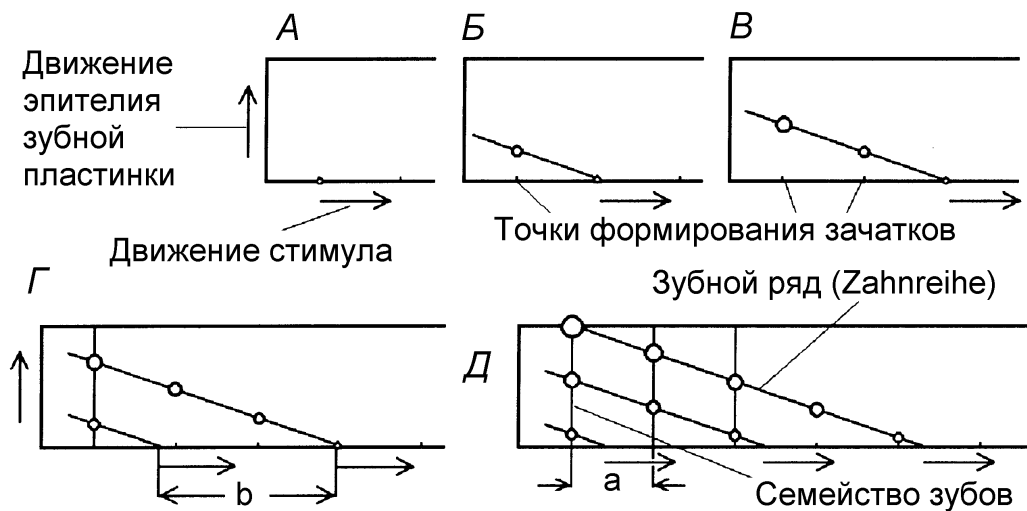


Рис. 112. Динамика зубной пластинки при полифиодонтии, согласно модели Эдмунда (нижняя челюсть); А—Д — последовательные стадии развития (передний конец слева)

называемую «волну замещения»; такие волны часто идут сзади вперед, захватывая 9 зубов.

В динамике протекающих здесь морфогенетических процессов разобрался А. Эдмунд (1960), что позволило ему предложить для объяснения наблюдаемой картины модель формирования зубной пластинки (рис. 112). Он постулировал существование в ее пределах двух векторов движения. Прежде всего, вся зубная пластинка непрерывно ползет вверх с постоянной скоростью в результате размножения клеток на свободном краю (для нижней челюсти – вентральном), в определенных точках которого периодически возникают новые зачатки зубов. Они постепенно растут, переносимые движущейся зубной пластинкой к свободному краю челюсти, здесь прирастают к элементам скелета и в течение некоторого времени выполняют свою ответственную роль, после чего сбрасываются, вытесняемые более молодым зубом. Этот набор зачатков, развивающихся из одной точки, называется семейством зубов.

Второй вектор движения, предусмотренный моделью А. Эдмунда, – это прохождение некоего стимула с небольшой скоростью спереди назад вдоль свободного края зубной пластинки, определяющее момент закладки каждого зуба. В результате однократного пробегания стимула получается зубной ряд, косой из-за непрерывного движения всей пластинки, которая успевает сместить вверх впередилежащие, более старшие зачатки. Для обозначения этого ряда используют немецкое слово «зубной ряд» — Zahnreihe. Как показал упомянутый автор, геометрия рисунка зубной пластинки, включая существование четных и нечетных серий зубов, определяется соотношением двух простых параметров. Во-первых, это дистанция между семействами зубов (a), которая в рамках обсуждаемой модели постоянная на всем протяжении челюсти, во-вторых, расстояние между последовательно проходящими стимулами (b ; т.е. расстояние между соседними (косыми) зубными рядами, измеренное строго по горизонтали). В частности, если $b = 2,5a$, то получаются широко известные волны замещения протяженностью в 9 зубов, идущие сзади вперед; при $b = 2a$ будет простое чередование четных и нечетных серий без волн, а если b меньше, чем $2a$, то волны идут спереди назад, как это обнаружено, например, у ихтиозавров.

J.W. Osborn (1971), детально изучивший развитие озубления у эмбрионов живородящей ящерицы, усомнился в реальности постулированных Эдмундом и использованных в его модели условий формирования зубной пластинки, прежде всего, постоянных дистанций между точками формирования зубных зачатков на свободном краю пластинки. Вместе с тем, оригинальные наблюдения позволили ему построить другую модель (рис. 113), в основу которой легли несколько гипотез. Одна из них касается индуцирующего воздействия на эктордерму зубной пластинки со стороны мигрирующих в зачаток челюсти клеток

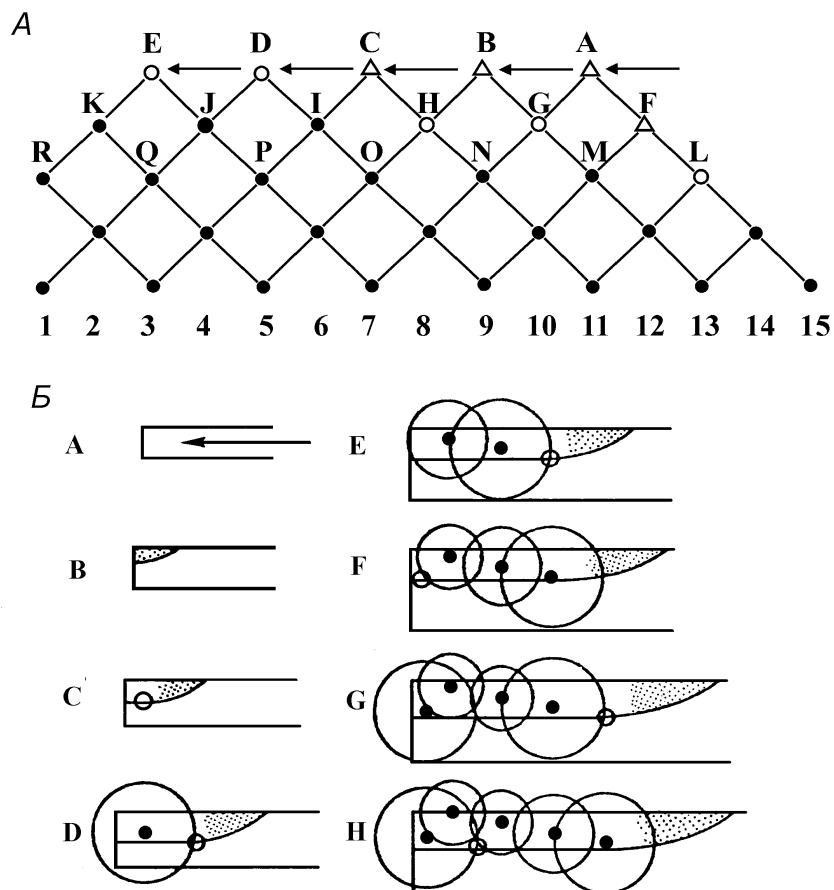


Рис. 113. Модель динамики зубной пластинки при полифиодонтии, предложенная Осборном (1971), на двух конкретных примерах (нижняя челюсть, симфиз – слева). *А* – живородящая ящерица *Lacerta vivipara*; стрелками показано начальное внедрение эктомезенхимы, светлыми треугольниками – ложные зачатки зубов, светлыми кружками – неполноценные зубы, темными кружками – функционирующие зубы. Буквы соответствуют реальной последовательности появления зачатков, цифрами обозначены позиции дефинитивных зубов. *Б* – развитие озубления крокодила (по описанию Вёдермана, 1919). Стрелкой показано внедрение клеток эктомезенхимы, навстречу которой спереди назад нарастает зубная пластинка. Точками заштрихована ее вершина (правый конец) еще не достигшая компетентности – чувствительности к специфическому стимулу формирования зубных зачатков. Маленькими кружками показаны зачатки зубов на разных стадиях развития, крупными кружками – зоны ингибции ввокруг каждого зачатка, которые становятся относительно меньше в результате роста челюсти и смещаются вверх благодаря пролиферации клеток на вентральном краю пластинки

эктомезенхимы (производных нервного гребня, формирующих одонтобласты). Другая гипотеза говорит о постепенном процессе созревания зубной пластинки, достигающей в итоге компетентности, т. е. чувствительности к этой индукции. Наконец, Осборн предполагает, что молодой зачаток зуба выделяет некий химический агент и с его помощью ингибирует (тормозит) в небольшой области сферической формы образование новых зачатков, чем задается их равномерное распределение по площади.

В итоге, согласно модели Осборна, деятельность зубной пластинки начинается после прибытия мигрирующих клеток эктомезенхимы и достижения эктодермой зубной пластинки компетентности с последовательного формирования единичных зубных зачатков, отделенных друг от друга сферическими ингибиторными зонами. При сдвигании зачатков вверх (если речь идет о нижней челюсти) их ингибиторные зоны освобождают на свободном краю зубной пластинки треугольные участки, и здесь возникают новые зачатки зубов – точно против промежутков между предыдущими. Возникли два зубных ряда с альтернативным (чередующимся) расположением зубов. В соответствии с этим старая концепция дистихии (двухрядности) – взаимного противопоставления двух одонтостихов, наборов четных и нечетных зубов – должна рассматриваться как базальная особенность зубной пластинки, а не просто один из ее атрибутов.

Поскольку самый первый ряд формируется последовательно (начиная с переднего или заднего конца челюсти, в зависимости от сроков миграции эктомезенхимы и наступления компетентности эктодермы зубной пластинки) и зубы в нем разновозрастны, обычно он ориентирован косо (старшие зубы выше). Последующие одонтостихи повторяют этот наклон, закрепляя в пределах каждого асинхронность смены зубов, известную как волны замещения.

Для млекопитающих в связи с адаптацией к обработке пищи в ротовой полости характерны гетеродонтность и окклюзия (смыкание), т. е. постоянные отношения между взаимно противопоставленными и взаимодействующими наборами зубов (озублениями) обеих челюстей. Стабилизация этих отношений в эволюции повлекла за собой отказ от полифиодонтии; как правило, постоянному набору зубов предшествует лишь один временный (молочный) набор, необходимый из-за относительно раннего перехода детеныша на самостоятельное питание, когда размеры его челюстей еще очень малы.

В результате сложилась дифиодонтия — двухсменная зубная система, примером которой может служить система замещения зубов у человека. В рамках модели Эдмунда она представлена двумя Zahnreihen (рис. 114 А). Первые 5 зубов первого Zahnreihe образуют молочную смену, а остальные

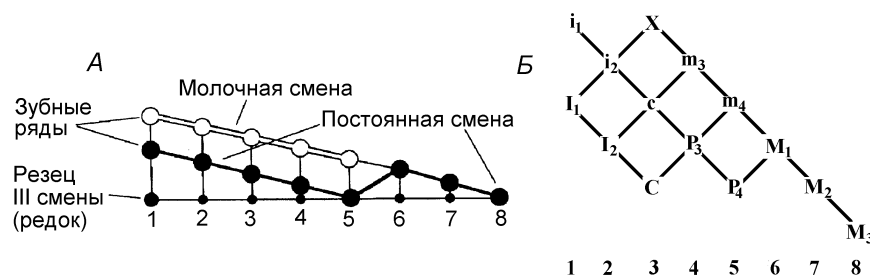


Рис. 114. Схема озубления нижней челюсти человека: А – по Эдмунду, Б – по Осборну; объяснения см. в тексте

3 его зуба (коренные) вместе со вторым зубным рядом (5 зубов) дают постоянную смену. Иногда встречается резец из 3-го зубного ряда. Осборн в рамках предварительной интерпретации средствами своей модели зубной системы млекопитающих находит у человека представительство шести одонтоствихов (рис. 114 Б): 1) первый молочный резец (i_1), 2) молочные зубы – второй резец (i_2) и первый предкоренной (p_1), 3) первый постоянный резец (I_1), молочные клык (c) и второй предкоренной (p_2), 4) постоянные зубы – второй резец (I_2), первый предкоренной (P_1) и первый коренной (M_1), 5) постоянные клык (C), второй предкоренной (P_2) и второй коренной (M_2), 6) третий коренной зуб (M_3).

В некоторых случаях у млекопитающих проявляется тенденция к монофиодонтии (односменности зубов). Так, моляры — единственные представители своих семейств. Вовсе не сменяются зубы с открытым корнем (например, резцы грызунов). У сумчатых представлена одна смена (видимо, молочная), за исключением одного премоляра, возможно, относящегося к постоянной генерации. У ластоногих, грызунов и многих рукокрылых угнетается молочная генерация (к ней принадлежат лишь моляры).

Помимо описанной выше вертикальной смены зубов известна "горизонтальная" смена (в пределах одного зубного ряда модели Эдмунда). Она характерна для слонов (6 зубов) и ламантина (20 зубов). Задний зуб перемещается вперед на смену выпадающему изношенному. При этом перемещаются альвеолы — за счет разрушения одной стенки клетками-остеокластами и откладки костной ткани на противоположной стенке (остеобластами). Для детенышей млекопитающих обычно «переползание» вперед вдоль альвеолярного края нижней челюсти, где окостенение запаздывает и развита обширная траншея, заполненная плотной соединительной тканью и зачатками зубов постоянной смены. Поскольку покровная зубная кость нарастает только с поверхности, и длина ее несущей зубы ветви прибавляется лишь на переднем конце, в области симфиза, уже выросшие зубы могут занять вновь добавленный отрезок только в результате упомянутого перемещения.

Располагаться зубы потенциально могут по всей ротоглоточной полости, но чаще зоны их размещения четко дифференцированы. Например, у костистых рыб беззуба верхнечелюстная кость, у многих бесхвостых амфибий вообще нет зубов на челюстях, но они есть на сошнике. У змей, практически утративших предчелюстную кость, зубы имеются на небной и крыловидной костях. Беззубые позвоночные обычно имеют эмбриональные закладки. Исключение — птицы, а из млекопитающих — беззубые муравьеды.

Для млекопитающих характерна гетеродонтная зубная система. В частности, она проявляется в том, что поверхности сложных коренных зубов верхней и нижней челюстей определенным образом сопряжены

(благодаря окклюзии), в чем состоит эффективная адаптация к обработке корма.

Особый интерес представляет процесс образования сложных щечных зубов (моляров и премоляров). Одну из гипотез на этот счет выдвинули американские палеонтологи Э. Копа и Г. Осборн. Это так называемая тритуберкулярная теория, опирающаяся на конкретный палеонтологический материал. Она реконструирует параллельно протекавшие процессы усложнения зубов и формирования окклюзии.

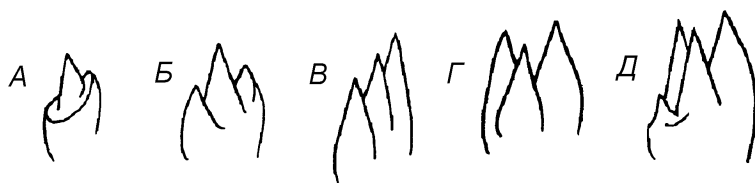


Рис. 115. Стадии эволюции сложных щечных зубов млекопитающих, согласно тритуберкулярной теории Копа-Осборна

На первом этапе произошло усложнение и укрупнение зубов с сохранением исходной внешней картины — одного ряда острых конусов при чередующемся

расположении верхних и нижних. Результат — так называемые трикодонтные зубы (рис. 115 А—В). Далее система зубцов поперечно расширилась, осуществился переход к двухрядности за счет сдвигания внутрь среднего зубца в верхней челюсти и крайних зубцов в нижней, тогда как крайние зубцы в верхней челюсти и средние в нижней сместились наружу. В результате возникла тритуберкулярная форма (рис. 115 Г), которая еще встречается у некоторых современных сумчатых, насекомоядных и полуобезьян. Следующий этап — расширение основания коронки (паояска) с образованием так называемой пятки и бугорка на ней, что привело к появлению квадритуберкулярной формы (рис. 115 Д).

У растительноядных млекопитающих возникает адаптация к обработке грубого корма, вызывающей интенсивный процесс износа коронки. В этих условиях коронка должна удовлетворять определенным требованиям. Во-первых, она должна быть высокой, дабы иметь запас в расчете на износ; во-вторых, поскольку в этих случаях именно процесс износа формирует рабочую поверхность зуба, участвующую в окклюзии, она должна иметь неоднородную внутреннюю структуру, чтобы при снашивании образовался рельеф с гребнями (терка). Поэтому специализированные перетирающие зубы оказываются высокими, как, например, задние (щечные) зубы копытных или у хомяковых среди грызунов. Такие зубы называют гипсодонтными (или гипселодонтными), в отличие от брахиодонтных зубов, обладающих низкой коронкой (рис. 116). Совмещение требований к форме коронки гипсодонтного зуба, сопряженных как с особенностями его морфогенеза, так и с направлением

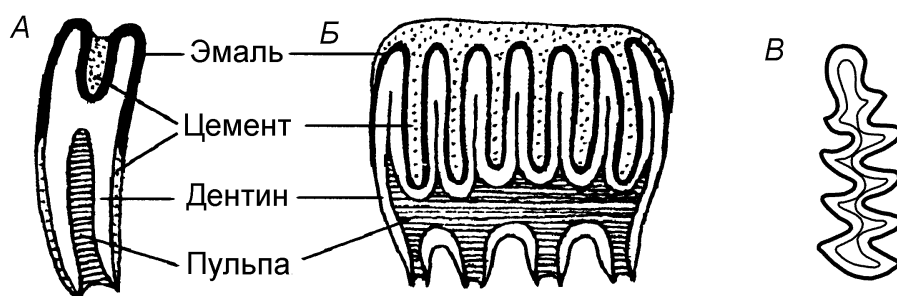


Рис. 116. Гипсодонтные зубы. *A* — схема; *B* — зуб слона; *B* – коренной зуб полевки в плане

гребней терки и перетирающих движений челюстей, создает комбинацию ограничительных условий, позволяющих говорить об адаптивном эффекте данной формы. Например, на поперечном разрезе призматического зуба полевки (рис. 116 *B*) видно, что гребни эмали ориентированы не строго поперечно, зато промежутки между призматическими выступами широки, что создает хорошие условия питания как для одонтобластов, формирующих дентиновый слой стенки, так и для амелобластов, откладывающих эмаль. А, например, у слона (рис. 116 *B*) гребни параллельны и поперечно ориентированы, но щели между уплощенными бугорками узки и не дают необходимых предпосылок для длительного кровоснабжения эмалевого органа. К тому же упомянутые щели заняты цементом, укрепляющим тонкие бугорки против обламывания. В результате высота коронки, как и срок ее работы до полного стирания, ограничены. Гипертрофия высокой коронки оттягивает момент образование корня, который может вообще не образоваться, как, например, в коренных зубах серых полевок (*Microtus*). Это зубы с открытым корнем, рассчитанные фактически на бесконечно длительный рост. Таковы же резцы грызунов.

Язык

У круглоротых язык коренным образом отличается от рыбьего — это первично мускулистый орган, тогда как у рыб он образован покрытыми кожей вентральными концами висцеральных дуг (начиная с подъязычной) и копулой, но не содержит мышц.

Язык миноги, втягиваясь, способствует присасыванию или же скоблит роговыми зубцами ткани жертвы. При движении языка вперед, когда присасывающий эффект исчезает, минога фиксируется на жертве зубцами предротовой воронки. У миксин вооруженный загнутыми назад зубцами и раздвоенный на конце язык захватывает ткани жертвы и продольным движением втягивает их внутрь зева, при обратном движении языка корм удерживается зубцами ротовой полости (рис. 117).

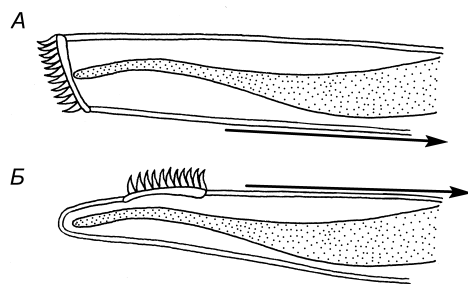


Рис. 117. Движения зубной пластинки языка миксины: *А* – зубная пластинка выдвинута для захвата порции мякоти добычи; *Б* – зубная пластинка втягивается в рот, транспортируя фрагменты добычи; стрелками показано направление активных движений

У рыб язык участвует в продвижении добычи к пищеводу, хотя главным средством управления кормовыми объектами остается движение воды за счет активного изменения объема ротоглоточной и оперкулярной полостей.

У амфибий язык важен для манипуляции с кормом в пределах и, главное, вне ротовой полости, поскольку его движениями на воздухе уже нельзя управлять путем изменений объема полостей. Язык развивается впереди от базигиале в дне ротовой полости как участок покровов, на котором оканчиваются пучки подъязычных мышц и образуются железистые поля. У хвостатых язык связан с подъязычным

аппаратом, а у бесхвостых независим от него, что полностью освобождает подъязычный аппарат для обслуживания гулярного дыхания. Язык лягушек представляет собой мешочек с мышечными стенками, прикрепленный к нижней челюсти в области симфиза и наполняемый лимфой. Его выбрасывание осуществляется благодаря впрыскиванию лимфы и сокращению волокон передней стенки (*m. genioglossus*), а втягивание – за счет сокращения *m. hyoglossus*.

У рептилий подъязычный аппарат вовлечен только в обслуживание языка, образован остатками подъязычной и первой жаберной дуг. Собственно язык включает непарное новообразование из хряща (*entoglossum*) и, как правило, также остатки гиоидов (он поворачивается относительно подъязычного аппарата). У хамелеонов мясистый собственно язык с многочисленными железами, способный несколько "обхватывать" пищевой объект, выстреливает в направлении добычи благодаря особому механизму. Длинное и полое (трубчатое) основание языка, снабженное кольцевыми мускульными волокнами, перед "выстрелом" собрано в гармошку на гладком коническом шипе, образованном копулой подъязычного аппарата. При сокращении кольцевых мышц оно с большим ускорением соскальзывает с этого шипа.

У птиц копьевидный язык способен прижимать мелкую добычу к небу (у большинства неогнат, в понимании Пайкрафта, 1900) даже при широко разинутом клюве, так как подвешен мышцами в области челюстного сустава за рожки подъязычного аппарата. У дятлов рожки чрезвычайно сильно вытянуты в длину (как и одевающие их чулком жаберно-челюстные мышцы), что позволяет высовывать тонкий язык за пределы клюва на дистанцию до 10 см.

У млекопитающих крупный, подвижный и изменчивый по форме язык

достигает совершенства благодаря своей чисто мышечной природе; его внутренняя мускулатура доминирует по массе над внешней. Мускульные волокна первой пересекаются, проходя в направлении всех трех осей, поэтому невозможна их абсолютно плотная упаковка. Свободное от волокон пространство занято соединительной и жировой тканью. Такой язык обеспечивает сосание молока и манипулирование с кормом при его пережевывании.

Подъязычный мешок

Он имеется у представителей разных групп птиц (люрик из чистиковых, грач, кедровка, краснокрылый чечевичник из воробьиных и др.), располагается перед языком, используется для накопления корма, опорожняется при помощи круто подворачивающегося в него языка.

Продолжение передней кишки ***Общее строение кишечной трубки***

Стенка кишечника состоит из трех главных слоев – слизистой, подслизистой и мышечной оболочек.

Внутренний слой — слизистая оболочка (*tunica mucosa*). Она покрыта преимущественно однослойным (в пищеводе и прямой кишке – многослойным) эпителием, часть клеток которого специализирована как железистые или всасывающие. В области тонкой кишки всасывающие клетки расположены на ворсинках. Делясь в глубоких щелях между ними (так называемых криптах), всасывающие клетки ползут по каждой ворсинке до вершины, где отпадают и гибнут. Каждая клетка живет и функционирует 3 дня. В большом количестве представлены трубчатые железы, выделяющие кишечный сок с пищеварительными ферментами. Соединительнотканый слой, подстилающий эпителий, может иметь немногочисленные гладкие мускульные волокна.

Подслизистая оболочка (*tunica submucosa*) — слой соединительной ткани с многочисленными сосудами и нервами.

Мышечная оболочка (*tunica muscularis*) включает много нервных волокон и два слоя гладких мускульных волокон. Внутренний слой образован кольцевыми волокнами, а наружный — продольными, которые, таким образом, не попадают в область повышенного давления. Мышечная оболочка особенно сильна в области желудка.

Пищевод

У ранних позвоночных (микрофагов, как бесчелюстные) желудок не был развит, пищеварение осуществлялось только в последующих отделах кишечной трубки, т.е. позади впадения желчного протока, а более ростральный ее участок был организован просто и может считаться

пищеводом. У миног он дополнительно удлинён вследствие превращения глотки личинки (пескоройки) в дыхательную трубку взрослой особи; передний отрезок пищевода при этом дополнительно отрастает, перенося начало с заднего конца глотки к её переднему концу.

Нет желудка также у хищных, двоякодышащих и некоторых костистых рыб (например, у карповых). Возможно, в нём нет необходимости при равномерном поступлении по пищеводу пищи после хорошей механической обработки, на которую способны эти рыбы (карповые — благодаря мощным нижним глоточным зубам, расположенным на *ceratobranchiale 5*). У них пищевод также тянется до уровня отверстия желчного протока. У рыб, обладающих желудком, пищевод короткий, поскольку невелика длина отрезка от заднего края глотки до переднего конца брюшной полости.

У амфибий пищевод более вытянут вследствие редукции глотки, у всех тетрапод он начинается относительно краниальнее, чем у рыб, у рептилий он ещё длиннее благодаря образованию шеи.

У птиц пищевод особенно сильно вытянут (длинная шея), у некоторых образует четкое локальное расширение — зоб (характерен не для всех, но для куриных, голубей, гоацина и некоторых других). У голубей его стенки способны отделять переполненные запасными веществами клетки, образующие специфическое "молочко" — искусственный корм для птенцов.

У гоацина несоразмерно крупный зоб существенно оттеснил назад главные летательные мышцы и киль грудины. Он дважды круто перегнут таким образом подразделен на три последовательные камеры и служит в качестве ферментатора для сбраживания клетчатки (это единственный вид птиц, специализированный в её усвоении с помощью симбиотических микроорганизмов).

У млекопитающих пищевод дополнительно удлинён благодаря четкому ограничению вмещающей лёгкие плевральной полости диафрагмой, которая оттеснила желудок дальше назад. Пищевод млекопитающих отличается от последующих отделов присутствием поперечнополосатой мускулатуры, распространившейся сюда из стенок глотки. Изнутри пищевод выстлан многослойным эпителием.

Желудок

У рыб желудок первоначально появился, по-видимому, не как пищеварительный отдел, а как вместилище для временного хранения избыточного запаса корма. Такой избыток возникал у хищников, потребителей относительно труднодоступного и непостоянного корма — хищников. Первоначально сформировались такие особенности желудка, как мускульные стенки, мускульный сфинктер, регулировавший

поступление запаса в кишку, обкладочные железы в слизистой оболочке, выделяющие соляную кислоту в качестве консерванта. Позже возникла способность к ферментативной обработке этого запаса по некой своеобразной «технологии», принципиально иной, чем в кишке.

Желудок рыб обычно изогнут коленом. Его нисходящий участок — кардиум, восходящий — пилорус. Промежуточная зона изгиба — фундус (что значит — дно), в котором расположены главные пищеварительные железы (вырабатывающие пепсин и соляную кислоту) и который нередко вытянут в виде слепого мешка.

У амфибий и рептилий желудок имеет вид плавно изогнутой трубки, расположенной довольно круто по отношению к продольной оси тела. У птиц (и в меньшей степени у крокодилов) пилорический отдел желудка увеличен и усилен, благодаря чему приобрел способность к механической обработке пищи (обычно — при помощи камешков-гастролитов).

У млекопитающих форма желудка совмещает архаические черты (изогнутой трубки) со специфической расширенностью, придающей ему сердцевидную форму. В кардиальной области нередко распространен ороговевший эпителий пищеводного происхождения.

У жвачных перед истинным желудком (так называемым сычугом, abomasus) располагается расширение пищевода, существенно превосходящее его емкостью, внешними размерами и сложностью. В нем грубый растительный корм накапливается и затем инкубируется с симбиотическими бактериями и инфузориями. Эти микроорганизмы сбрасывают клетчатку, делая ее доступной для усвоения высшими животными, не имеющими собственного фермента амилазы, да и сами входят в их рацион, превращая новые отделы желудка в своего рода «огород». Первый отдел, рубец (rumen), самый вместительный, непосредственно образует бродильную емкость – ферментатор, реактор. Следующий отдел — сетка (reticulum) — отжимает порции перебродившей массы перед отрыгиванием в ротовую полость для пережевывания (формирует жвачку). Третий отдел, книжка (omasum, или psalterium), принимает после пережевывания жидкую кашу, которая стекает по особому каналу пищевода, отгороженному двумя сомкнувшимися продольными складками (как и молоко у телят) и потому не попадает в рубец. Процеженная между листками (тонкими широкими складками) книжки масса попадает в сычуг для дальнейшего переваривания уже собственными ферментами животного. У потребляющих грубые растительные корма грызунов (полевок, хомяков, песчанок) имеющая пищеводное происхождение бродильная камера в желудке размещена в виде слепого мешка слева от входа, т. е. в стороне от главного потока. Это позволяет зверькам инкубировать в ферментаторе порции грубого растительного корма, не прерывая поиска и потребления более эффективных, но редких кормов (что невозможно для жвачных).

Средняя кишка

Границы средней кишки у водных позвоночных принимают в различных вариантах — включая область распространения спирального клапана («спиральную кишку») или же только впереди, без нее. Вторая точка зрения (защищаемая, в частности, А.Ромером) основана на том, что в сравнительном ряду от акул до низших лучеперых рыб (осетровые, панцирная щука), отражающем постепенное повышение условного уровня организации этих животных, спиральная кишка сохраняет свою близость к клоаке, но все сильнее отдалается от желудка вклинивающейся между ними тонкой кишкой.

Для тонкой кишки характерно пищеварение в щелочной среде и в присутствии желчи. Пищеварительные ферменты выделяются мелкими железами стенок кишки и поджелудочной железой, проток (или протоки) которой впадают поблизости от желчного протока (или совместно с ним). Кроме того, важнейшая функция тонкого кишечника — всасывание относительно простых веществ из химуса в кровь или передача жира (всасывание глицерина и жирных кислот в клетки однослойного эпителия, синтез в них жиров и выведение их капельками в лимфу, которая от этого превращается в белую эмульсию — «молочный сок»).

Поверхность этого эпителия увеличена за счет сложного рельефа — специфических ворсинок. Кроме того, тонкий кишечник часто бывает очень длинным, и тогда он уложен сложными петлями (особенно у птиц и млекопитающих), сохраняющими связь со спинной стенкой брюшной полости по средней линии через брыжейку.

У акуловых рыб тонкий кишечник чрезвычайно короток, так что его длина сопоставима с толщиной, у австралийской двоякодышащей рыбы (эпицератода) он практически отсутствует.

Тонкий кишечник усиленно развит у костистых рыб и четвероногих. У первых в переднем его отделе, вблизи желудка, образуются дивертикулы (пилорические выросты), иногда очень многочисленные (до 900). В них попадает химус, и там происходят бактериальные процессы.

Задняя кишка

У рыб главным компонентом задней кишки (согласно мнению А. Ромера) — утолщенная кишка со спиральным клапаном внутри («спиральная кишка»), которая образует относительно большую всасывательную поверхность и в этом смысле равноценна тонкой кишке большой длины. Ее вытеснение тонким кишечником у костистых рыб и тетрапод, по-видимому, вызвано преимуществами последнего в смысле большей подвижности, управляемости содержимого, эффективности кольцевой мускулатуры при перистальтике; понятно, что щелевидные

пространства между витками спирального клапана не могут быть аналогичным образом управляемы при помощи мускулатуры.

Спиральный клапан — складка, прикрепленная к внутренней поверхности кишки по спиральной линии. Обычно она отклонена назад, по ходу кишки, и расширена, так что ее витки имеют вид конусов. Иногда складка отклонена так сильно, что образует уже не конусы, а цилиндрический рулет, а ее контакт со стенкой кишки в одном случае укорочен коротким отрезком (у акулы *Sarcharias*).

Современные тетраподы лишены спирального клапана. У амфибий задняя кишка четко отделена от средней, резко расширена, но очень коротка (особенно у лягушки). Задняя кишка рептилий (ящериц и черепах) удлинена и изогнута (см. рис. 109 В), что позволяет подразделять ее на слепую кишку, толстую и прямую. У птиц участки задней кишки, соответствующие толстой и прямой, укорочены и упрощены, вероятно, вторично, под влиянием характерных для летающих существ требований облегчения тела. Слепые кишки — парные, иногда сильно удлинены (например, у куриных), их значение непонятно. Возможно в их содержимом проходят какие-то бактериальные процессы, но только не сбраживание клетчатки, как иногда допускали.

В толстой кишке млекопитающих происходит бактериальное пищеварение и медленное осмотическое удаление воды из жидкого содержимого тонкой кишки (химуса). Прямая кишка осуществляет выбрасывание экскрементов за счет энергичного укорочения (благодаря сокращению продольных мускульных волокон). У многих растительноядных экскременты мелки, аккуратно гранулированы (грызуны, зайцеобразные, мелкие копытные), и прямая кишка не нужна. Слепая кишка — «загрузочный бункер» для толстой кишки как высушивающего конвейера. Кроме того, это «питомник» симбиотической микрофлоры. Огромная слепая кишка зайцеобразных образует бродильный резервуар для грубых клетчатковых кормов. Поскольку он располагается в кишечнике позади главного пищеварительного отдела — тонкой кишки, — для усвоения продуктов этого ферментатора они должны быть пущены «по второму кругу», т.е. необходима копрофагия (поедание экскрементов). Соответствующие экскременты — особые, из содержимого слепой кишки — выделяются во время отдыха. В какой-то степени аналогичная копрофагия (облигатная или факультативная) развита у многих грызунов, потребляющих грубые растительные корма.

Печень

В печени можно видеть редкий пример органа, для которого макроскопическая морфология практически несущественна, важны объем и микроскопическое строение. Печень состоит, главным образом, из

клеток энтодермы (за исключением сосудов). Развивается поначалу, как железа, но в дефинитивном состоянии важнее не секреторная, а метаболическая ее деятельность.

В желчи полезны для переваривания жиров желчные кислоты. Печень преобразует вещества, приходящие от кишечника по воротной вене, осуществляет, в частности, детоксикацию крови, запасает питательные вещества: у человека главным образом сахар (в виде гликогена), а, скажем, у акул — жир. Печень связывает аммиак в виде мочевины или мочевой кислоты, обезвреживая его. Обезвреживает она и гемоглобин из распадающихся старых эритроцитов, превращая его в билирубин.

Печеночная паренхима образует микроскопические дольки в виде шестигранных призм, плотно упакованные наподобие многослойных пчелиных сот. Разветвления печеночной артерии, воротной вены и желчных путей закономерным образом расположены по границам этих долек, а веточки печеночной вены занимают в каждой из них центральное положение.

Желчь оттекает по печеночному протоку, от которого ответвляется слепой пузырьный проток, оканчивающийся желчным пузырем (у круглоротых, а также многих птиц и зверей он отсутствует). Дистальнее этого ответвления продолжение канала называется желчным протоком.

Поджелудочную железу можно рассматривать как результат конденсации, кишечных желез. Она необходима для быстрого насыщения вновь поступившей из желудка в двенадцатиперстную кишку порции химуса и запуска в ней специфических процессов пищеварения. Поджелудочная железа развивается как скопление железистых клеток, у миноги — в стенке кишки в окрестностях устья желчного протока. У многих костных рыб (у осетровых, тресковых из костистых рыб и т. д.) она встроена в печень, в таком случае говорят о едином органе — *heratorpancreas*. Поджелудочная железа выделяет несколько пищеварительных ферментов и проферменты, включает эндокринные островки.

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Органы дыхания водных позвоночных.

Жаберный аппарат

Основные черты организации жаберного аппарата вполне различимы уже у ланцетника. Глотка — передний отдел кишечной трубки, пронизанный жаберными щелями, ведущими обыкновенно во внешнюю среду. Но у ланцетника нет жабер, т. е. специализированных богато васкуляризованных (кровоснабжаемых) органов, образованных рядами жаберных лепестков. Эти лепестки представлены у первично-водных позвоночных — бесчелюстных и рыб. Согласно классическим представлениям, восходящим к А.Н. Северцову, жабры сформированы у них за счет разных зародышевых листков, встречающихся между собой на ранней стадии онтогенеза при прорыве жаберной щели: у агнат — из энтодермы, у рыб — из эктодермы. С тех пор отношение к этому представлению изменилось, А. Ромер полагает, что оно справедливо лишь отчасти. Как оказалось, надежно подтвердить его очень трудно, поскольку маркеров границы между сомкнувшимися листками не обнаружено.

Бесчелюстные

Жаберный аппарат миноги открывается на поверхности тела 7 парами наружных жаберных отверстий, которые ведут в жаберные мешки, соединенные внутренними жаберными отверстиями с дыхательной трубкой. Последняя слепо оканчивается позади и представляет собой производное глотки, «отгородившейся» от продолжения кишечной трубки (представленной в этой области пищеводом). Это произошло из-за опасности смешения двух жидких сред в глотке — воды и жидкой пищи (крови рыб). Всасыванию воды из дыхательной трубки в ротовую полость при кормежке препятствует парус (velum) — двустворчатый клапан в переднем конце дыхательной трубки, пассивно захлопывающийся даже при слабом движении воды сзади вперед.

Стенки жаберного мешка покрыты изнутри лепестками 1-го порядка (рис. 118) в виде невысоких складок, проходящих как бы по меридианам от наружного отверстия к внутреннему. На обеих поверхностях каждой складки (ближе к свободному краю) сидят бесчисленные маленькие лепестки 2-го порядка, ориентированные в целом поперек первых. Между основаниями соседних лепестков 1-го порядка остается свободный краевой канал жаберного мешка, над которым лепестки 2-го порядка почти смыкаются.

Механизм дыхания миноги выглядит следующим образом. Благодаря особой системе клапанов при наружном жаберном отверстии через него

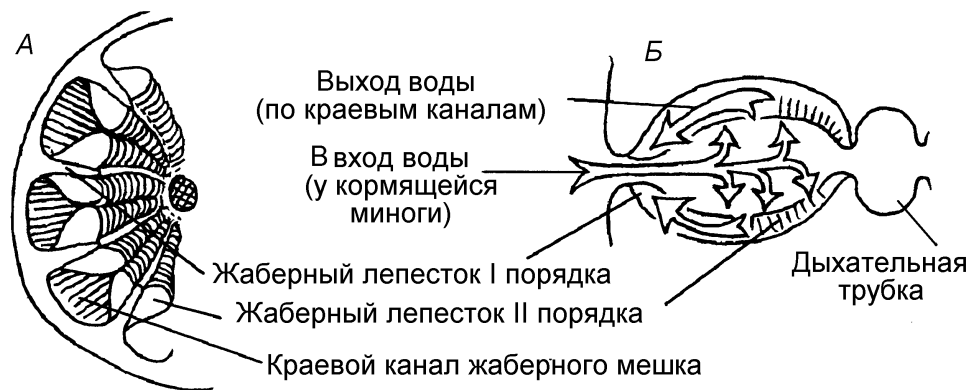


Рис. 118. Дыхательная система миноги: *А* — схема строения жаберного мешка (на парасагитальном разрезе тела миноги); *Б* — схема омывания жаберного мешка (на поперечном разрезе тела)

выходит вода только из краевых каналов, в которые она попадает из центральной полости мешка, проходя по узким щелям между лепестками 2-го порядка. Таким образом, в мешке реализуется однонаправленное процеживание воды сквозь образованный лепестками фильтр, обеспечивающее интенсивное и однонаправленное омывание лепестков. Эта однонаправленность существенна, поскольку позволяет использовать противоточную систему газообмена между водой и кровью (какая описана ниже для костистых рыб). Движение воды стимулируется изменениями объема окружающей мешки «корзинки» висцерального скелета, которая сжимается кольцевыми мышцами-констрикторами и упруго расширяется после их расслабления (жаберные дуги не расчленены). При свободном плавании миног вода входит через рот в дыхательную трубку, а затем в мешки и наружу; у присосавшейся особи она входит через наружные отверстия.

У миксин жаберные мешки соединены с поверхностью тела вытянутыми и наклонными (а у многих – объединяющимися) каналами, благодаря чему наружные отверстия мешков сильно сдвинуты назад. Поскольку миксины питаются, в основном, падалью и способны выгрызть в ней ходы, куда погружают передний конец тела, этот сдвиг может показаться адаптацией, защищающей жаберные мешки от перекрытия наружных отверстий стенками хода. Однако едва ли миксина может набирать воду через эти отверстия, поскольку лишена какого-либо жаберного скелета. Она имеет перед глоткой систему подвижных мускулистых лопастей, так называемый велярный аппарат, который вероятно позволяет ей активно прогонять (по принципу вентилятора) через жаберные мешки воду, входящую спереди в преназальный синус (см. рис. 000). Но во время кормежки миксины скорее всего не дышат, и смещенная назад позиция жаберных отверстий может быть полезна только в смысле защиты дыхательной системы от засорения.

Челюстноротые

У рыб имеются жабры, каждая из которых образована двумя сериями параллельных длинных жаберных лепестков по сторонам жаберной перегородки (или дуги, если нет перегородки) — полужабрами.

Среди хрящевых рыб у пластиножаберных (акул и скатов) имеются широкие жаберные перегородки, образованные плоской «гребенкой» сидящих на жаберной дуге хрящевых жаберных лучей, которая снабжена тонким мускульным пластом и с обеих сторон покрыта кожей. Каждая перегородка своим краем прикрывает следующую жабру. У относительно примитивных акул очень велика вертикальная длина жаберных щелей, соответственно, жаберные перегородки не связаны между собой, их можно отгибать вперед, листая, как страницы. Наиболее яркий пример – плащеносная акула (*Chlamydoselachus anguineus*), где перегородки образуют подобие пелерины. У катрана и большинства других акул

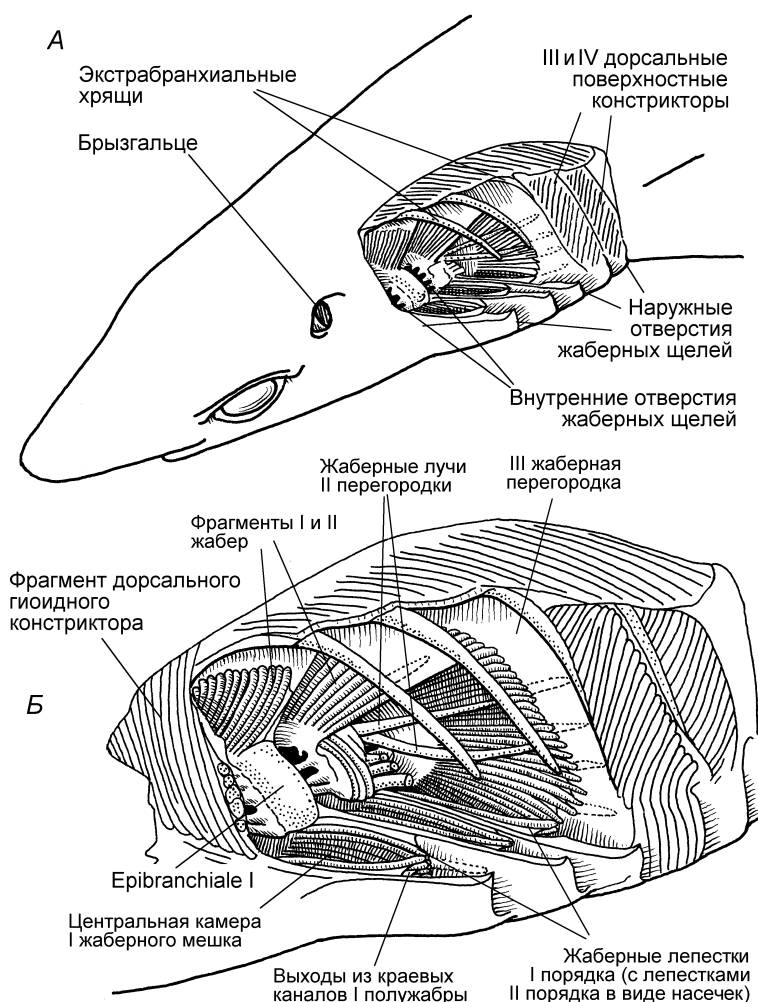


Рис. 119. Жаберный аппарат колючей акулы (*Squalus acanthias*); вскрыты I–III жаберные мешки путем частичного удаления наружной стенки (образованной гиоидным и жаберными дорсальными констрикторами), а также I и II жаберных перегородок; А – обзорная картина, Б – детали строения жабер и мешков

боковую поверхность головы прорезают сильно укороченные жаберные щели, выше и ниже которых жаберные перегородки соединены тонким мускульным слоем. Это сомкнувшиеся поверхностные жаберные сжиматели (сохраняющие границы бранхиомеров), под которыми у катрана по скрытому контуру каждой жаберной перегородки залегают тонкие изогнутые пластинки – экстрабранхиальные хрящи, не связанные с остальным скелетом (рис. 119). Для таких акул, в отличие от плащеносной, можно говорить о жаберных мешках – пространствах между соседними жаберными перегородками. Эти мешки прикрыты сверху и снизу скелетно-мускульной оболочкой и сохраняют выход вбок через ограниченные отрезки жаберных щелей.

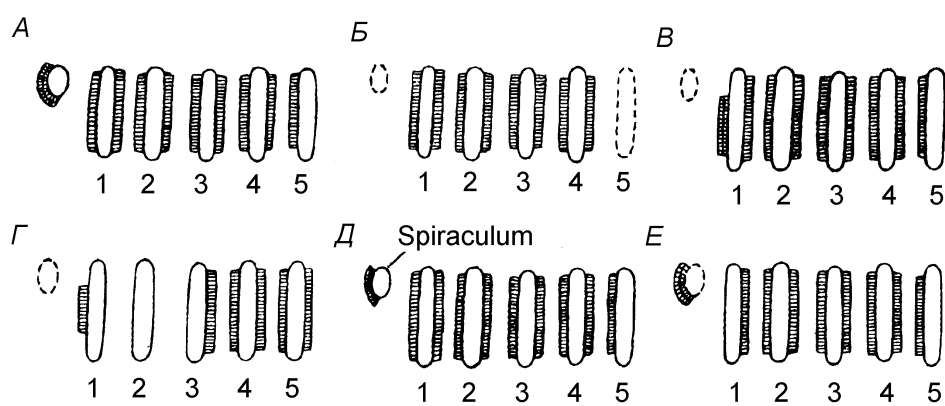


Рис. 120. Состав жаберного аппарата у различных рыб: *A* — акула; *Б* — химера; *В* — австралийская двойкодышащая рыба эпицератод; *Г* — африканская двойкодышащая рыба протоптер; *Д* — осетровая рыба; *Е* — костистая рыба (сельдь). Заросшие висцеральные щели показаны пунктиром (из Ромера и Парсонса)

Имеется гиоидная полужабра и 4 жабры на I—IV жаберных дугах (рис. 120). Кроме того, у большинства акул и скатов имеется «ложная жабра» в брызгальце (остаток задней полужабры челюстной дуги), получающая уже окисленную кровь и, по-видимому, дополнительно насыщающая кислородом ее порцию, которая затем направляется к глазу.

Главный механизм омывания жабер у хрящевых рыб — прокачивание воды сквозь жаберные щели при помощи ротоглоточной полости, действующей в качестве нагнетательного насоса. Для этого от нее требуется активное изменение объема, которое осуществляется за счет вертикальных движений дна (гулярное дыхание), а также присутствие клапанов, задающих определенное направление потока. Прежде всего, для выдавливания воды назад должен быть плотно закрыт рот. Это требование отражается в характере зубной системы, которая приспособлена у большинства акул к отделению фрагментов добычи, удобных для проглатывания. Плавать с полураскрытым ртом, из которого торчит хвост крупной добычи, акула не может. В брызгальце, играющем роль входного

отверстия насоса, помещен клапан – кожная складка, управляемая мышцей. Благодаря упругости наружной оболочки жаберных мешков, армированной экстрабранхиальными хрящами, они способны подсасывать воду из глотки (пассивно расширяясь после сокращения мышц-констрикторов) и тем поддерживать постоянство омывающего жабры потока сглаживая неизбежные перерывы между циклами работы основного насоса (ротоглоточной полости).

Омывание жабер с процеживанием воды сквозь систему лепестков второго порядка у акул близко к тому, что описано для миноги. Точно так же образованы краевые каналы между основаниями лепестков первого порядка, и вода из центральной части жаберного мешка попадает в них, проходя между лепестками второго порядка. Благодаря последним крайя лепестков первого порядка как бы утолщены и, смыкаясь между собой концами, отораживают центральную часть мешка от периферической, куда и открываются краевые каналы (рис. 119).

У пелагических, находящихся в непрерывном движении акул открытого океана вода отсасывается из ротоглоточной полости наружу через жаберные щели благодаря пониженному давлению в пограничном (движущемся) слое воды (по закону Бернулли). Механизм активного дыхания у таких акул атрофирован, брызгальце зарастает (например, у голубой акулы), иначе, открываясь на боковой поверхности головы, оно оказалось бы одним из выходных отверстий (наряду с жаберными щелями).

У химер зарастают как брызгальце, так и V жаберная щель, остальные имеют по 2 полужабры — итого у них насчитывается с каждой стороны 3 полные жабры (I—III) и еще две полужабры (гиоидная и на IV дуге; рис. 120).

У

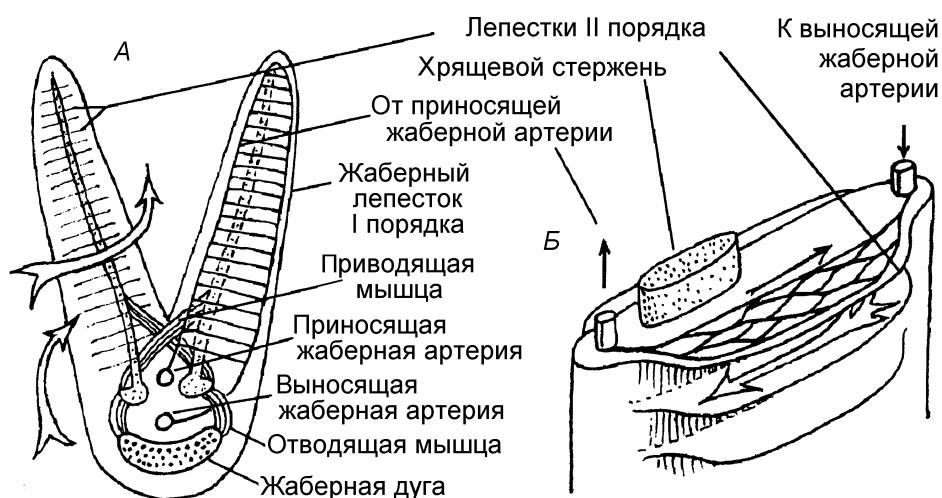


Рис. 121. Жабра костистой рыбы: А — поперечный разрез жабры; Б — фрагмент лепестка 1-го порядка при большом увеличении. Темными стрелками показано направление движения крови, светлыми — направление движения воды

костистых рыб жабры прикрыты снаружи жаберной крышкой, но лишены жаберных перегородок. Имеются 4 жабры на I—IV жаберных дугах и так называемая «ложная жабра» (челюстная, как и у акул, но расположенная не в брызгальце, которого нет, а в соответствующем месте на внутренней поверхности боковой стенки глотки при основании жаберной крышки). Судя по характеру включения в кровеносную систему, она не участвует в дыхании, а представляет собой эндокринную железу.

Омывание жабер водой обеспечивается у костистых рыб специфическим механизмом. Благодаря отсутствию жаберных перегородок лепестки полужабер, каждый из которых армирован хрящевым стерженьком и снабжен специальной мускулатурой (рис. 121), раздвигаются, соприкасаясь с полужаберой соседней жабры и образуя сплошной фильтр без широких щелей. Выносящая жаберная артерия располагается ближе к дуге, а приносящая — несколько дистальнее, благодаря чему кровь по соединяющим их в лепестках 2-го порядка капиллярам (рис. 121 Б) движется против направления тока воды. Реализуется противоточная система, обеспечивающая эффективный газообмен. Действительно, по мере движения справа налево, навстречу крови вода, отдающая кислород и насыщаемая углекислотой, встречает кровь, все более близкую к чисто венозной, в которой концентрация кислорода еще ниже, а углекислоты — выше. Таким образом, на всем протяжении зоны контакта поддерживается необходимый для диффузии градиент концентраций газов.

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

У осетровых (рис. 120 Д) имеются 4 с половиной жабры и ложная жабра в брызгальце — точно, как у катрана. Сходная картина — у австралийской двоякодышащей рыбы неоцератода, только нет брызгальца и ложной жабры, а гиоидная полужабра несколько редуцирована (рис. 120 В), тогда как у африканского протоптера (рис. 120 Г) набор жабер заметно обеднен из-за полной редукции первой и второй полужабер, хотя задняя полужабра IV жабры распространилась на V жаберную дугу.

У рыб и амфибий встречаются также наружные жабры. Они характерны для личинок. У многопера — одна пара (гиоидная), у двоякодышащих (2 вида) — 4 (на I—IV жаберных дугах), у хвостатых амфибий — обычно 3 (на I—III жаберных дугах), у некоторых

безногих — одна пара. Омывание наружных жабер упрощено: они подвижны благодаря специальным мышцам.

К дыхательной системе резонно относить и плавательный пузырь. Действительно, первично он должен был выполнять роль органа воздушного дыхания, поскольку это возможно уже при самом зачаточном состоянии пузыря, чего нельзя сказать о гидростатической функции. Неслучайно у многих низших костных рыб (многопер, костные ганоиды, не говоря уже о двоякодышащих) пузырь по строению подобен легкому. Газы выделяются расположенной впереди особой газовой железой, так называемым красным телом, цвет которого определяется густым сплетением кровеносных сосудов, образующих противоточную систему. Благодаря ей достигается локальное повышение концентрации молочной кислоты, ослабляющее сродство кислорода к гемоглобину (это так называемый эффект Бора). В результате высвобождается кислород, вытесняющий из плазмы крови также и другие растворенные в ней газы (N₂, CO₂). Поглощаются газы из пузыря у закрытопузырных рыб в его особой задней камере с богато васкуляризованными стенками. Чаще всего она уменьшена до состояния плоской ниши, размеры входа в которую (фактически — окошка, рамки) регулируются гладкой мускулатурой — это так называемый овал.

Для типичного плавательного пузыря характерна связь со спинной стенкой пищевода. У многопера и двоякодышащих рыб легкие, довольно гладкостенные у первого и более сложнойчешуйчатые у вторых, открываются протоком на брюшной стороне кишечной трубки.

Органы воздушного дыхания у наземных позвоночных

Помимо легких к обсуждаемой системе у тетрапод относятся верхние дыхательные пути, которые начинаются с носовой полости. Дыхание через эту полость требует защиты ее стенок от высыхания. У тетрапод образуются специальные носовые железы и слезно-носовой проток (которым, правда, уже обладали кистеперые рыбы) для увлажнения стенок носовой полости жидкостью из глазницы.

Из носовой полости воздух через хоаны попадает в глотку, а оттуда через специальную щель в гортань (*larynx*), которая сформирована из остатков жаберного аппарата вокруг отверстия, ведущего в легкие (через трахею или, у амфибий, трахейную камеру). Дыхательная щель (*glottis*) зажимается специальными мышцами (производными мышц жаберного аппарата).

У амниот появляется трахея, необходимая при их всасывательном (реберном) дыхании. У зауропсид в гортани известны два основных хряща — перстневидный (*cartilago cricoidea*) и парный черпаловидный

(cart. arytenoidea). У млекопитающих, кроме того, появляются непарные щитовидный хрящ (cart. thyroidea), производный зачатков жаберных дуг, и чистое новообразование из волокнистого хряща – надгортанник (epiglottis).

Выгодно близкое соседство гортанной щели с хоанами, уменьшающее путь вдыхаемого воздуха через ротоглоточную полость. Оно достигается у птиц, но особенно у обладателей вторичного неба, сместившего хоаны назад (крокодилы и млекопитающие). В результате сформировалась взаимная изоляция пищеварительного тракта и дыхательных путей в месте их пересечения. Это особенно важно для детенышей млекопитающих при сосании молока.

Строение легких

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

У рептилий ячейки значительно мельче, образуется тонкая губка, но она не заполняет всего объема легких, так как это затруднило бы смену воздуха, вентиляцию отделов с наиболее мелкочаеистой губкой. Развита система обширных внутренних полостей и каналов, обеспечивающих свободное перемещение воздуха внутри легкого. Эти полости могут выходить за пределы основного контура легкого, образуя выпячивания, легочные мешки (у хамелеонов). Эффективно используются губчатые стенки каналов, окружающие основные возникающие внутри легких потоки воздуха. Трахейное легкое змей — узкая полоска мелкочаеистой губчатой ткани, которая тянется вдоль трахеи и использует проходящий по ней поток воздуха. Эта полоска может компенсировать трудности в использовании основного легкого (у большинства змей это правое легкое, тогда как левое рудиментарно) в периоды, когда оно бывает сильно потеснено крупной добычей.

У птиц в легких используется исключительно вентиляция губчатых стенок каналов транзитной струей воздуха. Такими каналами (парабронхами) пронизано все легкое; в окружающей их чрезвычайно тонкой губке идет газообмен. Легкое — практически нерастяжимое образование, вентилируемое расположенными снаружи от него воздушными мешками. В активном прокачивании воздуха сквозь легкие у птиц участвуют 7 легочных мешков, расположенных внутри грудной клетки. Функционально они делятся на две группы; три передних мешка — это непарный межключичный и пара переднегрудных, в группу задних входят пара заднегрудных и пара брюшных мешков.

Трахея у птиц, как и у рептилий, начинается гортанью, которая

армирована перстневидным и парой черпаловидных хрящей. Голосового аппарата гортань не содержит. За ней следует длинная трахея, стенки которой укреплены полными кольцами, хрящевыми или костными. В месте ее деления на два главных бронха расположена так называемая нижняя, или певчая, гортань (syrinx). Ее трахейная часть нередко вздута в виде жёсткой камеры – барабана, преобразованного у селезней большинства уток в асимметричный костный пузырь-резонатор. Обычно входы в бронхи взаимно разделены вдающейся сзади хрящевой перегородкой – так называемым козелком. Главный источник вибрации – присущая большинству птиц мембрана, затягивающая промежутки между кольцами на медиальной стенке основания главного бронха. Кроме того, у певчих птиц в его просвет выступают поперечные валики – губы. Известны до 8 пар (у певчих птиц) специальных мышц нижней гортани

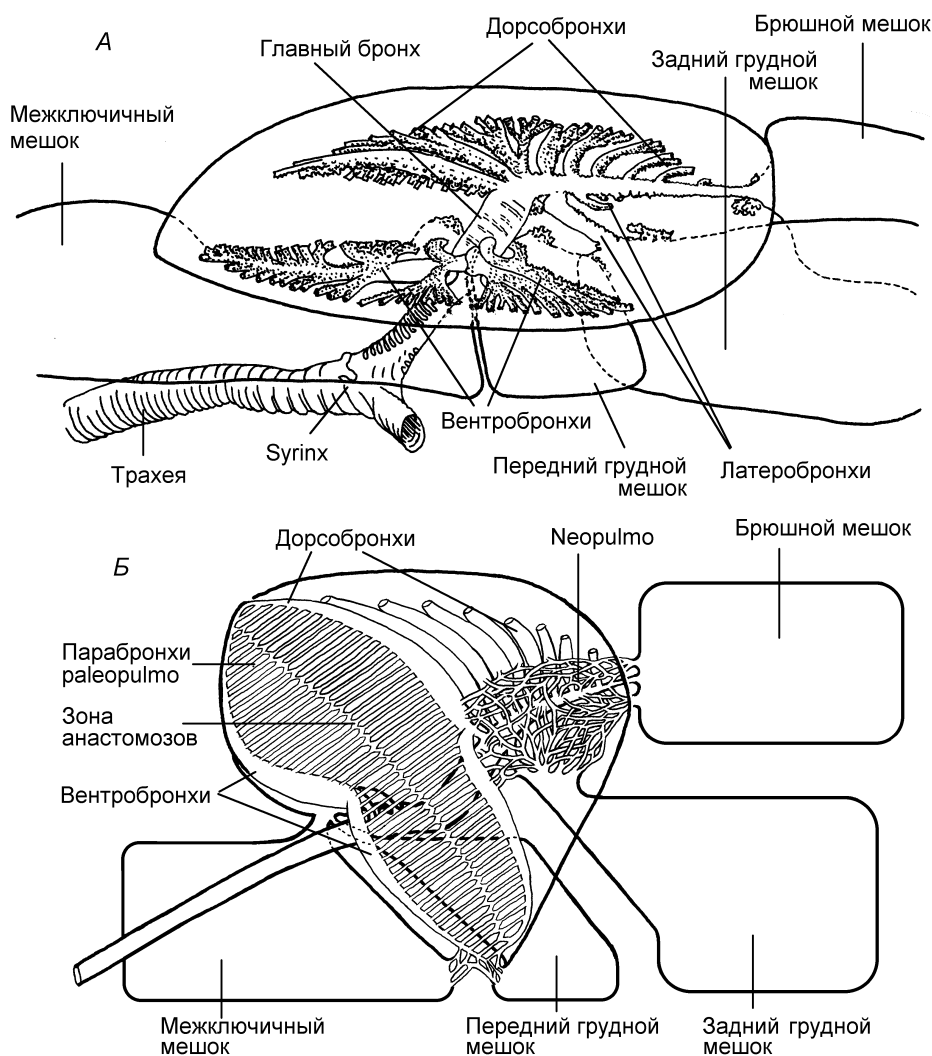


Рис. 122. Основные воздухоносные полости дыхательной системы птиц: А – трахея, легочные мешки и латексовая отливка бронхов лебедя шипуна (*Cygnus olor*), Б – схема с включением более тонких каналов для случая со средней степенью развития неорупто; вид с медиальной стороны (по Дункеру)

(это части подъязычной мускулатуры, иннервируемые XII нервом).

Главный бронх идёт сквозь лёгкое (рис. 122) в брюшной воздушный мешок, от него отходят 3 группы вторичных бронхов, не имеющие хрящевых колец. Вентробронхи расходятся по вентромедиальной поверхности лёгкого и связаны с передними воздушными мешками. Дорсобронхи отходят вверх от середины главного бронха и ветвятся на дорсолатеральной поверхности лёгкого. Там же отходят вниз более короткие и простые латеробронхи, один из которых выходит из лёгкого и открывается в задний грудной воздушный мешок.

Легкие птиц невелики, компактны и практически нерастяжимы. Доминирующая часть лёгкого, так называемое древнее лёгкое (*paleopulmo*), расположенное между вентро- и дорсобронхами, пронизано соединяющими их параллельными парабронхами равной длины, прерванными в середине слоем взаимными анастомозов. Это взаимно параллельные трубочки диаметром 0,2–1 мм. Каждый парабронх окружен так называемой мантией – губчатой оболочкой (0,2–0,5 мм толщиной), в которой ветвящиеся воздушные капилляры диаметром 3–10 мкм (у мелких зверьков диаметр альвеол в 3–10 раз больше) переплетены с кровеносными капиллярами. В сравнительно небольшом вентролатеральном отделе лёгкого, так называемом новом лёгком (*neopulmo*), лучше развитом у певчих птиц, различные по длине и сложно переплетенные парабронхи соединяют первичный бронх, латеробронхи и основания дорсобронхов с задними воздушными мешками.

Эффективность легких у птиц повышена благодаря особо тонкой губчатости их структуры. Но нужно иметь в виду, что при малых радиусах кривизны полостей поверхностное натяжение на их влажных стенках настолько эффективно стремится зажать эти полости, что способно помешать активному расширению легких за счет мускулатуры. У птиц эта опасность преодолевается благодаря относительному постоянству объема легких, не подлежащих растяжению, а неподвижно закрепленных внутри прочного костного каркаса из ребер и нижних отростков (гипапофизов) грудных позвонков. Из-за тонкой и сложной внутренней структуры легких птицы в случае живорождения не могли бы произвести первого вдоха (возможно, именно это наложило для них запрет на живорождение). Легкие «раскрываются» путем постепенного удаления амниотической жидкости – всасывания в кровь и высушивания в течение паранатального периода (до 3 суток перед вылуплением), когда эмбрион пытается дышать сначала из воздушной камеры яйца, а затем (в течение суток) — через проклев скорлупы, наружным воздухом.

У млекопитающих доведен до совершенства принцип не продуваемого транзитным потоком, а набирающего воздух ячеистого лёгкого. Его высокая эффективность, достаточная для поддержания уровня метаболизма, сопутствующего гомойотермии, достигнута за счет

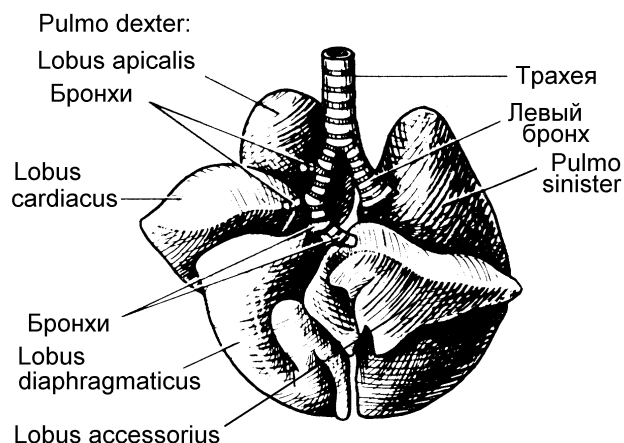


Рис. 123. Легкие серой крысы (*Rattus norvegicus*), вид снизу (по Гуртовому)

совершенства процессов смены воздуха, обеспечиваемых сложным внутрилегочным древом ветвящихся армированных бронхов. Легкие не имеют внутри полостей, а потому равномерное изменение их объема порождает, так сказать, геометрические трудности и, соответственно, внутренние напряжения. Преодолеваются они благодаря разделению легких на доли (рис. 123) и возможности взаимного

скольжения этих долей. Губчатая структура легких грубее, чем у птиц, диаметр ячеек (альвеол) 25—30 мкм. Это предельно малые величины, при которых поверхностное натяжение на влажных стенках альвеол не препятствует заметным образом расправлению легких (уменьшению допустимого диаметра способствует особая липидная пленка, снижающая поверхностное натяжение).

Механизмы дыхания

У амфибий в отсутствие грудной клетки легкие обслуживаются ротоглоточной полостью — попутно, помимо адаптаций, связанных с питанием. Это гулярное дыхание, нагнетательное. Оно требует хорошо управляемой вертикальной подвижности дна ротоглоточной полости, способности к замыканию ноздрей, значительной ширины головы для обеспечения производительности «насоса». Эта эффективность остается ограниченной, она компенсируется другими характерными для амфибий типами дыхания — кожным и ротоглоточным. У хвостатых амфибий, благодаря их более длинному туловищу и присутствию длинного хвоста, относительная площадь кожных покровов на единицу массы тела больше, кожное дыхание производительнее. Зато их подъязычный аппарат вовлечен в захватывание кормовых объектов при помощи языка, что сковывает его совершенствование в направлении требований дыхательной функции (т. е. вертикальной подвижности). В результате для многих хвостатых оказалось выгодным вторично отказаться от легочного дыхания.

У рептилий, как и у всех остальных амниот, развито реберное, всасывательное дыхание. Грудная клетка снимает отмеченные для амфибий ограничения производительности легочного дыхания, поскольку может обслужить легкие любого строения и объема. Как и все амниоты, рептилии имеют длинную (соответственно прибавке длины шеи) трахею,

армированную хрящевыми или костными кольцами. Одно из важных последствий приобретения реберного дыхания — отказ от кожного дыхания и сильное ороговение кожи. У черепах с их неподвижной грудной клеткой необходимое для выполнения вдоха увеличение внутреннего объема тела осуществляется благодаря изменению кривизны участков мягкой кожи, которая затягивает вырезки панциря и подстиается тонкими мышцами. При выдохе легкие сжимает окружающая их пленка, подтягиваемая специальными мышцами (так называемыми диафрагмальными), а также охватывающая тонким слоем все внутренности поперечная мышца живота. Находясь в защитной позе, черепаха дышать не может, следовательно, длительное использование такой защиты требует устойчивости к гипоксии (как и пребывание под водой у водных черепах).

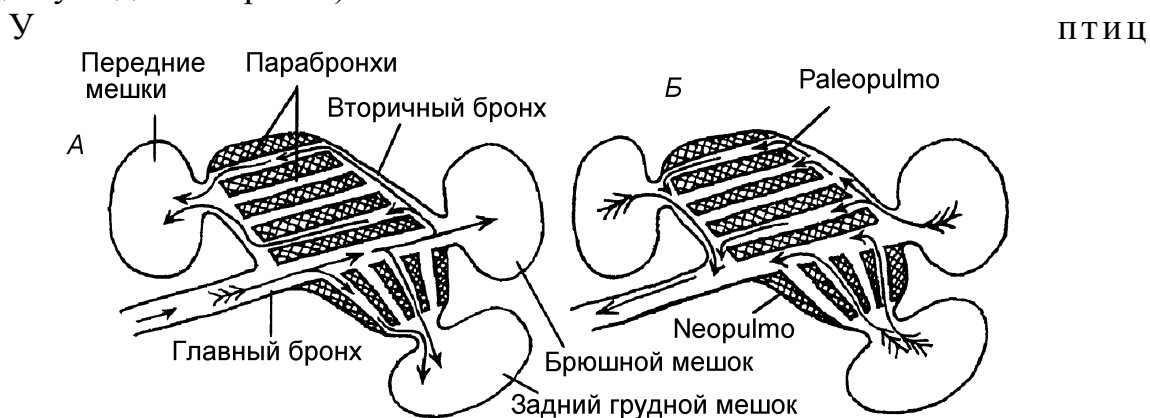


Рис. 124. Схема легких птиц и движения воздуха в них: *A* — при вдохе, *B* — при выдохе

вентиляция легких осуществляется только благодаря экскурсиям грудной клетки (изменениям ее объема вследствие движений грудины и ребер) как в покое, так и в полете. При вдохе воздух проходит по магистральному бронху в задние воздушные мешки (рис. 124), а часть его расходится по дорсобронхам и засасывается по парабронхам палеопульмо в передние мешки. При выдохе использованный воздух из этих мешков выходит непосредственно в магистральный бронх и по нему — наружу, а из задних мешков свежий воздух проходит по дорсо- и латеробронхам к парабронхам, через них попадает в вентробронхи и оттуда — в главный бронх.

Клапанов в этой системе не обнаружено, столь четкий порядок вентиляции поддерживается ее чисто гидродинамическими свойствами (при дозвуковых скоростях воздух подчиняется законам гидродинамики). В частности, при вдохе слишком низкое давление в главном бронхе (зависящее, по закону Бернулли, от скорости потока) препятствует прямому движению воздуха по вентробронхам в передние легочные мешки. Именно поэтому воздух может попасть туда только окольным путем —

через дорсобронхи и парабронхи палеопульмо.

Таким образом, парабронхи палеопульмо продуваются свежим воздухом как при вдохе, так и при выдохе (отсюда и понятие двойного дыхания), причем в одном и том же направлении (сзади вперед). Этим достигается высокая эффективность газообмена в легких, позволяющая птицам летать на высотах до 10 км (точный замер — 9600 м; млекопитающие на такой высоте вообще не могут жить), но создающая опасность гиперпноэ при принудительной вентиляции в покое, когда интенсивность метаболизма приблизительно в 10 раз ниже, чем в полете. Такая опасность возникает при пении (особенно, у воробьиных). Обнаружено несколько механизмов временного снижения эффективности газообмена и тем самым — интенсивности вымывания углекислоты. Во-первых, в легких имеется относительно менее эффективный отдел — неопульмо, парабронхи которого вентилируются при выдохе в обратном направлении и притом использованным воздухом. Во-вторых, углекислоту сберегает обширное мертвое пространство трахеи, которая дополнительно удлинена у многих птиц, обладающих мощной вокализацией (например, у лебедя-кликун в сравнении с лебедем-шипун). Однако, как показывают расчеты, этих механизмов недостаточно. Остается предполагать, что в легких имеются сосудистые анастомозы (замыкаемые гладкой мускулатурой), которые при повышении рН крови восполняют дефицит CO_2 , непосредственно пропуская венозную кровь из легочной артерии в легочную вену.

У млекопитающих процесс дыхания очень прост: это набирание воздуха при расширении легких и выпускание при их частичном спадении, как и у рептилий. Своеобразен лишь механизм управления изменениями объема грудной клетки при вдохе — участие в нем длинных продольных лестничных мышц, при опоре на шею поднимающих каждое ребро, словно ручку ведра, и куполообразного мускулистого «доньшка» грудной клетки — диафрагмы.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Эмбриональное развитие

Первые зачатки кровеносной системы обнаруживаются в виде так называемых кровяных островков, скоплений специфических клеток мезенхимы между эктодермой и энтодермой, у обладателей полилецитальных яиц — в стенках желточного мешка. Из этих клеток возникает ретикуло-эндотелиальная система — внутренняя выстилка сосудов и стволовые клетки кроветворных органов, источник происхождения кровяных клеток. В результате разрастания и частичного слияния кровяных островков образуется диффузная сеть полостей, снабженных эндотелиальной выстилкой. Внутри оказываются кроветворные и образующиеся из них кровяные клетки. Первым формируется продольный сосуд на вентральной стороне первичной кишки голобластических зародышей, например, у амфибий, или пара таких сосудов в меробластических зародышах хрящевых рыб и амниот, которые стелятся по желтку по бокам от зародыша.

Сердце развивается в передней части этого сосуда из источников двоякого рода. Помимо частей ретикуло-эндотелиальной системы, формирующих сосуд (в сердце это внутренняя выстилка — эндокардий), в образовании сердца важное участие принимает висцеральный листок боковой пластинки мезодермы, из которого развиваются средний слой стенки — сердечная мышца (миокардий) — и покрывающий сердце эпикардий. В голобластическом зародыше амфибий (рис. 125 А) боковые

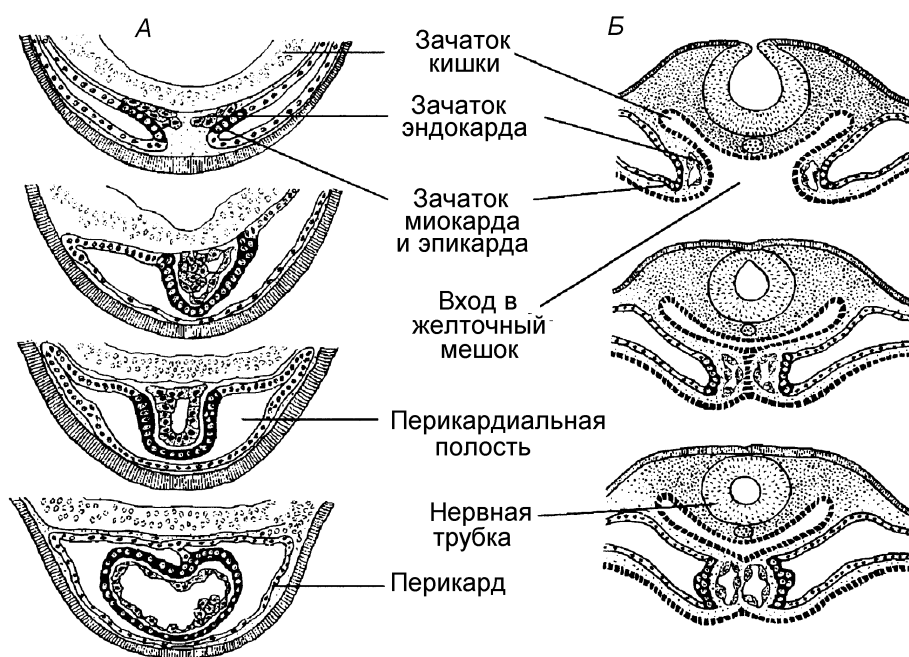


Рис. 125. Развитие сердца: А — у амфибии, Б — у птицы (из Гирсберга и Ричеля)

пластинки правой и левой стороны сближаются вентральнее кишки, причем их обращенные одна навстречу другой стенки охватывают и после взаимного срастания краями замыкают внутреннюю полость сердца. Это не что иное, как участок сегментационной полости, которая соответствует полости бластулы (бластоцелю). В меробластическом зародыше (рис. 125 Б) закладка сердца формируется на парном сосуде и довольно долго остается парной, поскольку половинки ее разделены желточным мешком и воссоединяются после сужения желточного стебелька и его смещения назад.

После начала сердцебиения устанавливается кровоток, под влиянием которого и осуществляется дальнейшая дифференциация первичной сети. Из нее выделяются более широкие сосуды в направлении доминирующих потоков, артерии приобретают древовидное ветвление; то же касается крупных вен, тогда как мелкие вены, в которых скорость потока и давление крови значительно ниже, сохраняют сетчатое ветвление.

Строение сердца

Организация сердца удовлетворяет некоторым общим требованиям, которыми, в частности, обусловлена его многокамерность. Требуется компенсация резкого противоречия между пульсирующим (толчками) продвижением крови внутри сердца и ее равномерным течением по капиллярам (оказывающим сопротивление благодаря вязкости крови). Компенсация обеспечивается следующим образом. Между венами и желудочком (собственно насосом) располагаются загрузочные устройства — накопители крови (один или два — предсердие и венозная пазуха). Между желудочком и артериями располагается амортизатор систолических толчков (артериальный конус, луковица аорты, а у амниот эту роль выполняют все более или менее крупные артерии). Кроме того, насос импульсного действия обязательно должен быть снабжен клапанами, предотвращающими обратное движение жидкости во время подготовительной фазы цикла.

Представляет интерес общая форма сердца у низших позвоночных. Линейное расположение полостей сердца (камерами обычно считают только предсердие и желудочек) обнаружено только у латимерии, у остальных же рыб и даже у миноги сердце в целом представляет собой изогнутую трубку. Причины изгиба двояки. Во-первых, к зигзагообразному складыванию сердца приводит его рост в длину, во-вторых, сила реакции выбрасываемой желудочком струи смещает его назад, отчего он реально располагается на уровне предсердия, а не впереди от него. Кстати, изгиб сердца предоставляет желудочку свободу небольших перемещений под действием этой силы.

Сердце миноги (рис. 126) своеобразно тем, что главный изгиб

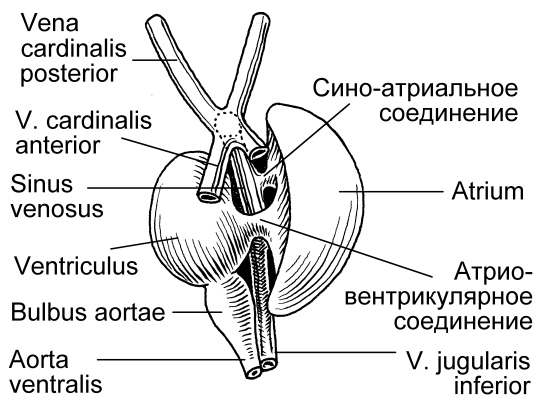


Рис. 126. Схематическое изображение сердца миноги; вид в поперечном разрезе спереди и сверху; предсердие и желудочек условно раздвинуты в стороны

расположен во фронтальной плоскости, т.е. сердце резко асимметрично. В нем всего 3 отдела: предсердие слева, желудочек справа, венозная пазуха в центре в виде длинной вертикальной трубки (во всю высоту полости тела). Артериального конуса нет. Роль амортизатора систолических толчков выполняет луковица аорты, которая не принадлежит сердцу и потому не имеет миокарда.

Сердце акулы типичным образом изогнуто в сагиттальной плоскости: желудочек расположен вентральнее

предсердия. Сердце включает все 4 отдела, которые известны в нем у рыб. Венозная пазуха — горизонтальная (поперечная) трубка. Артериальный конус снабжен поперечнополосатой мускулатурой в стенках (миокард) и карманообразными клапанами внутри. В сердце есть также синоатриальный и атриовентрикулярный клапаны.

У осетровых сердце построено сходно с таковым акулы, но в онтогенезе обнаруживаются симптомы характерного для лучеперых рыб замещения артериального конуса луковицей аорты. У костистых рыб эта перестройка завершена: артериальный конус как амортизатор систолических толчков эффективно заменен луковицей аорты с толстыми эластичными стенками (запасующими энергию желудочка и растягивающими ее действие на период диастолы). От конуса остается лишь венчик необходимых здесь карманообразных клапанов между желудочком и аортой.

У двоякодышащих рыб уже возникли второй круг (легочная вена впадает непосредственно в сердце) и смешанное кровообращение, а потому — проблема разделения в сердце артериальной и венозной крови. Заметны три связанные с этим особенности. Во-первых, возникла неполная перегородка в предсердии, которая высовывается в желудочек через атриовентрикулярное отверстие, во-вторых, легочная вена впадает прямо в предсердие (его левую часть), а не в венозную пазуху, как остальные вены (в результате предотвращается полное смешивание артериальной крови с венозной). Наконец, произошло слияние отдельных карманообразных клапанов артериального конуса (частичное у австралийского *Neoceratodus*, более полное — у африканского *Protorterus*) в проходящую в целом продольно, но перекрученную на 90° перегородку (спиральный клапан). Предполагают, что благодаря упомянутой неполной перегородке в желудоске возникает градиент качества крови (слева —

более окисленная), который клапан поворачивает из фронтальной плоскости в сагиттальную. Более окисленная кровь попадает в вентральное подразделение (канал) брюшной аорты и направляется к голове и органам тела (у протоптера две передние жаберные артерии не прерываются капиллярными системами), а менее окисленная попадает в спинной канал и затем идет к жабрам и легким.

Сердце амфибий обнаруживает не менее глубокую адаптацию к частичному разделению артериальной и венозной крови. Предсердия разделены у них полной перегородкой, которая, правда, не имеет продолжения в желудочке. Разделение предсердия предотвращает раннее смешивание артериальной и венозной крови и способствует формированию в желудочке градиента окисленности крови (слева более артериальная, справа более венозная). Ячеистая внутренняя поверхность желудочка мешает перемешиванию крови. В артериальном конусе сформирован спиральный клапан, способный влиять на характер движения крови в нем. Для артериального конуса лягушек характерно асимметричное расположение: он отходит от правого (венозного) края желудочка.

Механизм частичного разделения токов крови представляется в следующем виде. При систоле кровь разных сортов входит в артериальный конус из желудочка последовательно, начиная с правого края, с венозной крови, последней входит наиболее артериальная — из левой его части. В начале систолы желудочка при малом еще давлении первая порция направляется в наиболее широкие и тонкостенные (а потому оказывающие минимальное сопротивление) кожно-легочные артерии, вторая порция, при большем давлении — в дуги аорты. Последняя порция при максимальном давлении идет в наиболее упругие сонные артерии. Получается, что благодаря асимметричному положению артериального конуса при желудочке весь ассортимент заполняющей его крови выстраивается в линейную последовательность, которая затем распределяется по артериальным стволам, заполняемым тоже последовательно — по мере нарастания давления.

Существующий в желудочке поперечный градиент качества крови мог бы обусловить попадание разной крови в правый и левый общие артериальные стволы и неодинаковое кровоснабжение правой и левой половин тела. Эта опасность устраняется поворотом поперечного градиента в артериальном конусе спиральным клапаном на 90° , превращающим его (или его возможные остатки) в дорсовентральный.

Говоря о сердце рептилий, нужно иметь в виду два его варианта. У чешуйчатых (в частности, ящериц) и черепах его конструкция еще сильнее, чем у амфибий, подчинена задаче разделения артериальной и венозной крови; по сути дела решение этой задачи впервые четко достигнуто. Венозная пазуха у всех, кроме гаттерии, сильно

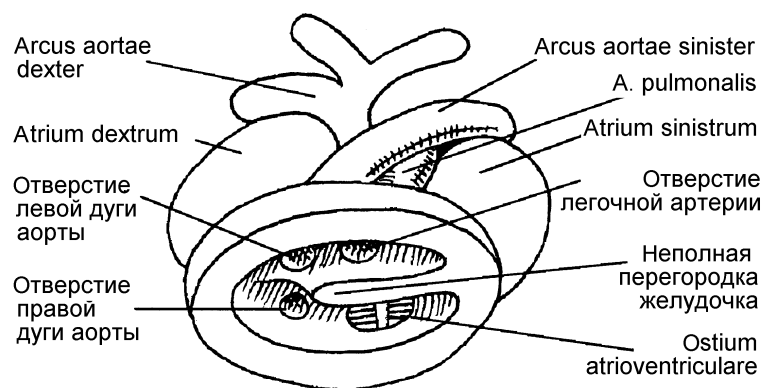


Рис. 127. Сердце ящерицы с поперечным срезом желудочка, показывающим его внутреннее устройство

редуцирована. Артериальный конус также редуцирован, точнее полностью подразделен: от желудочка самостоятельно отходят 3 артериальных ствола — две дуги аорты и легочная артерия. Желудочек поделен неполной горизонтальной перегородкой (лежащей во фронтальной плоскости и прикрепленной изнутри к левой стенке желудочка) на дорсальную и вентральную ниши (рис. 127), а не на правую и левую, как подразумевает наиболее популярная схематическая версия. При этом оба предсердия открываются по соседству друг с другом в дорсальную камеру (нишу). Отсюда ясно, что такая перегородка не могла бы стать полной в процессе эволюции. Ведущие в артериальные стволы отверстия располагаются вокруг основания свободного края перегородки: вентральное его открывается легочная артерия, правее — левая дуга аорты, дорсальнее — правая дуга.

Механизм разделения крови выглядит так. Полость желудочка огибает неполную перегородку в виде сложенного пополам узкого коридора. Такая его форма способствует установлению и сохранению в щелевидном пространстве градиента качества крови (степени ее окисленности). После систолы предсердий артериальная кровь из левого предсердия занимает левую часть дорсальной ниши желудочка (против соответствующего атриовентрикулярного отверстия), а венозную кровь, излившуюся из правого предсердия, она оттесняет в вентральную нишу; правую часть желудочка занимает смешанная кровь. При систоле желудочка кровь устремляется в ближайшие для каждой порции отверстия: артериальная в дорсально расположенную правую дугу, смешанная — в открывающуюся правее левую дугу, а венозная кровь — в самую вентральную, легочную артерию.

У крокодилов сердце четырехкамерное, желудочек поделен полной перегородкой, которая располагается сагиттально и совпадает по положению с межпредсердной перегородкой, как бы образуя ее продолжение. Правый атриовентрикулярный клапан толстый и длинный — так называемый мускульный. Он образует как бы завернутое

внутри продолжение наружной стенки желудочка. Полной перегородкой желудочка проблема разделения артериальной и венозной крови в сердце окончательно разрешена: в правой половине она чисто венозная, в левой — чисто артериальная. Однако кровообращение остается смешанным, как и у других современных рептилий, потому что от правого желудочка помимо легочной артерии начинается левая дуга аорты, которая несет венозную кровь в большой круг.

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

У млекопитающих, как и у птиц, кровообращение несмешанное: благодаря полной вертикальной перегородке желудочка сердце разделено на две половины — левую артериальную и правую венозную, из которой кровь направляется только к легким. Оба атриовентрикулярных клапана перепончатые, что целиком соответствует представлению о независимости путей эволюции у архозавров, с одной стороны, и у млекопитающих, с другой. Правый атриовентрикулярный клапан трехстворчатый (*valvula tricuspidalis*), левый — двухстворчатый (*valvula bicuspidalis*). Выходы правого же желудочка в легочную артерию и правого желудочка в аорту снабжены полулунными клапанами (трехстворчатыми). Волокнистые кольца, обрамляющие эти клапаны, объединены прочной пластинкой так называемого фиброзного скелета сердца с кольцами обоих атриовентрикулярных клапанов. Сильнее других укреплено фиброзное кольцо у основания аорты: у парнокопытных (жвачных) в его периметре образуются два окостенения. Предсердия у млекопитающих образуют тонкостенные отделенные от желудочков выступы, нависающие над ними в виде гребней — так называемые ушки.

Обзор общей схемы кровеносной системы

Начнем обзор с обладателей одного круга кровообращения, среди которых первым достоин упоминания ланцетник. У него нет сердца, и продвижению крови, лишенной форменных элементов и дыхательных пигментов, способствуют пульсирующие расширения сосудов, широко разбросанные по телу (главные среди них — «сердца», расположенные в основаниях приносящих жаберных артерий). В единственный круг кровообращения у ланцетника жаберные артерии (с их системами лакун), которые омывают все жаберные перегородки, включены последовательно с другими капиллярными системами тела. Это значит, что через жаберные артерии проходит вся кровь, и никакого обходного пути не существует. Из этого следует, что кровообращение ланцетника нужно считать несмешанным, если только жаберные перегородки действительно

представляют собой главный орган дыхания. А. Ромер высказывает сомнение на этот счет, отдавая предпочтение кожному дыханию, а аккуратное кровоснабжение жаберных перегородок он объясняет высокими энергозатратами покрывающего их мерцательного эпителия. Но поскольку кожа включена в круг кровообращения параллельно прочим органам и через нее проходит лишь малая часть крови, с А.Ромером трудно согласиться. К тому же кожа ланцетника слабо омывается свежей водой, поскольку основное время он проводит зарывшись в песок.

У круглоротых и рыб энергичный насос, проталкивающий кровь по капиллярам, сердце, по-видимому, неслучайно возник перед органом дыхания, а не после него. Но вследствие этого в сердце находится исключительно венозная кровь, и возникает проблема артериального кровоснабжения его мышцы. У рыб она решена за счет так называемых поджаберных артерий (вентрального продолжения выносящих жаберных артерий), несущих артериальную кровь. У круглоротых таких артерий не обнаружено, и остается непонятным, как сердце снабжается кислородом.

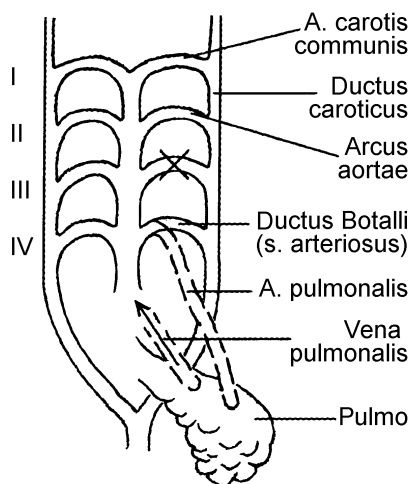


Рис. 128. Жаберные артериальные дуги костных рыб и их судьба у тетрапод

Существенный интерес представляет происхождение главных артериальных сосудов в области сердца у тетрапод (рис. 128). У костных рыб, обладающих четырьмя жабрами, система жаберных артериальных дуг выглядит так: от брюшной аорты отходят 4 пары приносящих жаберных артерий, из которых кровь через капиллярные системы жабер переходит в выносящие жаберные артерии, впадающие на каждой стороне в продольный корень спинной аорты (на самом деле у взрослых рыб корни как правило объединены в непарную спинную аорту). Эти сосуды продолжают впереди в общие сонные артерии, а позади сливаются

в спинную аорту. В результате редукции жабер в процессе становления четвероногих исчезают их капиллярные системы, так что приносящие и выносящие жаберные артерии взаимно соединяются, образуя 4 пары сплошных жаберных артериальных дуг.

Судьба их у тетрапод неодинакова, что подтверждается ходом онтогенеза. Раньше других у эмбриона появляются приносящие артерии челюстной и подъязычной дуг, но в данном случае представляют интерес только жаберные дуги. Первая жаберная артериальная дуга вместе с передним продолжением корня спинной аорты образует сонную артерию. Вторая дуга и корень аорты позади места ее впадения превращаются в дугу аорты («системную дугу»), Отрезок корня аорты между впадениями I

и II дуг сохраняется у аксолотля, гаттерии и многих ящериц в виде сонного протока (*ductus caroticus*). Третья жаберная артериальная дуга еще сохраняется (в ослабленном виде) у некоторых хвостатых земноводных, а у остальных тетрапод бесследно исчезает. Наконец, IV дуга, не доходя корня аорты, образует каудальную ветвь к возникшему из IV жаберного мешка легкому и таким образом превращается в легочную артерию. Конечный отрезок IV жаберной артериальной дуги (от начала ветви к легкому до корня аорты) сохраняется у аксолотля, гаттерии и черепах (а эмбрионально — у всех амниот) в качестве боталлова, или артериального, протока (*ductus Botalli s. arteriosus*).

С этой перестройкой совпало возникновение второго круга кровообращения, причины появления которого заслуживают особого внимания. Итак, у тетрапод кровь из сердца идет к голове по вновь сформированной сонной артерии. Но у рыб при их единственном круге кровообращения и расположении сердца в системе непосредственно перед жаберным аппаратом в сердце находится венозная кровь. Она насыщается кислородом по пути к мозгу, потому что у рыб типичные органы водного дыхания располагаются в голове. Мешковидный орган воздушного дыхания, такой как легкое, по-видимому, не мог размещаться в голове, во всяком случае, реально он расположен позади сердца, в брюшной полости. Кислород не может быть введен у тетрапод в кровь на ее пути от сердца к голове, следовательно, в сердце обладателей описанной выше системы крупных артерий кровь не может быть чисто венозной, а должна быть артериальной или хотя бы смешанной. Это условие выполняется в результате впадения легочной вены в сердце (тем самым замыкающей малый круг кровообращения), а не в корень (дугу) аорты, как впадает IV выносящая жаберная артерия у типичных костных рыб.

Нужно отметить, что жаберное дыхание послужило исходным условием при формировании кровеносной системы позвоночных в эволюции; она, так сказать, «скроена по мерке» жаберного дыхания. Переход к легочному дыханию, изменивший место «загрузки» кислорода в кровь, сделал непригодной прежнюю схему, и она была «исправлена» путем подачи окисленной крови для ее распределения к сердцу, что анатомически вылилось в образование второго круга. Все эти преобразования наступили не только у тетрапод, но и у двоякодышащих рыб.

Стоит упомянуть еще об одной особенности кровеносной системы амфибий. Их важный дополнительный орган дыхания — кожа — включен в кровеносную систему своеобразным путем. Несущая к ней кровь большая кожная артерия отходит от сердца вместе с легочной артерией в составе кожно-легочной, в связи с чем получает кровь, наиболее неокисленную и потому обладающую наибольшей кислородной емкостью. Однако к сердцу кровь от кожи возвращается не по легочной

вене, а обычным путем, по венам большого круга в правое предсердие, как бы образуя некий третий, промежуточный круг. Из правого предсердия эта кровь частично вновь попадает в кожу или легкие, что может показаться бессмысленным, но оказывается очень важным и полезным при длительном пребывании под водой (в частности, на зимовке), исключительно на кожном дыхании, которое благодаря отмеченной «странности» обслуживает легкие, неустойчивые к гипоксии из-за своей наилучшей обеспеченности кислородом при нахождении животного в воздушной среде.

Если у амфибий основные артериальные стволы абсолютно симметричны, то у рептилий отмеченная выше разница качества крови в дугах аорты приводит к их существенной морфологической и функциональной асимметрии (рис. 129 А): общие сонные и подключичные артерии обеих сторон ответвляются только от правой дуги, а левая таких ветвей не имеет.

Некоторые особенности кровеносной системы рептилий способны усилить смешивание артериальной и венозной крови, действуя вразрез с основной тенденцией, просматривающейся среди тетрапод. В частности, у черепах, особенно водных, в той или иной мере сохраняются боталловы протоки, способные перебрасывать из легочных артерий часть малоокисленной крови в дуги аорты (т.е. в большой круг). У крокодилов при их четырехкамерном сердце сохранена левая дуга аорты, несущая в большой круг чисто венозную кровь из правого желудочка. К тому же у них в месте выхода дуг аорты из сердца имеется соединяющее их так называемое паниццево отверстие (*foramen panizzi*).

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

Птицам гомойотермность позволяет использовать только самый эффективный режим, полностью отказавшись от смешанного кровообращения. А потому птицы (рис. 129 Б) утратили левую дугу аорты, присутствие которой обуславливает смешение крови у крокодилов.

У млекопитающих же, других гомойотермных амниот (рис. 129 В), сохранение именно левой дуги аорты свидетельствует о том, что система их крупных артериальных стволов развивалась из совершенно иного исходного состояния (рис. 129 Г), чем у современных зауропсид (т.е.

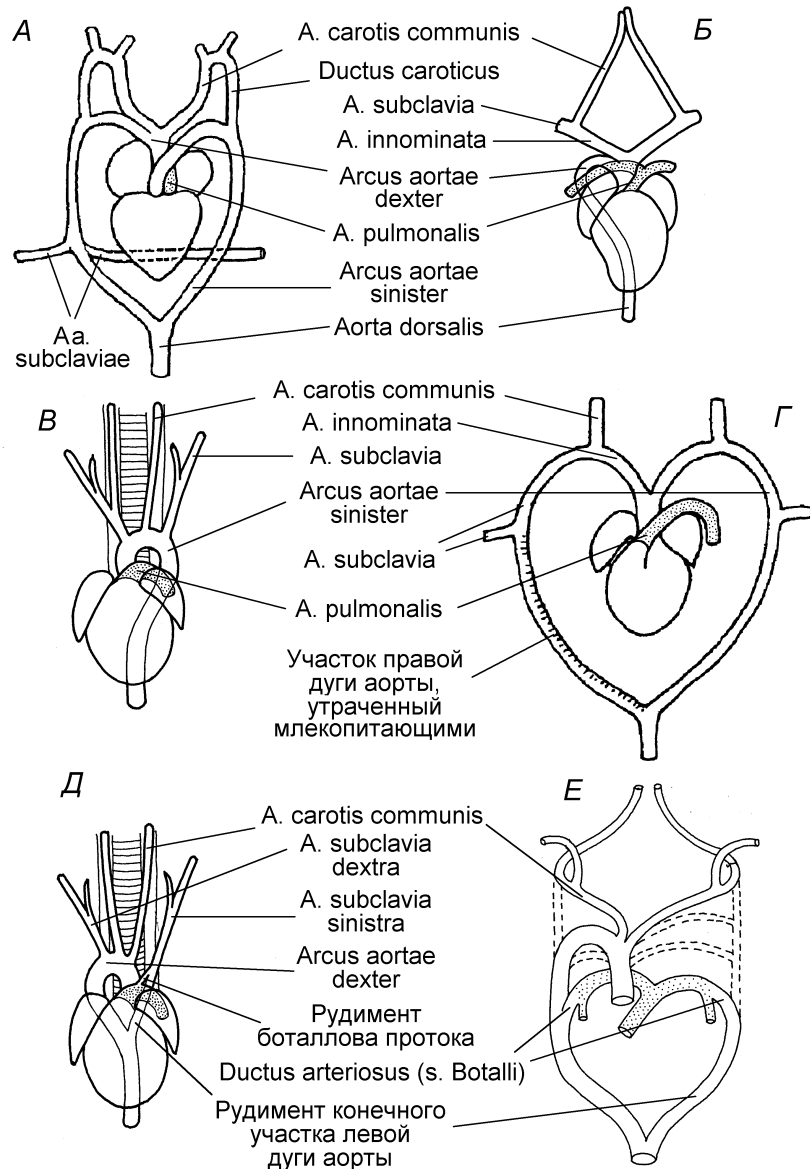


Рис. 129. Сердце и крупные артериальные стволы у амниот: А — ящерица; Б — птица, В — типичное млекопитающее (серая крыса *Rattus norvegicus*), Г — гипотетический, исходный для млекопитающих вариант (элементы правой дуги обозначены обычными для млекопитающих терминами), Д — редкий уклоняющийся вариант у серой крысы, подтверждающий правомочность версии, изображенной на Г, — случай сохранения правой дуги аорты, Е — артериальные дуги позднего птичьего эмбриона (из Бодемера). Легочная артерия всюду заштрихована точками

рептилий и птиц). По-видимому, у их предков иначе разделился при редукции артериальный конус – не на три сосуда, как у зауропсид, а на два, т. е. легочную артерию и общий ствол обеих дуг. После разделения желудочка они обе оказались связанными с левым желудочком, были первоначально равноценны и симметричны. Давно обнаружено, что стенка основания правой подключичной артерии у человеческого эмбриона построена мощнее, чем основание левой подключичной. Это согласуется с представлением о симметричной исходной системе двух равноценных дуг аорты, в которой безымянная и основание правой подключичной артерии соответствуют проксимальному отрезку правой дуги аорты (рис. 129 Г). [На этом рисунке должны быть изображены картины ветвления дуги аорты у нормальной крысы и у моего уродца, а также у птичьего эмбриона (из Бодемера) – ради показа остатка левой дуги при левом боталловом протоке.]. Тогда формирование наблюдаемой ныне картины дает повод поставить 2 вопроса: во-первых, о причинах редукции одной из дуг, во-вторых, о сохранении именно левой.

Неизбежность редукции одной из равноценных дуг в такой ситуации понятна. Во-первых, у единого сосуда суммарного поперечного сечения удельная площадь стенок меньше, чем у двух, а значит меньше и потери энергии на трение о стенки из-за вязкости крови. Во-вторых, равновесие двух исходно равноценных сосудов неустойчиво, ибо любой из них, немного расширившись, при том же внутреннем давлении испытывает более значительную растягивающую силу и приобретает большую пропускную способность, т.е. возникают факторы, еще сильнее нарушающие равновесие.

Полезный материал для обсуждения второго вопроса принесла случайно попавшая в руки автору при проведении практикума со студентами аберрантная крыса (взрослый экземпляр), обладавшая не левой, а правой дугой аорты (рис. 129 Д). От нее последовательно ответвлялись вперед левая, правая общие сонные артерии и правая подключичная. Левая подключичная впереди от сердца выглядела нормально, но ее связь с имеющейся дугой обнаружилась далеко позади – уже за сердцем и дорсальнее пищевода, таким образом, она оказалась неожиданно длинной. Кроме того, в месте сближения с легочной артерией она была соединена с ней тонким тяжем, в котором нетрудно было узнать рудимент боталлова (артериального) протока. Описанная картина вполне надежно подтверждает представление об исходной равноценности обеих дуг аорты и позволяет восстановить последовательность событий, обусловивших ее формирование. У этой крысы в раннем эмбриогенезе возникла какая-то помеха (опухоль?) на пути пролегания левой дуги аорты между левой сонной и левой подключичной артериями, и в этих условиях полное развитие получила правая дуга, но сформировался и дистальный отрезок левой дуги, выполнивший двойную роль – эмбриональное

соединение с легочной артерией через боталлов проток (характерное, как указано выше, для всех амниот) и питание кровью левой подключичной артерии. Эмбрионы рептилий и птиц имеют 2 боталловых протока, у млекопитающих он имеется только слева. Что же касается легочной артерии, то она огибает основание дуг слева у всех амниот. Можно предположить, что именно это обстоятельство определило в эволюции млекопитающих выбор левой дуги аорты из двух равноценных. Способность левого боталлова протока предоставлять «дополнительный шанс» левой дуге аорты проявляется и в эмбриональном развитии птиц (рис. 129 *E*): здесь левый боталлов проток удивляет своей длиной, если не вспомнить, что он надставлен рудиментом левой дуги.

Достойны внимания некоторые особенности венозной системы позвоночных. Воротная система печени, характерная уже для ланцетника, присуща всем позвоночным без единого исключения, поскольку среди функций печени важное место занимают детоксикация веществ, всосавшихся в кровь в кишечнике, их химическое преобразование и запасание питательных веществ. Воротная система печени развивается из заднего отрезка подкишечной вены – первого сосуда, развивающегося у зародыша, – когда ее средняя часть поглощается растущим зачатком печени и подразделяется внутри него на полости – синусоиды. Отрезок обсуждаемого сосуда впереди от печени (до сердца) представляет собой печеночную вену, а позже – передний отрезок задней полой вены, образованной почти исключительно за счет печени (см. ниже).

Воротная система почек распространена только среди челюстноротых. Фактически она представляет собой разрыв каждой задней кардинальной вены, в который вставлена система капилляров, омывающих стенки почечных канальцев. Их клетками осуществляется реабсорбция различных веществ из первичной мочи и секреция других. Каудальные отрезки задних кардинальных вен превращаются в воротные вены почек. Неполная воротная система почек, известная для костистых рыб, по-видимому, более резко выражена у пресноводных, тогда как у морских в силу специфических требований к осморегуляции воротная система почек развита сильнее, а артериальное кровоснабжение ослабевает. Неполнота воротной системы почек у птиц (регулируемая клапаном, который меняет проходимость прямого анастомоза между воротной и общей подвздошной венами) устанавливается в эмбриогенезе с развитием тазовой почки взамен туловищной; по-видимому, она определяется несоразмерностью характерной для птиц скорости кровотока с пропускной способностью почки.

У млекопитающих воротная система почек полностью отсутствует, т.е. почки не получают ни капли венозной крови — только артериальную. Пройдя через клубочки, та же кровь омывает и клетки почечных

канальцев. Отсутствие воротной системы, по-видимому, определяется высокой энергоемкостью выделения, а потому высокой потребностью почек в кислороде и несущей его артериальной крови.

Задняя полая вена взамен парных задних кардинальных вен характерна для двоякодышащих рыб и тетрапод. Главным источником ее формирования служит вена, подрастающая у эмбриона из печени к правой почке. Позже вследствие взаимного сближения обеих задних кардинальных вен с этой веной соединяются выносящие вены обеих почек, а передние отрезки задних кардинальных редуцируются. озня сеть внутри печени (у ящериц задняя полая вена и во взрослом состоянии целиком погружена в печень). У млекопитающих в связи с отсутствием воротной системы почек задняя полая вена идет на от них, а формируется каудальнее – слиянием подвздошных (от задних конечностей) и хвостовой вен. Она имеет весьма сложный мозаичный состав, включая и вены печени (впереди), и задние кардинальные вены (каудальный участок), и участки еще некоторых парных продольных вен (так называемых субкардинальных и супракардинальных), временно существующих в онтогенезе.

Передние участки задних кардинальных вен могут сохраняться у млекопитающих в виде так называемых непарной (*v. azygos*) слева и полунепарной (*v. hemiazygos*) справа, собирающих кровь от стенок грудной клетки (у крысы хорошо видна первая).

Весьма поучительную картину представляет эмбриональное кровообращение амниот, которое мы рассмотрим на примере плода млекопитающих (рис. 130). Поскольку кислород поступает в кровеносную систему плода совершенно в ином месте, чем после рождения (через воротную вену печени в правое предсердие, а не по легочной вене — в левое), для снабжения артериальной кровью мозга и всех органов тела необходима глубокая, хотя и временная перестройка всей системы. Она достигнута благодаря трем особенностям, нарушающим обычный для взрослых порядок движения крови.

Первая из этих необычных особенностей — это аранциев (или венозный) проток, который пересекает сеть венозных синусоидов печени, образуя прямой путь из ее воротной вены к печеночной вене, перенося артериальную кровь из пупочной вены фактически в обход печени (которая поглотила бы весь кислород). После этого артериальная кровь движется, несколько раз смешиваясь с венозной, по задней полой вене в правое предсердие, правый желудочек и из него — в легочную артерию.

Вторая своеобразная черта — это функционирующий широкий боталлов (или артериальный) проток, который направляет большую часть этой крови не в легкие (они не действуют в качестве органов дыхания и только сами потребляют кислород), а в дугу аорты, минуя ее начальный участок, и далее в спинную аорту.

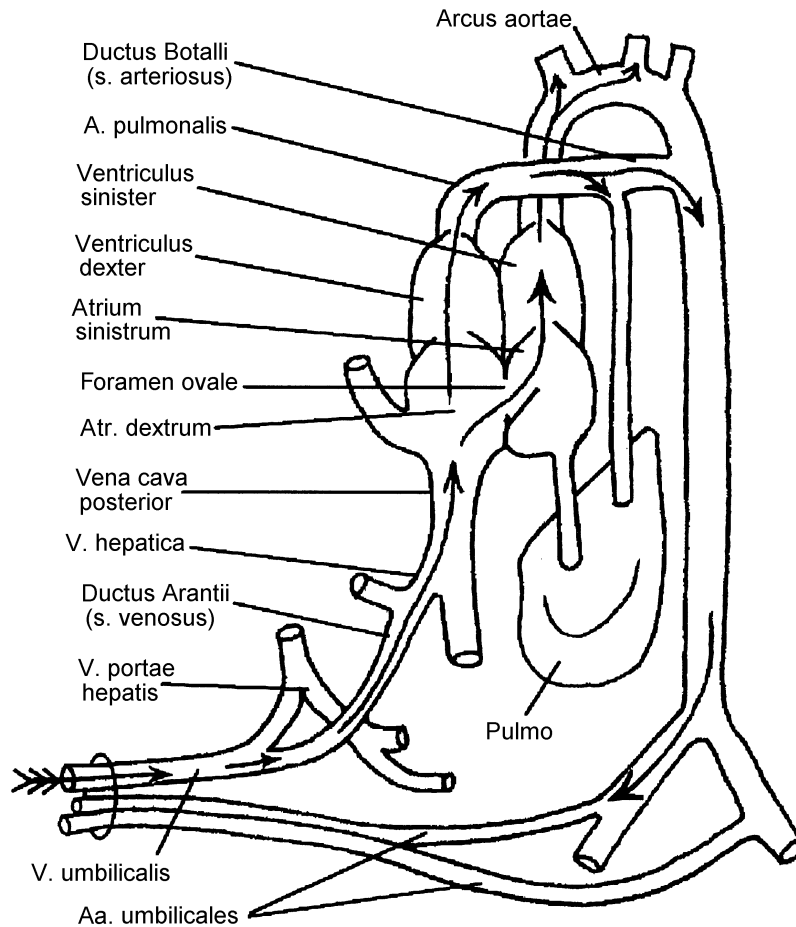


Рис. 130. Схема кровообращения плода млекопитающих

Наконец, третья необычная деталь — это овальное отверстие (foramen ovale) в межпредсердной перегородке; оно пропускает смешанную кровь из правого предсердия в левое, которое имеет помимо этого только скудный приток чисто венозной крови (по легочной вене) из слабо наполненного малого круга. Эта смешанная кровь поступает из левого предсердия в левый желудочек и далее в начальный участок аорты, дающий ответвления к голове, передним конечностям и сердечной мышце (коронарная артерия).

При родах описанная система подвергается кардинальному преобразованию. Под влиянием первого вдоха специальным сфинктером рефлекторно зажимается боталлов проток, чем прекращается отток крови из малого круга в большой, и вся кровь из правого желудочка направляется в узкую до этого момента легочную артерию. Правый желудочек должен создать давление, достаточное, чтобы ее расширить. С этого момента приходящая по легочной вене кровь наполняет левое предсердие и поднимает в нем давление, благодаря чему специальный клапан (возникший вследствие одновременного развития двух вариантов межпредсердной перегородки) закрывает овальное отверстие, а

впоследствии прирастает к его краям. За счет этих преобразований моментально устанавливается типичная для взрослых млекопитающих схема движения крови, только артерия зарастает медленно, еще долгое время (до перехода на самостоятельное питание) пропускает кровь в обход воротной системы печени.

С учетом сведений о кровообращении плода млекопитающих вернемся к обсуждению описанной выше абберантной крысы, обладательницы правой дуги аорты. Ясно, что в утробе матери дистальный отрезок ее ущербной левой дуги, полноценным образом пропускал кровь, приходящую из легочной артерии по боталлову протоку, назад, в спинную аорту и вперед, в левую подключичную артерию. Но после рождения, когда боталлов проток закрылся, направление потока в этом отрезке резко изменилось на обратное, он функционально превратился в длинное основание подключичной артерии.

МОЧЕПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Эмбриональные источники мочеполовой системы находятся в области продольно вытянутой зоны мезодермы вдоль верхнего края несегментированной боковой пластинки и захватывает ближайшие сегментированные компоненты – шейки сомитов (соединяющие боковую пластинку с этими мезодермальными сегментами); это так называемый нефрогонотом, в пределах которого можно различать две полосы: более медиальная – это зачаток половых желез, гонотом, более латеральная, захватывающая шейки сомитов – это источник формирования почек, нефротом.

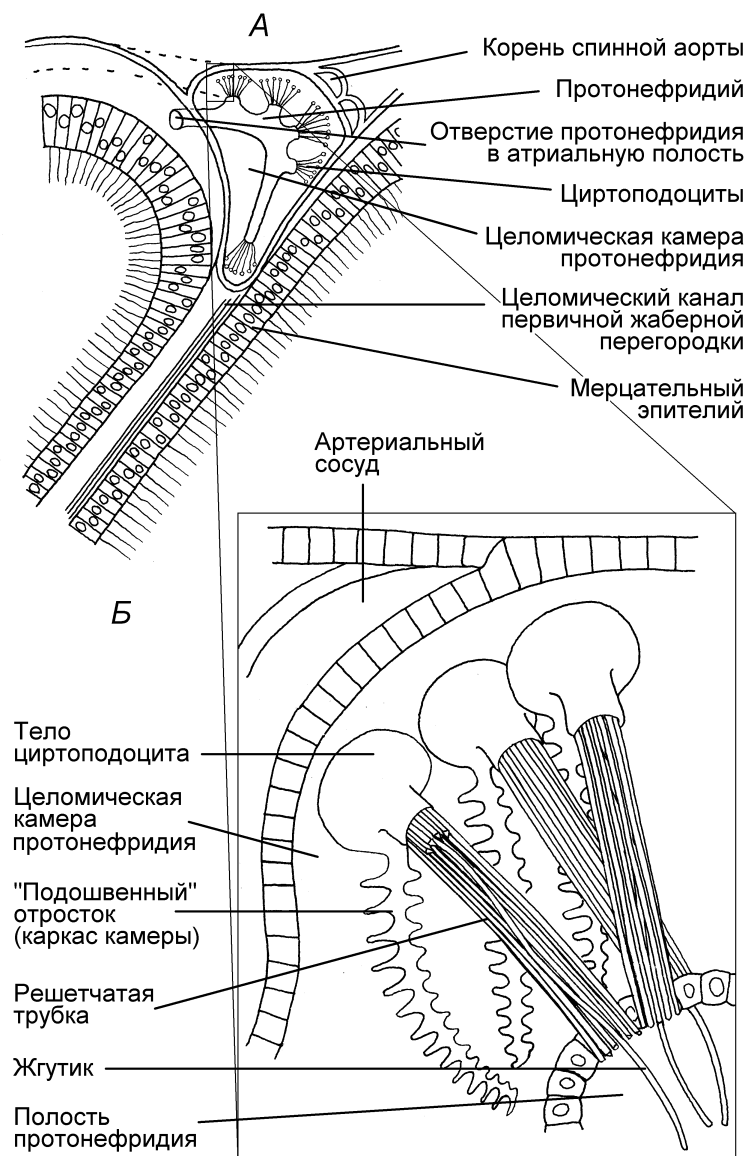


Рис. 131. Строение выделительной системы ланцетника *Branchiostoma lanceolatum*: *A* – обзорная схема вершинной части первичной жаберной перегородки с расположенным в ней протонефридием, *B* – увеличенный фрагмент схемы – группа циртоподоцитов

Выделительная система

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

У ланцетника выделительная система посегментна — своя для каждого сегмента (правда, не миомера, а бранхиомера). Он имеет на каждой стороне по одному протонефридию (рис. 131) — замкнутой на одном конце трубке, открывающейся другим концом в атриальную полость. Начало каждого протонефридия образуют несколько ответвлений, нефростомов, вдающихся в целомическую полость и замкнутых специальными клетками циртоподоцитами. Эти клетки откачивают из целома жидкость, подгоняя ее своим жгутиком. Последний расположен в решетчатой трубке из 10 жестких параллельных стерженьков, которая ведет из целома в полость протонефридия, прободая стенки обеих. Тем самым циртоподоциты создают разрежение в ограниченной камере целома, окружающей нефростом; одновременно жесткий вырост каждой клетки в виде расчески с редкими зубьями участвует в формировании каркаса для этой камеры, не давая ее стенкам спадаться. Поскольку у ланцетника нет сердца, а следовательно, и артериального давления крови, то упомянутое разрежение составляет единственную предпосылку фильтрации мочи из кровяного русла (из сосудистого сплетения, прилегающего к камере сверху).

Почки различных позвоночных в равной мере характеризуются тем, что это более или менее компактный орган, имеющий общий выводной проток. Почка лежит дорсальнее полости тела и свешивается в нее, но отгорожена париетальным листком брюшины. Структурная единица почки — это нефрон, основу которого составляет почечный каналец.

Устройство нефрона

Воронка (или нефростом), ведущая у большинства низших позвоночных из целома в каналец, гонит туда жидкость при помощи ресничек выстилающего ее мерцательного эпителия. Почечное (или мальпигиево) тельце, которым чаще всего начинается каналец (рис. 132 А), существует наряду с воронкой или же вместо нее. Тельце продуцирует так называемую первичную мочу, фильтруя из крови плазму (воду с растворенными в ней веществами, кроме высокомолекулярных). Оно состоит из клубочка (*glomerulus*) особо тонкостенных капилляров, помещенного в чашу с двойными стенками — так называемую боуменову капсулу. Промежуток между ее слоями представляет собой начальное

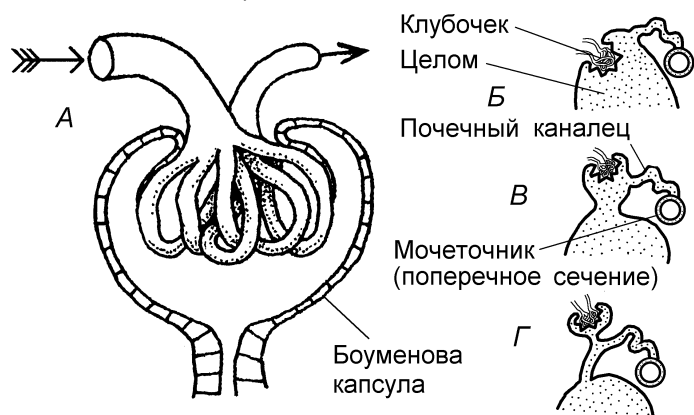


Рис. 132. Мальпигиево, или почечное, тельце (*corpusculum renis*): А – схема строения, Б–Г – схема процесса развития (по Ромеру и Прасонсу, с изменениями)

расширение почечного канальца, фактически — присоединенный к нему фрагмент целомиической полости (рис.132 Б–Г). Внутренняя стенка боуменовой капсулы образована единственным слоем особых клеток звездчатой формы (так называемых подоцитов), неплотно сомкнутых между собой и оставляющих поры. По сосудам клубочка

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

Важное преимущество ультрафильтрации как первого этапа формирования мочи состоит в том, что она не специфична по отношению к составу выводимых веществ — удаляет все подряд.

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

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

Эмбриональные поколения почек

В онтогенезе амниот последовательно формируются 3 поколения почек. Первое из них — пронефрос, предпочка, или головная почка,

канальцы которой развиваются из поsegmentных зачатков, по одному на segment и не имеют мальпигиевых тельц. В типичных случаях они начинаются нефростомами из обособленного отдела целома (внешней камеры пронефроса), в стенке которого располагается крупный фильтрующий клубок капилляров (glomus). Канальцы формируются, как и сомиты, последовательно — спереди назад. От вершин нескольких передних назад, к области клоаки, растет продольный проток, куда открываются канальцы, развивающиеся в последующих segmentах. Это мочеточник головной почки — так называемый пронефрический проток, который позже получит название вольфова канала, или архинефрического протока. Число канальцев обычно менее 10, но у личинок миксин и безногих амфибий пронефрос развивается на протяжении всего туловища (у некоторых миксин эта примитивная картина сохраняется пожизненно).

Второе поколение — мезонефрос, иначе — туловищная, или первичная, почка. Ее нефроны имеют мальпигиево тельце, проксимальный и дистальный отделы извитого канальца (у пластиножаберных как правило отсутствуют воронки, у некоторых костистых рыб отсутствуют почечное тельце и проксимальный извитой каналец). Канальцы мезонефроса образуются каудальнее пронефроса и помногу на каждый segment. В качестве мочеточника функционирует архинефрический проток.

Наконец, третье поколение — это метанефрос, тазовая, или вторичная, почка. Ее нефроны не имеют воронок, но, как правило, включают все остальные компоненты, в том числе, у птиц и млекопитающих, как указано выше — петлю Генле. Нефроны метанефроса развиваются в более каудальной области туловища, чем мезонефрос, и так же помногу в каждом segmente. Тазовая почка обслуживается так называемым вторичным мочеточником (ureter), который развивается как отросток конечного отдела вольфова канала, врастающий в соответствующий участок нефрогенной ткани и стимулирующий формирование канальцев метанефроса.

По традиции в сравнительной анатомии широко распространена несколько упрощенческая точка зрения, согласно которой почки, присущие различным позвоночным во взрослом состоянии, приравниваются этим трем стадиям ее развития у амниот.

Обзор строения почек у позвоночных

Среди круглоротых у некоторых миксин вытянутая вдоль всего тела узкая почка содержит всего по одному нефрону на segment, очень короткие канальцы и потому считается пронефрической. Нужно иметь в виду, что функции выделительной системы у миксин упрощены — это единственные представители позвоночных, не поддерживающие активно

осмотического равновесия с внешней средой – осмоконформеры, в отличие от осморегуляторов. У миноги имеется по несколько нефронов на сегмент, что дает основания относить ее почку к мезонефрической. Но у нее сохраняется яркий примитивный признак: ее клубок артериол не подразделен, он остается общим для всех нефронов почки и тянется тонким жгутом на протяжении всей почки. Примыкающие к нему боуменовы капсулы разделены неполностью, будучи тесно упакованы бок обок одна с другой. Мочеточник тянется вдоль всей почки по ее вентральному краю.

Почку хрящевых рыб, как и у всех остальных анамний, считают мезонефрической. У представителей этой группы аммиак как конечный продукт азотистого обмена обезвреживается путем синтеза из него мочевины, а в почечном канальце имеются отрезки, специализированные в реабсорбции мочевины из первичной мочи в кровь. Благодаря этому осмотическое давление крови повышается, и достигается ее осмотическое равновесие с морской водой. Соль выводится в обход почки – через ректальную железу, которая открывается в задний отдел кишечника. Длинный передний отрезок почки теряет выделительную функцию: у самца его небольшой фрагмент участвует в выведении мужских половых продуктов в качестве посредника между семенником и семяпроводом (вольфовым каналом), а у самки тот и другой просто редуцированы. Задняя часть почки усиленно развита в качестве органа выделения, но обслуживается не вольфовым каналом, а самостоятельным «вторичным» мочеточником, который развивается как отросток конечного участка вольфова канала. У самок некоторых видов редукция передней части почки выражена заметно слабее, чем у самцов.

У пресноводных костных рыб, ткани которых осмотически насасывают воду из внешней среды, главная задача почки — выведение этой избыточной воды путем фильтрации и последующей реабсорбции ценных веществ из первичной мочи. Главные компоненты нефрона — соответственно почечное тельце и проксимальный извитой каналец. Соответственно, велик удельный вес артериального кровоснабжения почек. Удаление продуктов азотистого обмена происходит отчасти в обход почек – аммиак просто вымывается через жабры. У относительно примитивных костных рыб (двоякодышащих, осетровых, костных ганоидов) часть почки и вольфов канал принимают участие в выведении мужских половых продуктов, но архинефрический проток совмещает функции мочеточника и семяпровода, не обнаруживая у самки тенденции к редукции (как и передняя часть почки); добавочных мочеточников не возникает.

У костистых рыб почка не участвует в выведении половых продуктов и не испытывает сколько-нибудь заметного влияния со стороны репродуктивной системы.

У обитателей соленых вод нефроны построены иначе. У морских костистых рыб, осмотически теряющих воду из-за отсоса ее гипертонической внешней средой и пьющих морскую воду для компенсации этих потерь, ультрафильтрация, а вместе с ней и реабсорбция не так важны, как секреция гипертонического раствора, которая имеет место в дистальном извитом канальце; у некоторых рыб (например, у морского конька и других пучкожаберных) эта секреция исчерпывает функцию выделения (нет ни почечных телец, ни реабсорбционных отделов канальцев – это так называемая агломерулярная почка). Особый случай среди морских костных рыб составляет единственная современная кистеперая рыба, целакант латимерия. У нее, как и у акул, достигнуто осмотическое равновесие жидкостей тела с морской водой за счет накопления мочевины.

Венозное кровоснабжение почек у костных рыб, как правило, асимметрично: одна из задних кардинальных вен не распадается полностью на капилляры в почке, а тянется на всем ее протяжении, шунтируя воротную систему. По-видимому, такой шунт необходим для компенсации несовпадения скоростей кровотока через мускулатуру хвоста и через почку, которые определяются совершенно независимыми факторами.

Подчеркивая резкое различие способов осморегуляции у акулых рыб, у латимерии и морских костистых рыб А. Ромер и считает его свидетельством независимого, а, следовательно, и вторичного характера адаптаций этих современных групп к жизни в море. Правда, эта логика вполне совместима с представлением об океане как первичной колыбели и позвоночных, и челюстноротых. Глубокое своеобразие миксин, вообще не регулирующих концентрацию солей в крови, можно рассматривать как результат их пассивного способа вторичной адаптации к жизни в море, но можно считать примитивным признаком, одним из свидетельств коренного отличия не только от челюстноротых, но и от миног.

Амфибии, как и их предки – рипидистии – пожизненно сохраняют связь с пресной водой, обильно поступающей в организм под влиянием осмотического градиента. Тем самым их выделительная система, как и у пресноводных рыб, должна непрерывно удалять избыток воды. В то же время, они, как и все наземные позвоночные, утратили путь выделения продуктов азотистого обмена через жабры (в обход почек).

У самцов бесхвостых амфибий вольфов канал и мезонефрическая почка совмещают функцию выделения с выведением половых продуктов. У самцов хвостатых амфибий обслуживание семенников передними частями почек вытесняет функцию выделения. Передняя часть почки перестраивается точно так же, как у пластиножаберных рыб, вольфов канал специализируется в качестве семяпровода; при задней, функционирующей части почки развивается значительное число

дополнительных мочеточников. У самок эти изменения выражены, как правило, слабее, часть почки, сохраняющая выделительную функцию, простирается вперед немного дальше.

У рептилий, почка которых традиционно считается метанефрической, как и у других амниот, имеется вторичный мочеточник, а вольфов канал у самцов всегда функционирует в роли семяпровода, получая мужские половые продукты из семенника через посредство придатка семенника (epididymis; производного лежащей на этом уровне эмбриональной почки — мезоненфроса).

Хотя для рептилий (прежде всего ящериц), как и для других амниот, известна способность очень сильно концентрировать мочу, абсорбируя из нее воду, петля Генле в нефронах у них отсутствует. Поэтому рептилии не могут создавать в канальцах осмотическое давление выше, чем в крови, но в первичной моче оно исходно ниже — ведь в нее при фильтрации не попадают белки. Благодаря дополнительному коллоидному осмотическому давлению крови в нее диффундирует вода из первичной мочи; в результате ее концентрация поднимается, и малорастворимая мочева кислота кристаллизуется, а значит — удаляется из раствора и не может повышать его осмотическое давление. По мочеточнику выводится жидкая белая кашица, которая дополнительно высушивается почти до твердого состояния в клоаке — опять-таки за счет коллоидного осмотического давления крови. Таким образом, способность ящериц сильно концентрировать мочу определяется низкой растворимостью главного азотсодержащего вещества — мочева кислоты. Хорошо растворимые электролиты, которые могли бы помешать этому процессу, у рептилий активно реабсорбируются из первичной мочи в проксимальном извитом канальце, а из организма выводятся другим путем — через носовые железы, секретирующие гипертонический раствор.

У птиц имеет место близкая картина, хотя часть нефронов снабжена довольно короткой петлей Генле, позволяющей создавать повышенную концентрацию соли в интерстициальной ткани, окружающей канальцы, и тем самым высокий локальный градиент осмотического давления, отсасывающий воду из мочи.

У млекопитающих это свойство выражено еще сильнее: благодаря существованию в нефронах длинных петель Генле они концентрируют хорошо растворимую мочевины, но далеко не в той степени, в какой поддается концентрированию мочева кислота. В связи с этим млекопитающие на нуждаются в использовании отдельного пути для удаления соли и выводят ее с мочой. Наиболее типична для млекопитающих бобовидная форма почки, на вогнутой стороне которой расположена расширенная начальная часть мочеточника — воронкообразная камера с перепончатыми стенками, так называемая лоханка. Если бобовидное тело почки рассечь на две «семядоли», на

разрезе видны две зоны ее мякоти – корковое вещество, содержащее почечные тельца, проксимальные и дистальные извитые канальцы, и мозговое вещество, которое образует обращенные тупыми вершинами в лоханку пирамиды. Пирамиды сложены ориентированными вдоль радиусов кривизны тела почки петлями Генле и собирательными трубочками, открывающимися в лоханку.

А.Ромер (1992) предложил новый подход к классификации почек позвоночных. Как он отметил, представление, будто бы онтогенетические «поколения» почек у амниот отражают их филогенетическую смену в эволюции подтипа позвоночных, грешит схематизмом, попыткой навязать природе некую схему для нашего удобства. Он приводит наблюдения, противоречащие схеме. Например, развитие добавочных мочеточников характерно и для некоторых анамний (в частности, для хрящевых рыб и хвостатых земноводных). Далее, мезонефрос у амфибий использует в своем развитии нефротом до самого заднего конца, хотя по схеме там еще должен бы быть резерв для метанефроса.

В действительности, как указывает А.Ромер, на разнообразие организации почек сильно влияют два фактора, по сути дела представляющие собой разные аспекты адаптивного значения почек. Во-первых, это необходимость осуществления выделительной функции уже на ранних эмбриональных стадиях, чем определяется развитие двух «поколений» провизорных, временных почек, во-вторых, – потребность в выведении мужских половых продуктов, т. е. функции, к которой эти провизорные почки, так сказать, преадаптированы (случайно пригодны вследствие близкого соседства и иной предшествовавшей адаптации к выведению неких продуктов из целома).

В итоге точка зрения А.Ромера на классификацию почек такова. Теоретически мыслимая идеальная примитивная почка, заслуживающая имени голонефрос, должна была содержать по одному нефрону на сегмент на всем протяжении тела и мочеточник, в который они все открывались. К состоянию голонефроса близки почки личинок миксин и гимнофион. Но в них специализированная передняя группа канальцев развивается первой и образует пронефрический проток. У анамний (кроме хрящевых рыб) она даже функционирует на ранних стадиях развития, а затем рано редуцируется. Это пронефрос. Всю остальную часть голонефроса А. Ромер рассматривает в качестве опистонефроса (т. е. задней почки); в этом понятии он объединяет все категории дефинитивной почки позвоночных, сохраняя термины мезонефрос и метанефрос лишь для обозначения различных эмбриональных почек амниот. У всех позвоночных, кроме миксин, строение голонефроса усложнено под действием двух факторов. Во-первых, в нем нарушена простая сегментальная структура (в каждом сегменте образуется множество нефронов, а в задней части туловища исходная сегментация нефротомы вообще стерта), а во-вторых, имела

место конкуренция почки с семенником за вольфов канал, которая протекала с переменным успехом в разных линиях эволюции и во многих случаях привела к формированию вторичных мочеточников.

Органы размножения Эмбриональная дифференциация гонад

Зачаток гонад лежит в нефрогонотоме медиальнее зачатков почки в виде половой складки. Она образована зачатковым (герминативным) эпителием, под которым лежит мезенхима.



Рис. 133. Эмбриональная дифференцировка гонад (из Ромера и Парсонса, с изменениями)

Процесс дифференцировки гонад (рис. 133) начинается с внедрения в зачатковый эпителий первичных половых клеток. Они сохраняются в недифференцированном состоянии (т. е. просто как копии зиготы) в энтодерме задней части кишки, откуда достигают зачаткового эпителия, приползая по брыжейке или приплывая по кровяному руслу. Затем из зачаткового эпителия в глубь мезенхимы вырастают первичные половые тяжи. У самца они в конце концов превращаются в семенные трубочки семенника, в стенках которых идет сперматогенез; зачатковый эпителий у самца дегенерирует. Вырастающие в ту же мезенхиму гистологические компоненты из зачатка почки, тесно примыкающего с латеральной стороны, определяют образование сети семенника, накапливающей и выводящей половые продукты в мезонефрическую почку.

У самки первичные половые тяжи дегенерируют, а зачатковый эпителий гипертрофируется, в нем появляются так называемые вторичные половые тяжи, позже дающие начало фолликулам.

У круглоротых и костистых рыб гонады не имеют связи с почками. У костистых рыб они свернуты в мешковидные образования.

Женская половая система

Яйцевод (мюллеров канал) может развиваться путем отщепления от архинефрического протока (у акул, хвостатых земноводных) или формируется параллельно ему заново (у других тетрапод). Осетровым присущ особый, так называемый мезонефрический яйцевод, короткий и широкий, который А. Ромер рассматривает как ответвление архинефрического канала. Типичный мюллеров канал обычно дифференцируется по длине. В его составе у хрящевых и некоторых костных рыб, амфибий и амниот выделяются воронка, средняя часть, формирующая третичные оболочки яйца, и расширенный маточный отдел. У акуловых рыб воронки уникальным образом сращены между собой на вентральной стороне печени. У типичных млекопитающих — иначе: дистальные отделы яйцеводов полностью срастаются, образуя влагалище (у плацентарных), или же частично разделены — у сумчатых (для них обычны 2, а нередко и 3 влагалища, в результате новообразования центрального, непарного, так называемого влагалищного синуса). Средние отделы яйцеводов формируют у млекопитающих матку разных типов, в зависимости от степени объединения в ней яйцеводов — от двойной (у сумчатых) и двураздельной (у грызунов) матки до двурогой (у хищных, копытных) и простой (как у человека).

У типичных млекопитающих в результате разделения клоаки образовался мочеполовой синус (порой он невелик или даже практически отсутствует, как у многих грызунов).

У костистых рыб мюллерова канала нет, мешковидный яичник непосредственно соединен с абдоминальной порой (позади анального отверстия) или же выпускает при овуляции яйцеклетки в целомическую полость, из которой они потом попадают в абдоминальную пору, окруженную короткой воронкой из складки брюшины (у лососевых рыб).

Половая система самца

У хрящевых рыб, некоторых костных (кроме костистых и многопера), а также у всех тетрапод мужские половые продукты выводит вольфов канал, куда они попадают через участок мезонефрической почки. Их выделительная функция может при этом сохраняться (у примитивных костных рыб, бесхвостых амфибий) или оказывается утраченной, тогда эти органы преарщаются в придаток семенника и семяпровод. Для накопления половых продуктов помимо сети семенника и его придатка (производного мезонефрической почки) могут возникать дистальные расширения вольфова канала (семенные пузырьки). Для этого же в дополнение к последним используются рудименты мюллерова канала (семенные мешки хрящевых рыб, мужские матки млекопитающих).

У позвоночных, обладающих внутренним оплодотворением, самцам, как правило, присущи копулятивные органы. У хрящевых рыб это парные птеригоподии, результат удлинения и усложнения метаптеригиальной части брюшных плавников. У амниот это пенис, исходно раздвоенный валик на вентральной стенке клоаки. Он образован кавернозной тканью и раздувается от переполнения кровью; посередине в нем имеется желобок для спермы, попадающей в него из семяпроводов. Таков пенис у черепах и крокодилов. У чешуйчатых рептилий копулятивный аппарат представлен двумя выворачивающимися мешками из кавернозной ткани, занимающими в состоянии покоя специальные вместилища в толще мышц основания хвоста. Согласно существующему предположению, они соответствуют половинкам такого пениса, как у черепах, и потому названы — гемипенисами (полупенисами).

Среди птиц пенис сохранился у тинаму, бескилевых, гусеобразных и нескольких видов отряда журавлеобразных, остальные его утратили, скорее всего, вторично. Это непарное образование, сложно изогнутое, перекрученное, лишенное билатеральной симметрии. Утрата пениса, видимо, связана с требованиями облегчения тела.

У типичных млекопитающих пенис обособлен в результате разделения клоаки. Внутри него заключен один из ее фрагментов — мочеполовой синус.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Онтогенез центральной нервной системы (ЦНС)

На стадии развития, которая называется нейрулой (рис. 134 *А*), так называемая нейральная эктодерма, расположенная на дорсальной стороне зародыша, формирует нервную пластинку, окруженную нервным валиком. Позже эти образования погружаются в глубину, и кожная эктодерма смыкается над ними. Нервная пластинка сворачивается в продольную трубку, а валики образуют пару так называемых нервных гребней (или ганглионарных пластинок) по бокам от нее. Этот процесс индуцируется подстилающим эктодерму зачатком хордомезодермы (рис. 134 *Б*). Замыкание нервной трубки начинается со средних участков, впереди долго сохраняется невропор, а затем на его месте — углубление на внутренней стороне — *recessus neuroporicus* (рис. 134 *В*). Позади возникает временное соединение с кишечником — нервно-кишечный канал (*canalis neuroentericus*, рис. 134 *Г*).

Дифференциация отделов головного мозга начинается со стадии трех мозговых пузырей: первичный передний мозг (*prosencephalon*), средний мозг (*mesencephalon*) и первичный задний мозг (*rhombencephalon*). На наступающей позже стадии пяти мозговых пузырей первичный передний мозг разделяется на передний (или лучше — конечный, *telencephalon*) и промежуточный мозг (*diencephalon*),

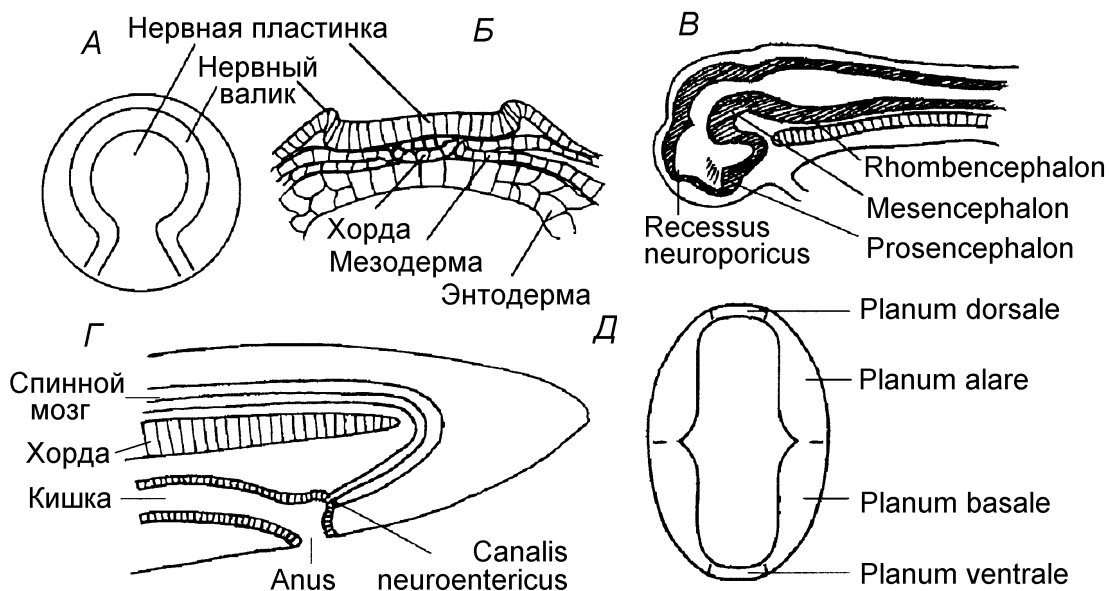


Рис. 134. Развитие центральной нервной системы: *А* — зародыш амфибии на стадии нейрулы, вид со спинной стороны; *Б* — то же, часть поперечного разреза; *В* — сагиттальный разрез мозга; *Г* — сагиттальный разрез каудального отдела зародыша амфибии (поздняя нейрула, схема); *Д* — первичная дифференцировка нервной трубки (схематический поперечный разрез)

средний — сохраняется единым, а первичный задний мозг разделяется на задний — (metencephalon), у большинства классов представленный одним лишь мозжечком (cerebellum), и продолговатый мозг (myelencephalon, medulla oblongata).

Клетки нервной трубки делятся, и дочерние клетки отходят к периферии. Самый внутренний слой, окружающий невроцель, — это так называемая эпендима, эпителий, клетки которого снабжены жгутиками. Это первично наружная сторона эктодермы, лицевая сторона стенки нервной трубки. Дочерние клетки четко делятся на две категории — нейробласты и глиобласты. Нейробласты затем превращаются в нейроны и, переползая в толще стенок нервной трубки, формируют скопления в виде ядерных или корковых структур (слоев). Глиобласты превращаются в клетки нейроглии — опорные элементы (астроциты, олигодендроциты и т. д.).

Усиленное размножение клеток сосредоточено в двух особых граничных бороздках (sulcus limitans), расположенных на внутренней поверхности по бокам нервной трубки (рис. 134 Д). Выше бороздки на каждой стороне располагается область чувствующих нейронов (крыловая пластинка, planum alare), а ниже нее — область двигательных нейронов (базальная пластинка, planum basale). Тонкие дорсальная и вентральная пластинки (соответственно planum dorsale, planum ventrale) лишены нейронов.

Онтогенез периферической нервной системы

Большая часть двигательных нервов формируется как отростки мотонейронов, расположенных в базальной пластинке нервной трубки (т. е. спинного и головного мозга). Остальные нервы, т. е. почти все чувствующие и некоторая часть двигательных, образованы отростками нейронов, расположенных вне ЦНС — в ганглиях.

Спинальные и вегетативные ганглии развиваются из нервного гребня, дающего помимо ряда других клеток нейробласты и шванновские клетки (формирующие миелиновые оболочки мягкотных нервных волокон). Ганглии чувствующих отделов головных нервов развиваются почти исключительно из плакод, специфических утолщений эктодермы на голове зародыша. Передняя плакода — глазная (предглазничная), из нее развиваются осязательные нейроны в ганглии глубокой глазничной ветви тройничного нерва (V_1). Позади глаза располагаются эпибранхиальные плакоды, которые представляют собой закладки ганглиев висцеральных (жаберно-сегментных, эпибранхиальных) нервов (их вкусовых, осязательных и других нейронов). Наконец, над ними лежит дорсолатеральная плакода; в ее центре закладываются слуховой пузырек и ганглии слухового нерва, а на предушной и заушной частях (у водных

позвоночных) — ганглии нервов боковой линии.

Большой интерес представляют факторы, направляющие рост нервных волокон и позволяющие им "найти" обслуживаемые органы в теле зародыша. Опыты показали существование хемотаксиса и некоего механического направляющего фактора (концепция "контактной направленности"). Конус роста нервного волокна (образованный голый протоплазмой и потому чрезвычайно чувствительный) продвигается вдоль вытянутых частиц в жидкой внутренней среде зародыша, а их ориентация отражает изменения его внешней формы (в частности, формирование зачатков конечностей, куда должны вкостить нервные волокна).

Спинальный мозг

У позвоночных обнаруживают определенное разнообразие уже самые общие особенности строения спинного мозга. У миноги он плоский (рис. 135 А), на поперечном разрезе — слабо дифференцирован. У рыб (рис. 135 Б) можно говорить о разделении занятого нейронами участка разреза (серого вещества) на спинные (чувствующий отдел) и брюшные (двигательный отдел) рога. Между спинными рогами очень узкая область занята слабо развитыми восходящими путями. У амниот они развиты сильнее, особенно у млекопитающих. У последних (см. рис. 137) фигура ("бабочка") серого вещества на поперечном разрезе спинного мозга имеет дополнительный выступ, так называемый боковой рог (содержащий висцерально-двигательные нейроны). У черепах в области туловища брюшные рога редуцированы. У птиц в поясничной области (рис. 135 В) имеется значительное расширение невроцеля — так называемый ромбовидный синус (*sinus lumbosacralis s. rhomboideus*), заполненный клетками с жировыми веществами и гликогеном. В этой области спинной мозг развернут (наподобие продолговатого). По бокам он имеет придатки (ядра Гофмана-Келликера, *nucleus marginalis*).

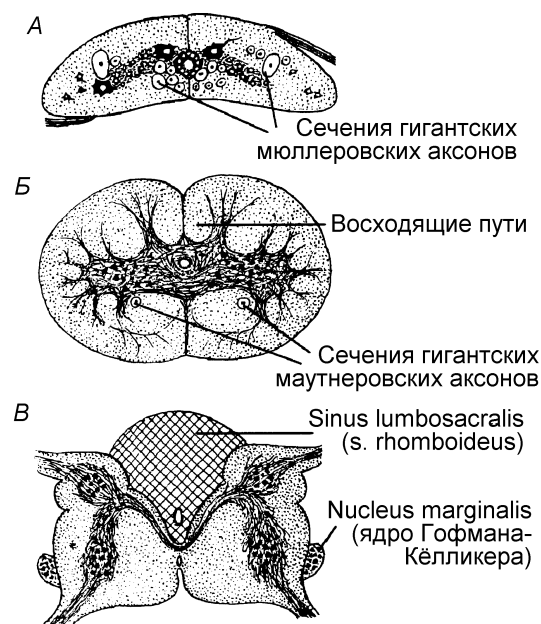


Рис. 135. Схемы поперечного разреза спинного мозга: А — минога; Б — акула; В — птица — крестцовая область (из Гирсберга и Ричеля)

Спинномозговые нервы

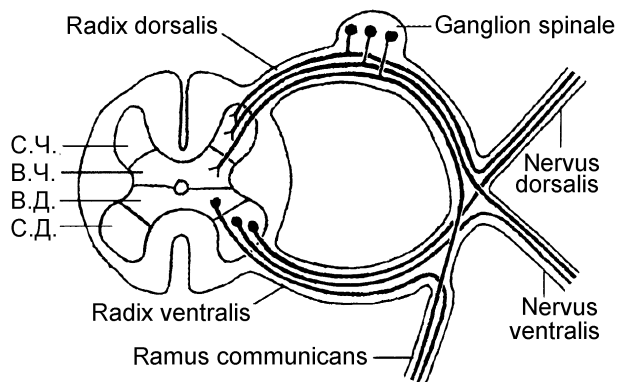


Рис. 136. Схема формирования спинномозговых нервов (на примере млекопитающего). Обозначения в тексте

На рисунке 136 приведена общая схема ветвления спинномозговых нервов одного сегмента на примере млекопитающих. Соматическая чувствительность (С.Ч.) охватывает все органы чувств, кроме вкуса, — болевую, кожную, мышечную, сухожильную и связочную чувствительность. Висцеральная чувствительность (В.Ч.) — это вкус и сигналы от внутренностей.

Объекты соматически-двигательной иннервации (С.Д.) — скелетные мышцы (осевые и мышцы конечностей), висцерально-двигательной иннервации (В.Д.) — гладкие мышцы внутренностей, сосудов и кожи, поперечнополосатая мускулатура глотки (включая челюстную и мимическую), а также железы. Спинной корешок (radix dorsalis), несущий на себе спинальный (спинномозговой) ганглий (ganglion spinale) в виде резкого утолщения немного отступя от спинного мозга, объединяется с брюшным корешком (r.ventralis), после чего образуются три ветви — дорсальный и вентральный спинномозговые нервы (nervus dorsalis, n.ventralis) и соединительная ветвь (ramus communicans) симпатической нервной системы. В спинальном ганглии находятся чувствующие нейроны. Они биполярны, но у амниот оба отростка у основания объединены в общую ножку, чем обеспечивается их компактная упаковка в ганглии: тела клеток располагаются в стороне от пучка отростков. Состав спинномозговых корешков у разных позвоночных различен. У круглоротых в вентральном корешке проходят только соматически-двигательные волокна, корешки не объединяются, соединительной ветви нет. У большинства позвоночных висцерально-двигательные волокна выходят через оба корешка, дорсальные и вентральные корешки перед ветвлением на нервы объединяются, есть соединительная ветвь. Наконец, у млекопитающих все двигательные волокна (не только соматические, но и висцеральные) выходят только через брюшные корешки. У бесчерепных и круглоротых в течение всей жизни, а у акул, многих костных рыб и бесхвостых амфибий лишь у эмбрионов в пределах центральной нервной системы обнаруживаются необычные чувствующие нейроны, отростки которых проходят в спинных корешках; эти нейроны названы дорсальными клетками. Любопытно, что у всех челюстноротых, в том числе и у млекопитающих, они имеются в

среднем мозге в ядре тройничного нерва (обслуживают мышечное чувство челюстной мускулатуры). Таким образом, в строении головного мозга законсервирована древняя, примитивная черта.

Проводящие пути спинного мозга

В формировании нервных волокон, проходящих вдоль спинного мозга, участвуют нейроны трех категорий: чувствующие (афферентные), двигательные (эфферентные), а также вставочные или ассоциативные нейроны, отростки которых и образуют его внутренние проводящие пути.

Восходящие пути, приносящие в головной мозг сигналы от туловища и хвоста, у водных позвоночных развиты слабо. Чувствующие импульсы продвигаются к головному мозгу по ступенькам вставочных нейронов, аксоны которых коротки и достигают головного мозга только из передней части туловища (они тянутся к продолговатому мозгу, мозжечку и среднему мозгу).

Причины слабости восходящих путей у рыб понятны. Местные импульсы обрабатывает спинной мозг, а в головной мозг важная информация передается по головным нервам: от боковой линии — латеральным нервом, а от присущих некоторым костистым рыбам вкусовых почек тела — специальной ветвью VII нерва.

У тетрапод, особенно у млекопитающих, аксоны вставочных нейронов удлиняются и образуют два пучка, проходящих между спинными рогами серого вещества (рис. 137), — это стройный (*fasciculus gracilis*) и клиновидный пучки (*f. cuneatus*).

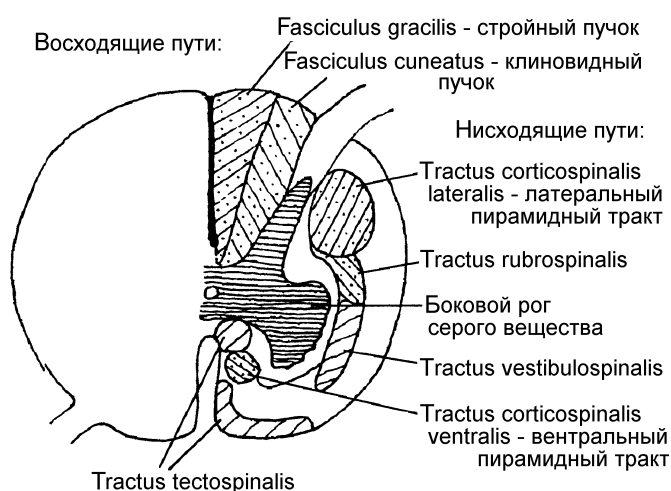


Рис. 137. Схема поперечного разреза спинного мозга человека, показывающая расположение некоторых его проводящих путей. Точками в штриховке обозначены более новые пути (по Гирсбергу и Ричелю, с изменениями)

Нисходящие пути спинного мозга образованы двигательными волокнами. У водных позвоночных при ундуляционном плавании скоординированное сокращение мускулатуры обеспечивается цепочками вставочных нейронов спинного мозга, причем локомоторная волна генерируется в ответ на первичный, запускающий сигнал, поступающий из головного мозга. При нормальном плавании развитие этого процесса начинается от головы. Для

движения задним ходом первичный стимул передается на задний конец спинного мозга по гигантским аксонам. У миноги (рис. 135 А) спинной мозг продольно пронизывают несколько пар аксонов гигантских нейронов, лежащих в продолговатом мозге, так называемых мюллеровских клеток. У рыб (рис. 135 Б), хвостатых амфибий и личинок бесхвостых имеется лишь одна пара аксонов – от гигантских маутнеровских нейронов. Кроме того, у всех позвоночных имеется пучок волокон от двигательных ядер, связанных с внутренним ухом (*tractus vestibulospinalis*, рис. 137).

У амниот от нового важного двигательного центра в среднем мозге — красного ядра — спускается *tractus rubrospinalis* (рис. 137). От центров координации движений в крыше среднего мозга идет *tr. tectospinalis*, особенно хорошо развитый у птиц.

У млекопитающих имеется особый, так называемый пирамидный путь. Он идет от двигательной зоны коры полушарий конечного мозга прямо к двигательным нейронам спинного и продолговатого мозга. Он подразделен на две части; волокна латеральной ветви (*tr. corticospinalis lateralis*; рис. 137) в области продолговатого мозга претерпевают перекрест, т. е. пересекают среднюю линию и иннервируют мускулатуру противоположной стороны тела, вентральная же часть (*tr. corticospinalis ventralis*) сохраняет связь со своей стороной.

Головные нервы

Первые два головных нерва — это особые нервы, уникальные по своей природе. Обонятельный нерв (I, n. olfactorius) образован аксонами рецепторных клеток, расположенных периферически, в обонятельном эпителии носовой полости. Это фактически нейроны, единственный пример первичночувствующих клеток в органах чувств у позвоночных. Нерв входит в конечный мозг.

Зрительный нерв (II, n. opticus) — внутримозговой тракт, сложенный аксонами ганглиозных клеток сетчатки, развивающейся эмбрионально как часть мозга. Он подходит к дну промежуточного мозга, образуя перекрест (*chiasma opticum*) у всех, кроме круглоротых.

Несколько нервов гомологичны брюшным корешкам. Это чисто соматически-двигательные нервы, подобные по набору функциональных компонентов брюшным корешкам миноги. Глазодвигательный нерв (III, n. oculomotorius) иннервирует одну (нижнюю) косую и три прямые мышцы глаза (верхнюю, переднюю и нижнюю), отходит от дна среднего мозга.

Блоковый нерв (IV, n. trochlearis) иннервирует одну мышцу глаза (верхнюю косую), отходит от крыши среднего мозга (в задней ее части), огибает мозг сверху и идет на противоположную (контралатеральную) сторону. Тем самым он образует дорсальный перекрест, хранящий тайну

какого-то важного эпизода к эволюции позвоночных.

Отводящий нерв (VI, n. abducens), отходит от дна продолговатого мозга, иннервирует заднюю, или наружную прямую мышцу глаза и характерный для большинства наземных позвоночных ретрактор глазного яблока, но кроме того – подчерепную мышцу латимерии.

Подъязычный нерв (XII, n. hypoglossus) головным оказывается только у амниот, у большинства же анималий отходит за пределами черепа. Иннервирует подъязычную (гипобранхиальную) мускулатуру, отходит от вентральной стороны продолговатого мозга.

Гомологами спинных корешков можно со значительной долей условности считать висцеральные или жаберные (жаберно-сегментные, эпибранхиальные) нервы. Неполнота гомологии в данном случае связана с тем, что обсуждаемые нервы имеют новые дополнительные эмбриональные источники (плагоды). Согласно классическим представлениям, образцом наиболее типичного строения и полного состава ветвей может служить IX (языкоглоточный) нерв акулы (рис. 138 А), который, иннервирует, условно говоря, первую жаберную щель, поскольку охватывает ее вилкой своих ветвей. Главный довод в пользу гомологии спайнному корешку — состав функциональных компонентов

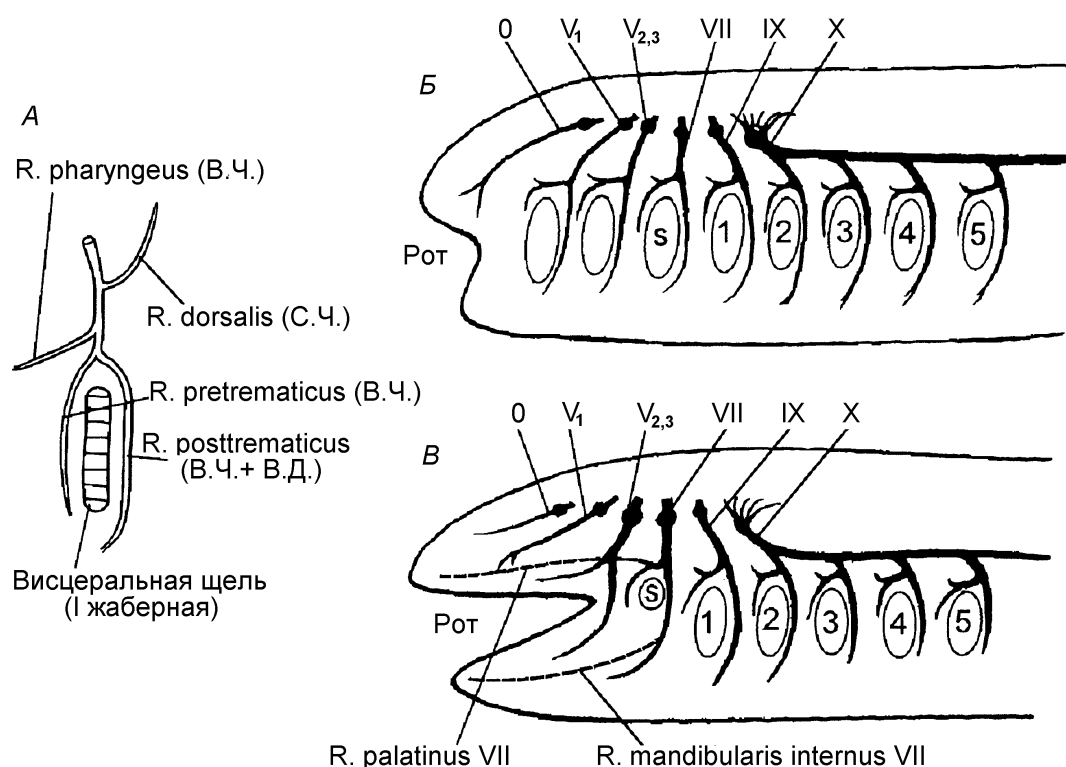


Рис. 138. Строение жаберных (висцеральных головных) нервов у водных позвоночных: А — типичная схема (на примере IX нерва); Б — гипотетическое примитивное состояние системы жаберных нервов; В — картина, характерная для рыб. s — брызгальце (по Ромеру и Парсонсу, с изменениями)

(С.Ч.+ В.Ч.+ В.Д.). В этом нерве различают 4 ветви; предщелевая ветвь (г. pretrematicus; В.Ч.) иннервирует слизистую оболочку на задней стороне подъязычной дуги, защелевая (г. posttrematicus; В.Ч.+ В.Д.) – мышцы I жаберной дуги и слизистую оболочку ее передней поверхности, глоточная (г. pharyngeus; В.Ч.) – слизистую на дорсальной стороне глотки и, наконец, не столь обычная дорсальная ветвь (г. dorsalis; С.Ч.) – кожу в области затылка над I жаберной щелью (точнее, поперечный канал боковой линии, что дает основание относить эту ветвь к латеральному нерву).

По поводу происхождения висцеральных нервов существует следующая гипотеза А. Ромера, которая отражает изложенный выше взгляд на метамерию головы. Представление о предковом состоянии (рис. 138 Б) основано на анатомии головы бесчелюстных панцирников (*Osteostraci*; см. рис. 33), обладавших полным набором висцеральных щелей (среди них третья соответствовала брызгальцу) и дуг. Каждая щель имела типичный висцеральный нерв, а впереди находился особый нерв (прототип конечного, нулевого по счету), иннервировавший кожу (осязание) в стенке обонятельного мешка. Затем у челюстноротых (рис. 138 В) в связи с редукцией передних висцеральных щелей и дуг глубоко перестроились два передних висцеральных нерва (V_1 и $V_{2,3}$), полностью приняв на себя обслуживание соматической чувствительности кожи головы, а нерв подъязычной дуги (VII) перехватил у второго из них висцерально-чувствующую иннервацию челюстной дуги.

Список висцеральных нервов у рыб выглядит следующим образом.

1. Конечный нерв (0, n. terminalis; С.Ч.) отходит от конечного мозга, обеспечивает осязательную чувствительность стенки носовой полости.

2. Глубокий глазничный нерв, передний из двух исходно независимых отделов тройничного нерва (V_1 , n. ophthalmicus profundus; С.Ч.), вполне самостоятельный у многопера (у многих — в период эмбрионального развития), отходит от продолговатого мозга.

3. Собственно тройничный нерв ($V_{2,3}$, n. trigeminus proprius) — видоизмененный висцеральный нерв челюстной дуги. Его предщелевая ветвь (V_2 , г. maxillaris; С.Ч.), иннервирующая верхнюю челюсть, уступает по толщине защелевой ветви (V_3 , г. mandibularis; С.Ч.+ В.Д.), которая иннервирует покровы нижней челюсти и мускулатуру челюстной дуги. Есть вероятный гомолог дорсальной ветви — поверхностная глазничная ветвь (г. ophthalmicus superficialis V, проходящая вместе с родноименной ветвью лицевого нерва). Отходит нерв от продолговатого мозга. Вообще в тройничном нерве господствуют соматически-чувствующие волокна, а висцеральная чувствительность (вкус), по-видимому, вытеснена вследствие чрезвычайно высокой специализации нерва в обслуживании осязания головы как части тела, наиболее ответственной за взаимодействия с внешней средой. Это обстоятельство наводит на мысль, что осязание кожи на голове, которым она снабжена на уникально

высоком уровне, недоступном остальному телу, заслуживает оценки в качестве одного из высших органов чувств.

4. Лицевой нерв (VII, n. facialis; В.Ч.+ В.Д.), нерв брызгальца и подъязычной дуги. Глоточная ветвь названа небной ветвью (r. palatinus VII; В.Ч.), она усилена и распространяется на верхнюю челюсть, обеспечивая ее висцеральную чувствительность. Точно так же аналогичная иннервация нижней челюсти осуществляется внутренней нижнечелюстной ветвью, или барабанной струной (r. mandibularis internus s. chorda tympani VII; второе название происходит из анатомии человека, где этот нерв пересекает барабанную полость). Отходит нерв от продолговатого мозга.

5. Языкоглоточный нерв (IX, n. glossopharyngeus), как указано выше, иннервирует I жаберную щель и I жаберную дугу, отходит от продолговатого мозга.

6. Блуждающий нерв (X, n. vagus) представляет собой "коллектор", объединяющий 4—6 висцеральных нервов, которые иннервируют последние 4—6 жаберных щелей (5 и 6 — у немногих примитивных видов акул) и соответствующие жаберные дуги (под названием r. branchialis X). К висцеральным компонентам этого нерва примыкают 2 других (см. ниже). X нерв отходит от продолговатого мозга.

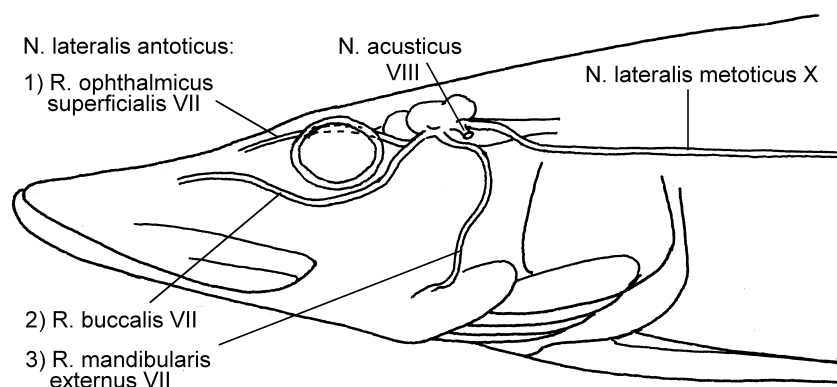


Рис. 139. Расположение ветвей латерального нерва у рыб (на примере обыкновенной щуки *Esox lucius*)

Система латерального нерва (рис. 139) состоит из трех отделов. Ее центральная часть — это слуховой нерв (VIII, n. acusticus), отходящий от продолговатого мозга. Поскольку восприятие звуковых колебаний представляет собой не единственную, а зачастую просто второстепенную роль внутреннего уха, которое снабжает этот нерв, известны попытки заменить классическое название нерва на «более точное», например, статоакустический (n. statoacusticus) или просто восьмой (n. octavus). Эти попытки едва ли заслуживают поддержки. Впереди от него располагается предушной латеральный нерв (n. lateralis antoticus), ветви которого условно

приписаны к лицевому нерву. Это поверхностная глазничная ветвь (r. ophthalmicus superficialis VII), щечная (r. buccalis VII) и наружная нижнечелюстная ветви (r. mandibularis externus VII). Заушной латеральный нерв (n. lateralis metoticus) дает уже упомянутую слабую веточку в состав IX нерва, в основном же считается частью блуждающего нерва (r. lateralis X).

Парасимпатические компоненты — висцерально-двигательные волокна одной из двух категорий вегетативной нервной системы (см. ниже) — добавлены к III, VII, IX и X нервам, особенно — к последнему (это его внутренностная ветвь, r. splanchnicus, за которую он и получил название — блуждающий).

В системе головных нервов у тетрапод имеются существенные отличия от описанной выше картины, которая характерна для рыб. Во-первых, от системы латерального нерва у наземных позвоночных остается лишь слуховой нерв (VIII). Во-вторых, наступил целый ряд изменений вследствие редукции жабер, а именно: от IX нерва остались только вкусовые волокна, ветви к некоторым мышцам глотки и парасимпатический компонент, в X же нерве полностью сохранился мощный парасимпатический ствол, а от жаберных ветвей остались слабые гортанные нервы.

У млекопитающих появление некоторых новых компонентов головных нервов последовало за крупными преобразованиями висцеральных мышц. Во-первых, их мимическая мускулатура, возникающая из вентрального констриктора подъязычной дуги, иннервируется несколькими поверхностными ветвями лицевого нерва как собственного нерва этой дуги. Именно поэтому нерв получил название лицевого и поэтому ветви предушного латерального нерва у рыб были приняты старыми морфологами за его компоненты. Во-вторых, мощное развитие у зверей трапециевидной мышцы повлекло за собой обособление добавочного нерва (XI, n. accessorius), который выделился из блуждающего нерва.

Вегетативная, или автономная, нервная система

Это висцерально-двигательные волокна к гладкой (за редчайшими исключениями) мускулатуре и железам. Волокна двухзвенны, образованы двумя нейронами. Первый из них находится в центральной нервной системе и посылает аксон — преганглионарное волокно — в вегетативный ганглий, где он передает импульс второму нейрону, посылающему постганглионарное волокно уже непосредственно к эффектору. Морфологически и функционально различаются две параллельные системы — симпатическая и парасимпатическая.

Симпатическая нервная система обнаружена у позвоночных,

начиная с рыб. Она включает соединительные ветви (см. рис. 136), ведущие к симпатическим ганглиям (*ganglion sympatheticum*), которые у четвероногих соединены межганглионарными ветвями (*ramus interganglionaris*) в тянущийся сбоку от позвоночника парный пограничный ствол (*truncus sympatheticus*). Симпатические ганглии посылают ветви к внутренним органам, между которыми имеется еще несколько ганглиев. Но в основном ганглии приближены к позвоночнику, преганглионарные волокна коротки, постганглионарные — длинные. Центры располагаются только в спинном мозге, но пограничный ствол продолжается вперед и иннервирует голову.

В парасимпатической нервной системе ганглии приближены к иннервируемым органам или даже лежат в их стенках. Из-за этого преганглионарные волокна длинные, а постганглионарные — короткие. Центры располагаются в головном мозге и в нескольких задних (у млекопитающих — в крестцовых) сегментах спинного мозга.

Парасимпатические компоненты головных нервов заслуживают более детального перечисления. Проходящие в III нерве преганглионарные волокна оканчиваются в ресничном ганглии, который лежит на тыльной стороне глазного яблока; он управляет аккомодацией (иннервируя ресничный мускул) и радужиной (у млекопитающих иннервирует мускул-сжиматель зрачка, у остальных тетрапод — расширитель зрачка). VII нерв несет волокна к 3 ганглиям. Из них крылонебный ганглий посылает волокна к слезным и слизистым железам носовой полости, а подъязычный и подчелюстной — к одноименным слюнным железам. С IX нервом связан околушной ганглий, через который иннервируется одноименная слюнная железа. В X нерве внутренностная ветвь (собственно блуждающий нерв в точном смысле этого слова) — это крупнейший парасимпатический нерв организма. Из крестцовых сегментов спинного мозга парасимпатические волокна иннервируют заднюю часть кишечника и мочевого пузыря.

У рыб симпатическая и парасимпатическая системы в основном делят между собой органы тела, хотя частично имеет место и двойная иннервация. У тетрапод каждая из них все больше расширяет область иннервации вплоть до полного взаимного перекрывания.

Общее строение головного мозга

В основе дифференцировки мозга на главные отделы, видимо, лежали его первичные функциональные связи с высшими органами чувств (рис. 140 А). Так, орган обоняния обусловил формирование конечного мозга, глаз — среднего мозга с его зрительными долями, а внутреннее ухо и боковая линия — формирование мозжечка.

На следующем, более детальном уровне детализации обобщенную

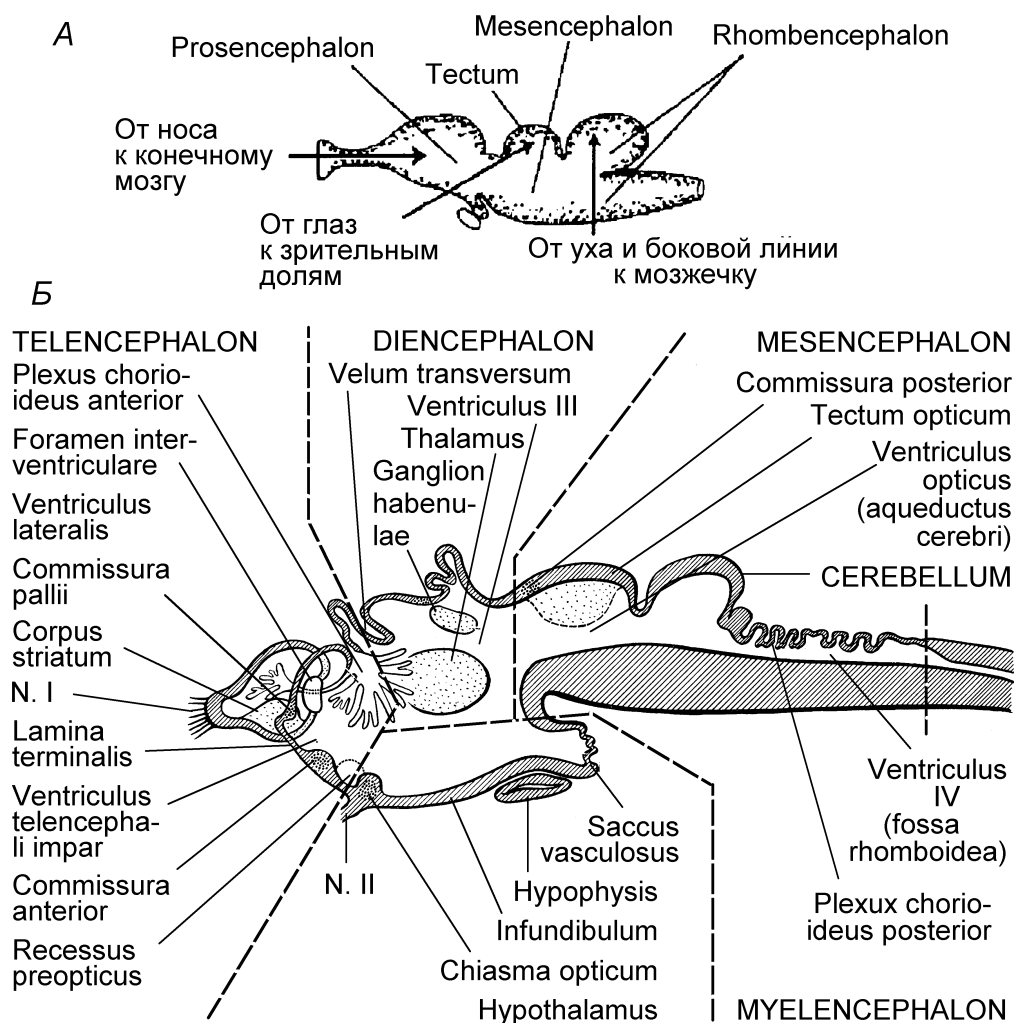


Рис. 140. Общая компоновка головного мозга: *A* — схема связей главных отделов мозга с высшими органами чувств (по Ромеру и Парсонсу); *B* — схема анатомического подразделения мозга (по Бючли из Гирсберга и Ричеля)

схему головного мозга разработал О. Бючли (рис. 140 *B*).

Граница конечного мозга в крыше проходит через поперечный парус (*velum transversum*) и преоптическую впадину (*recessus preopticus*), отсекая от промежуточного мозга передний участок желудочка в качестве непарного желудочка конечного мозга (*ventriculus telencephali impar*). Впереди он ограничен концевой пластинкой (*lamina terminalis*) — непарным элементом конечного мозга. Последний снабжен также парными полушариями с боковыми желудочками (*ventriculus lateralis*), в каждый из которых ведет межжелудочковое отверстие (*foramen inter-ventriculare*). Тонкая крыша конечного мозга образует переднее сосудистое сплетение (*plexus chorioideus anterior*).

Полушарие дорсально образует относительно тонкий плащ (*pallium*), а вентрально — утолщенное полосатое тело (*corpus striatum*). Оба они соединены со своими антимерами (т. е. одноименными образованиями другой половины мозга) поперечными пучками —

комиссурами, расположенными в концевой пластинке. Это комиссура плаща (*commissura pallii*) и передняя комиссура (*c. anterior*) — для полосатых тел.

В промежуточном мозге III желудочек (*ventriculus III*) сдавлен с боков буграми (*thalamus*). Выше лежит парное ядро уздечки, или габенулярное (*ganglion habenulae*). Вентральный отдел, гипоталамус (*hypothalamus*), включает перекрест зрительного нерва (*chiasma opticum*), воронку (*infundibulum*), у рыб — со вздутиями, в частности, сосудистым мешком (*saccus vasculosus*) позади и парой нижних долей (*lobi inferiores*) по бокам. К воронке примыкает гипофиз (*hypophysis*). Задняя граница промежуточного мозга в его крыше — задняя комиссура (*c. posterior*), а вентрально — начало толстого дна стволовых отделов мозга — так называемой покрывки (*tegmentum*).

Средний мозг включает зрительный желудочек (*ventriculus opticus*), или мозговой водопровод (*aqueductus cerebri*), прикрытый сверху зрительной корой («крышей» — *tectum opticum*).

Перепопчатая крыша продолговатого мозга (растянутая дорсальная алпстинка, сросшаяся с содистой оболочкой мозга) образует заднее сосудистое сплетение (*plexus chorioideus posterior*), прикрывающее полость этого отдела, называемую IV желудочком, или ромбовидной ямкой (*fossa rhomboidea*).

Стволовая часть головного мозга

Она в более или менее четкой форме сохраняет следы типичного строения нервной трубки, занимая средний и продолговатый мозг, хотя некоторые следы исходной организации просматриваются еще и в промежуточном мозге.

Уже у низших позвоночных в стволовой части мозга четко проявляется распределение функциональных зон (рис. 141 А), при этом в соответствии со спецификой головы из общих зон выделяются некоторые особые. Таковы особая висцерально-двигательная зона, связанная с поперечнополосатой висцеральной мускулатурой глотки, особая висцерально-чувствующая, иннервирующая вкусовые почки, и две особые соматически-чувствующие — связанная с системой латерального нерва акустиколатеральная зона и получающая волокна зрительного нерва зрительная доля среднего мозга (с ее зрительной корой).

В ходе эволюции позвоночных добавилось еще немало изменений, которые хорошо иллюстрирует схема стволовой части мозга млекопитающих (рис. 141 Б). Двигательные столбы распались на отдельные ядра, в чувствующей области исходные столбы более едины, особенно длинное осязательное ядро тройничного нерва (называемое трактом и заходящее в спинной мозг). Зрительная кора заметно

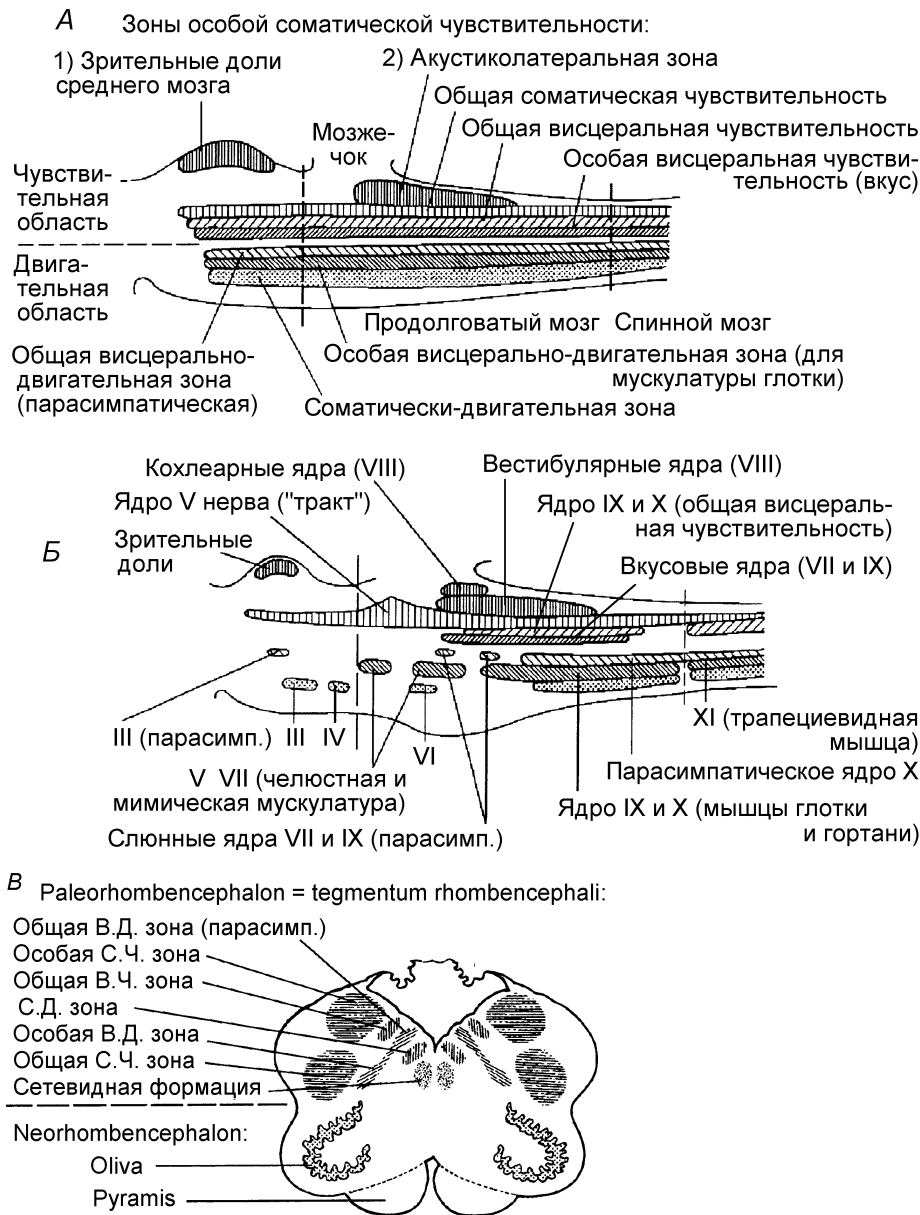


Рис. 141. Строение и эволюция стволовой части мозга. *A, B* — вид сбоку (по Ромеру и Парсонсу, с изменениями): *A* — гипотетическая исходная схема, *B* — картина у млекопитающих; *B* — поперечный разрез продолговатого мозга (по Гирсбергу и Ричелю, с изменениями)

деградировала, в акустиколатеральной зоне выделены кохлеарные (слуховые) и вестибулярные (статические, связанные с поддержанием равновесия) ядра. Вентральнее рассмотренных функциональных зон у амниот (особенно у млекопитающих) имеются дополнительные структуры.

Эти добавочные вентральные образования (рис. 141 *B*) названы новыми — неэнцефальными (neorhombencephalon), в отличие от палеэнцефальных (paleorhombencephalon). Среди палеэнцефальных образований стволовой части головного мозга сетевидная формация

(*formatio reticularis*) все же не так уж стара — характерна только для головного мозга. Это область особой, рыхлой упаковки нейронов, разделенных переплетающимися волокнами, которые формируют огромное множество синаптических контактов. Считается, что это наиболее примитивная, возникшая на ранних этапах эволюции позвоночных модель командного двигательного центра, вырабатывающего ответ с учетом сравнительно небольшого числа поступающих сигналов. У млекопитающих сетевидная формация приобрела некоторые совершенно новые функции, например, она посылает «двигательные» сигналы вверх, к полушариям конечного мозга, активизируя их при пробуждении.

Неэнцефальные части в продолговатом мозге — это оливы (*oliva*) и пирамиды (*pyramis*, пучок волокон), в заднем мозге млекопитающих — мост (*pons*), в среднем мозге — ножки мозга (*crura cerebri*, пучки волокон). Древнее дно нервной трубки располагается выше этих образований, как бы накрывая эти образования сверху и потому названо покрывкой (*tegmentum*).

Мозжечок

Этот отдел мозга развивается целиком из алярной пластинки, а именно, в результате разрастания переднего края ромбовидной ямки. У акулы хорошо заметна боковая часть, ушко мозжечка (*auriculum cerebelli*), иначе старый мозжечок (*archicerebellum*), который получает волокна от акустиколатеральной зоны продолговатого мозга и потому называется также вестибулолатеральной зоной или долей (у амниот — *lobus flocculonodularis*). Тело мозжечка (*corpus cerebelli*), иначе древний мозжечок (*paleocerebellum*), получает из продолговатого мозга осязательные волокна. У акулы тело мозжечка может быть сложноскладчатым, но всегда остается полым внутри.

Внешнее строение мозжечка у позвоночных разнообразно. У круглоротых он совершенно не заметен при осмотре мозга, а выявляется лишь гистологически. У осетровых и мясистолапстных рыб он очень мал. У костистых рыб развит хорошо, отличается тем, что ушки слиты с телом и имеется мозжечковый клапан (*valvula cerebelli*), глубокая поперечная складка, обращенная вперед и погруженная в полость зрительного желудочка среднего мозга.

У амфибий мозжечок очень мал, у рептилий крупнее, но еще полый. У птиц полость складчатого тела мозжечка занята белыми проводящими путями, образующими на сагиттальном разрезе характерный узор — так называемое древо жизни (*arbor vitae*). Имеются мозжечковые ядра, втянутые внутрь мозжечка из области вестибулярных ядер продолговатого мозга. Внешняя форма мозжечка позволяет различить вертикальный ряд из 9 поперечных (горизонтальных) складок — червяк (*vermis*), по бокам от

которого расположены полушария мозжечка (*hemispheria cerebelli*) и небольшие обращенные в бока резкие выступы – клочки (*floculi*), производные ушек.

У млекопитающих имеются все компоненты мозжечка, перечисленные для птиц, включая древо жизни и внутренние ядра. Помимо древнего и старого мозжечка выделяют новый мозжечок (*neocerebellum*), получающий волокна от конечного мозга через мост.

Средний мозг

Средний мозг круглоротых отличается уникальной чертой — тонким перепончатым участком крыши, несущим среднее сосудистое сплетение (*plexus chorioideus medius*), после удаления которого между зрительными долями остается окно. У рыб в области граничной бороздки возникает новый центр для сейсмодатированной системы — боковой линии — так называемое полулунное вздутие (*torus semicircularis*). У амфибий полулунные вздутия после редукции боковой линии принимают акустическую функцию.

У амниот в сетевидной формации в области среднего мозга возникает важный командный (двигательный) центр — красное ядро (*nucleus ruber*). Зрительная кора (сложная, до 6—7 слоев клеток) у большинства позвоночных (кроме млекопитающих) — важный общий координационный центр, который получает почти все волокна зрительного нерва, а также другие сенсорные (чувствующие) волокна, кроме обонятельных.

У млекопитающих подавляющее большинство волокон зрительного нерва направляется в дорсальный таламус (промежуточного мозга), а в зрительной коре оканчивается сравнительно небольшое количество волокон. Зрительные доли, размеры которых сильно уменьшились, сохранили в своем ведении лишь элементарные зрительные рефлексы. Вследствие этого в крыше среднего мозга образовалось четверохолмие (*corpora quadrigemina*). В нем передние холмы (*colliculus anterior*) представляют собой зрительные доли (тектум), а задние холмы (*colliculus posterior*) — полулунные вздутия, выполняющие акустическую функцию и открывшиеся вследствие редукции тектума.

Промежуточный мозг

Общее подразделение промежуточного мозга проведено на основе нерезких бороздок на внутренней поверхности стенки III желудочка, отмечаемых в онтогенезе. Выделяют эпителиум, дорсальный таламус, вентральный таламус (у млекопитающих — еще субталамус) и гипоталамус.

Примечательные части эпителиума — это пинеальный и парапинеальный, или париетальный (передний из двух), органы, а также габенулярные ганглии, получающие волокна от этих органов и от конечного мозга (обонятельные). Они достигают особенно значительного развития у миноги, так что заметны при внешнем осмотре мозга, причем имеют неодинаковые размеры, отчего названы по-русски асимметричными ганглиями (свое латинское название они получили от уздечки, *habenula* — детали рельефа крыши промежуточного мозга у человека).

Дорсальный таламус у круглоротых содержит важный координационный центр, получающий, в частности, зрительные волокна, а также волокна от продолговатого мозга. У рыб здесь имеется зрительный центр, у амфибий обнаружены восходящие волокна, которые можно рассматривать как слабое проявление тенденции, характерной для амниот.

У зауропсид отдел развит хорошо, в нем много восходящих путей. Это «прихожая» на пути импульсов к центрам конечного мозга. У млекопитающих то же самое, но выражено еще сильнее, в дорсальном таламусе много важных ядер на пути афферентных импульсов. В частности, характерны медиальное коленчатое тело (*corpus geniculatum mediale*) — акустический центр, получающий волокна от кохлеарных ядер и заднего холма четверохолмия — и латеральное коленчатое тело (*c. g. laterale*) — зрительный центр, получающий подавляющую часть волокон зрительного нерва. Вообще в дорсальном таламусе всегда имеются только восходящие пути.

Вентральный таламус неплохо развит у рыб, но особенно велик у млекопитающих. В основном он содержит нисходящие, т. е. двигательные, пути.

Из компонентов гипоталамуса перекрест зрительного нерва, который вовсе отсутствует у круглоротых, у высших позвоночных может быть неполным, в частности — при бинокулярном зрении (например, у человека, рис. 142), благодаря чему картины, воспринимаемые обоими глазами, обрабатываются совместно (от левой половины поля зрения — правым полушарием, а от человека правой — левым).

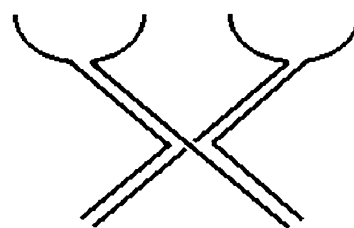


Рис. 142. Схема перекреста зрительных нервов у

Сосцевидные тела (*corpura mamillaria*) — парный обонятельный центр, расположенный непосредственно позади воронки.

Гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная зона

Для типичных нейронов вполне обычны, хотя и должны считаться побочными, такие свойства, как транспорт веществ вдоль аксона и секреция медиатора в синаптическое пространство. В гипоталамусе, а также в урофизе костистых рыб располагаются специализированные в этом отношении нейроны.

Они встречаются уже у ланцетника — в его так называемом инфундибулярном органе, который назван так, поскольку считается возможным гомологом обсуждаемой системы позвоночных, расположенной в области воронки гипоталамуса (*infundibulum*). Он имеет специализированные нейроны в вентральной стенке переднего расширения полости нервной трубки.

Гипофиз возникает у позвоночных в месте контакта воронки с участком эктодермы из крыши ротовой полости (стомодеума). Этот участок эктодермы образует глубокое впячивание навстречу вентральной поверхности промежуточного мозга (воронке) — так называемый карман Ратке, или питуитарный мешок.

Нейрогипофиз, задняя доля гипофиза, — это стенка воронки. Аденогипофиз — производное питуитарного мешка, образующее контакт со стебельком воронки в двух местах. Своим концом питуитарный мешок срастается с нейрогипофизом — это дистальная контактная зона. Поверхность соединения нередко зубчата, пограничная область аденогипофиза получила название промежуточной доли. Второй контакт питуитарного мешка, не столь плотный, достигается с проксимальным участком стебелька; соответствующий участок аденогипофиза называется вороночной, или бугровой частью (*pars tuberalis*; наиболее четко он выделен у млекопитающих).

Основная часть аденогипофиза — это передняя доля. Нейросекреторное ядро (скопление специализированных нейронов), у амниот называемое преоптическим (*nucleus preopticus*), а у амниот подразделенное на два, расположено в основании воронки — в так называемом сером бугре (*tuber cinereum*). От него пучок нейросекреторных аксонов в виде особого тракта направляется по стенке воронки к нейрогипофизу, оканчиваясь близ его внешней поверхности, густо оплетенной капиллярами. У миноги нейрогипофиз представлен лишь тонкой стенкой воронки, у вышестоящих позвоночных он утолщен за счет образования складок.

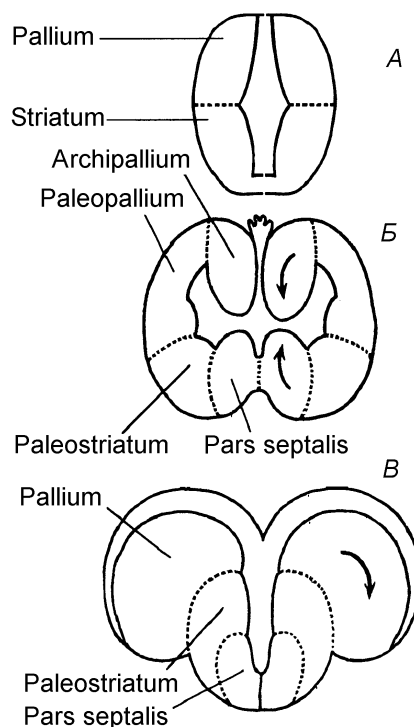
За пределы головного мозга аксоны нейросекреторных нейронов не выходят и аденогипофиза, производного от кармана Ратке, не достигают. Туда нейросекрет попадает с током крови — через посредство кровеносных сосудов, которые получают его, контактируя с волокнами упомянутого тракта в утолщении стенки воронки — так называемом

срединном возвышении (*eminentia mediana*), хорошо выраженном у двоякодышащих рыб и тетрапод. Отсюда венки идут в переднюю долю, образуя там у амниот специальную воротную систему (это так называемая проксимальная контактная зона).

Конечный мозг

Основные компоненты конечного мозга (рис. 143 *А*) — это плащ, обычно занимающий его дорсальную и латеральную поверхности, и полосатое тело, части которого расположены вентрально и медиально. Плащ у анималий подразделяется на две части — старую кору (*archipallium*) и древнюю кору (*paleopallium*), в составе полосатого тела различают древнюю часть (*paleostriatum*, так обычно и называемую по-русски — палеостриатум) и септальную (*pars septalis*).

Для большинства позвоночных характерен конечный мозг, каждая половина которого так сворачивается в поперечной плоскости, что ее верхний и нижний медиальные края сближаются (рис. 143 *Б*). Такой конечный мозг называется инвертированным, у тетрапод его сворачивание приводит к разделению на два полушария. Для многопера и костистых рыб характерен эвертированный конечный мозг (рис. 143 *В*), в котором каждая половинка сворачивается в противоположном направлении, т. е. область плаща отвернута латерально, а свободная от нейронов дорсальная пластинка сильно растянута и целиком прикрывает конечный мозг сверху. С этой точки зрения неверно старое представление, будто эти рыбы полностью лишены плаща, тонкая крыша конечного мозга лишена у них нервных клеток и, разрушив ее, мы открываем полосатые тела.



У рыб и амфибий конечный мозг практически чисто обонятельный. В его пределах архипаллиум — высший центр. Есть высшие обонятельные центры и за пределами конечного мозга — это габенулярные ганглии, стенки воронки, а у рыб еще так называемой круглое ядро вентрального таламуса.

Рис. 143. Схема поперечного среза конечного мозга рыб при разных формообразовательных тенденциях: *А* — исходное, недифференцированное состояние; *Б* — инвертированный мозг; *В* — эвертированный мозг (по Гирсбергу и Ричелю)

У рептилий в области полосатых тел появляется высший координационный центр — неостриатум (neostriatum), осуществляющий свои важные функции благодаря сигналам от всех органов чувств, кроме органа обоняния, достигающих его через дорсальный таламус. У некоторых рептилий (особенно у черепах) такой же по значению участок, получающий восходящие волокна, появляется и в плаще — между древней и старой корой. Это так называемая дорсальная кора, как бы прототип 6-слойной новой коры (neopallium s. neocortex) млекопитающих.

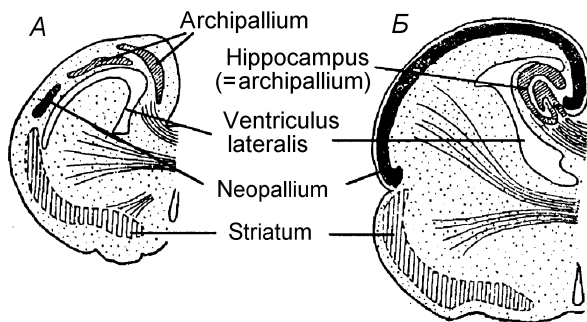


Рис. 144. Поперечный разрез полушария конечного мозга: А — у рептилии, Б — у млекопитающего (из Шмальгаузена)

У птиц неостриатум резко гипертрофирован, он образует новые подразделения (epistriatum, hyperstriatum), весьма разнообразные по деталям внутренней структуры серого вещества (комбинации слоистых скоплений нейронов и ядер). Любопытная особенность конечного мозга птиц — восходящий путь, так называемый тройнично-септальный пучок (fasciculus quintoseptalis), по которому осязательная информация передается из ядра тройничного нерва в обонятельную область, отчасти восполняя слабость обоняния для поддержания «орального чувства» — способности к ближней ориентации в окрестностях клюва (от латинского os — рот). Наиболее дорсальный отдел гиперстриатума содержит зону, ответственную за элементарную рассудочную деятельность.

Для конечного мозга млекопитающих наиболее характерно колоссальное разрастание неопалиума (рис. 144), который оттесняет архипаллиум в медиальном направлении и затем «загоняет» его в глубину, где он располагается в дне бокового желудочка в виде рулета под названием морского конька (hippocampus). Дальнейшее увеличение площади неопаллиума достигается за счет образования извилин и разделяющих их борозд, в глубине которых располагается его значительная (у многих зверей и у человека — доминирующая) доля.

По мере разрастания неопаллиума комиссура плаща в концевой пластинке (рис. 145) разделяется на две части —

восходящий путь, так называемый тройнично-септальный пучок

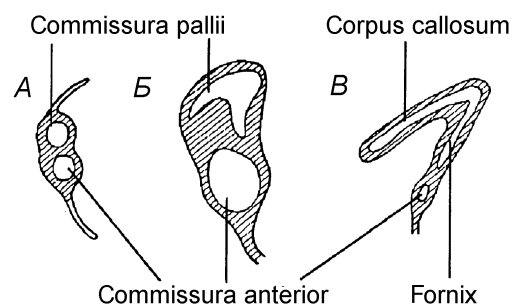


Рис. 145. Сагиттальный разрез концевой пластинки конечного мозга с комиссурами (вид слева): А — рептилия; Б — сумчатое млекопитающее; В — плацентарное млекопитающее (из Шмальгаузена)

мозолистое тело (*corpus callosum*) для неопаллиума и свод (*fornix*), поперечные волокна которого обслуживают гиппокамп. Но кроме того, эта теперь уже двойная комиссура растягивается по направлению назад согласно общему смещению полушарий, сопровождающему относительное увеличение их массы.

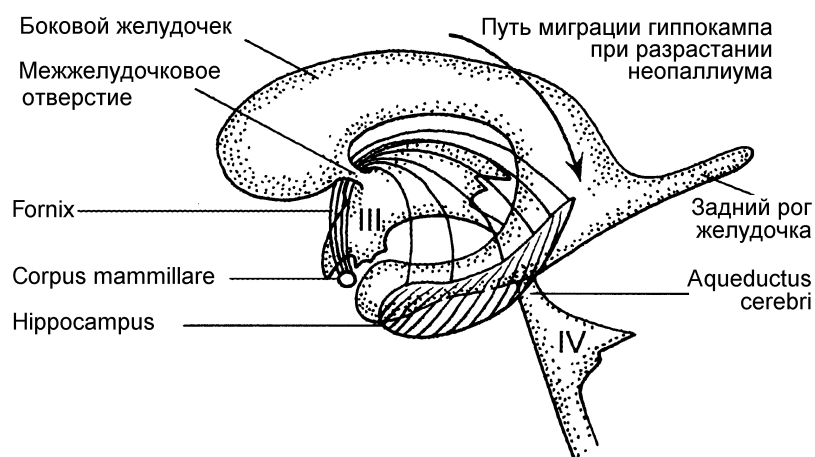


Рис. 146. Расположение гиппокампа, сосцевидного тела и соединяющего их обонятельного пути (*fornix*) по отношению к слепку желудочков мозга человека (по Ромеру и Парсонсу, с изменениями)

Полушария разрастаются не вокруг непарной части конечного мозга, а расползаются подобно тесту назад и затем вниз, прикрывая промежуточный и средний мозг. На рисунке 146, изображающем слепок желудочков мозга человека, показан также гиппокамп, а стрелкой — путь его смещения при упомянутом разрастании полушарий. На этом рисунке изображены волокна *fornix*, лежащие в парасагиттальной плоскости и образующие высший обонятельный путь из архипаллиума (гиппокампа) к сосцевидному телу (*corpus mammillare*) в области воронки.

Обонятельная луковица и древняя кора (грушевидная доля) — обонятельные зоны, относящиеся к исходным компонентам конечного мозга и глубоко редуцированные у человека. Как показывают электрофизиологические опыты по выявлению функциональных участков новой коры у землеройки и человека (рис. 147), в неопаллиуме последнего много «молчащих» зон, т.е. не обнаруживающих непосредственных функциональных ответов. Это ассоциативные зоны, вовлеченные в

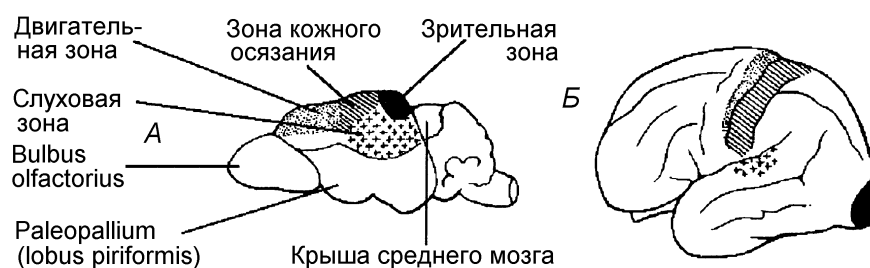


Рис. 147. Функциональные зоны новой коры: А — у землеройки, Б — у человека

осуществление высших психических функций.

Перечислим основные связи функциональных зон коры. Для двигательной зоны это — пирамидный путь, для соматически-чувствующей — так называемая система медиальной петли, для слуховой — система латеральной петли, для зрительной зоны — путь через латеральное коленчатое тело таламуса.

Головной мозг как целое

Для начала перечислим некоторые общие связи мозжечка (рис. 148). У большинства позвоночных он получает волокна (показаны сплошными линиями), с одной стороны, от акустиколатеральной зоны продолговатого мозга и от осязательных (и проприоцептивных, т. е. ответственных за восприятие собственной позы и степени напряжения мышц) ядер с информацией о реальных перемещениях тела и его частей, с другой — от двигательных центров тектума с информацией о подаваемых двигательных командах.

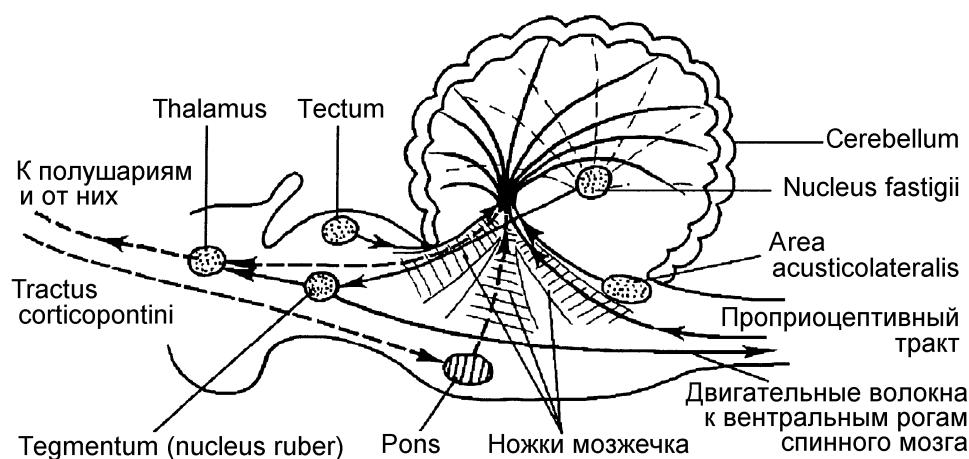


Рис. 148. Общие связи мозжечка. Образования, специфичные для млекопитающих, заштрихованы или показаны пунктирной линией (по Ромеру и Парсонсу, с изменениями)

В мозжечке происходит сопоставление поданных команд с реальными движениями, по результатам которого он генерирует слабые тормозные сигналы, которые посылает по специальным волокнам к двигательным центрам (тегментум), умеряя уровень посылаемых ими двигательных команд.

У млекопитающих добавляются компоненты, показанные на рисунке пунктиром и штриховкой. Во-первых, это мост (pons) с его ядрами, а во-вторых, — связи с командными центрами в полушариях конечного мозга, устанавливаемые через мост и таламус.

Общая конструкция мозга амниот показана при помощи

«проволочных диаграмм», разработанных А. Ромером. Для рептилий (рис. 149) на ней отражены такие особенности дифференциации центров, как важная роль и мощное развитие зрительных долей среднего мозга, хорошее развитие таламических ядер (особенно дорсальных), представленные в конечном мозге высшие центры — неостриатум и неопаллиум, наконец, выделение сетевидной формации среднего мозга.

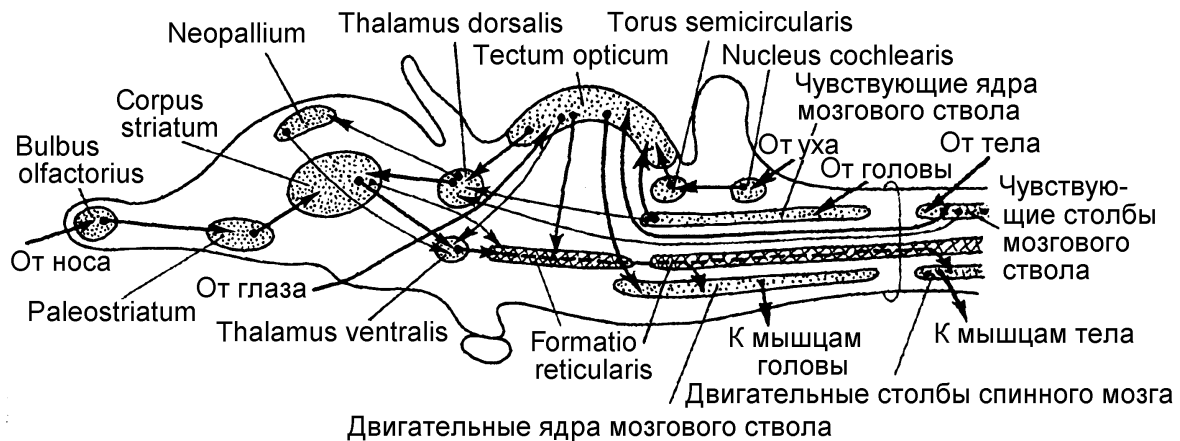


Рис. 149. "Проволочная диаграмма" мозга рептилий (по Ромеру и Парсонсу, с изменениями)

Показаны главнейшие афферентные пути. Система латеральной петли ведет от уха через кохлеарные ядра, полулунные вздутия в тектум и дальше через дорсальный таламус в высшие центры конечного мозга. Система медиальной петли тянется от соматически-чувствующих центров спинного и продолговатого мозга в тектум и через дорсальный таламус в конечный мозг. От носовой полости обонятельные сигналы идут через обонятельную луковицу и древние центры конечного мозга. Наконец, от глаз сигналы направляются в тектум (а затем — через него и дорсальный таламус в конечный мозг).

Основные эфферентные (двигательные) пути показаны из двух командных центров. Во-первых, — от тектума к двигательным ядрам продолговатого (непосредственно и через сетевидную формацию) и спинного мозга (только через сетевидную формацию). Во-вторых, — от высших центров конечного мозга через вентральный таламус и сетевидную формацию.

«Проволочная диаграмма» мозга птиц (рис. 150) изображает сходную картину с тем, что отмечено для рептилий, но дополнительно показаны некоторые важные особенности. Это меньшая роль тектума и возросшая роль полосатых тел; мощное развитие тегментальных ядер (в том числе, красного ядра, выделившегося из сетевидной формации); более прямые пути к двигательным ядрам и столбам от высших центров конечного мозга (через тегментальные ядра) и тектума, наконец, это элементарные рефлекторные пути продолговатого мозга.

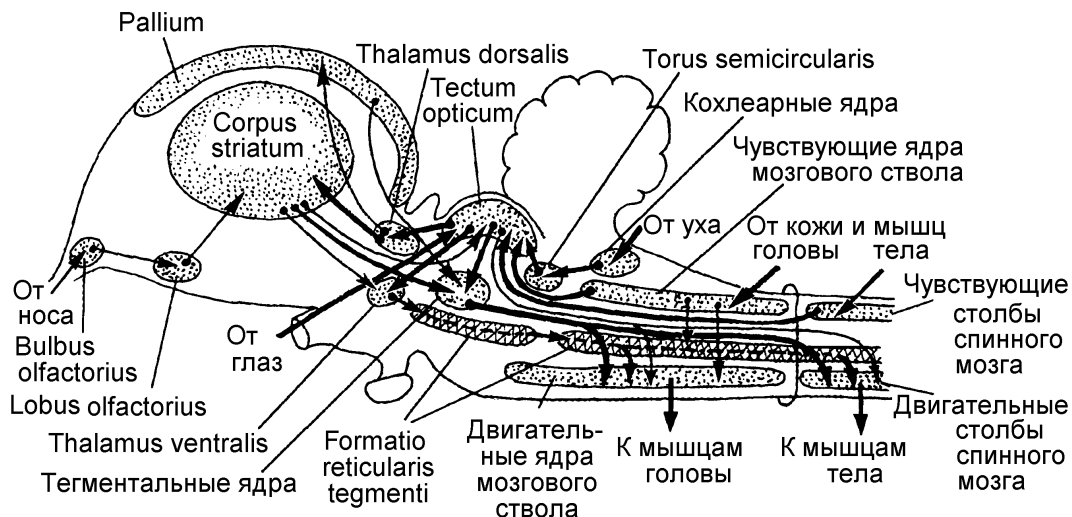


Рис. 150. "Проволочная диаграмма" мозга птиц (по Ромеру и Парсонсу, с изменениями)

На аналогичной схеме для млекопитающих (рис. 151) отражены следующие особенности: ведущая роль коры конечного мозга; редукция зрительных долей (тектума); высокая степень дифференцировки дорсального таламуса. Показан своеобразный основной зрительный путь — через латеральное коленчатое тело в кору конечного мозга, так что лишь малая доля зрительного тракта попадает в передние холмы четверохолмия (тектум). Система латеральной петли (восходящий, слуховой путь) идет на этой схеме через кохлеарные ядра, задние холмы четверохолмия (полулунные вздутия), отчасти мимо них и, наконец, через медиальное коленчатое тело — к коре конечного мозга. Система медиальной петли (восходящий путь для соматической чувствительности) включает стройное и клиновидное ядра (*nucleus gracilis*, *n. cuneatus*), где кончаются одноименные пучки. Показан пирамидный моторный путь —

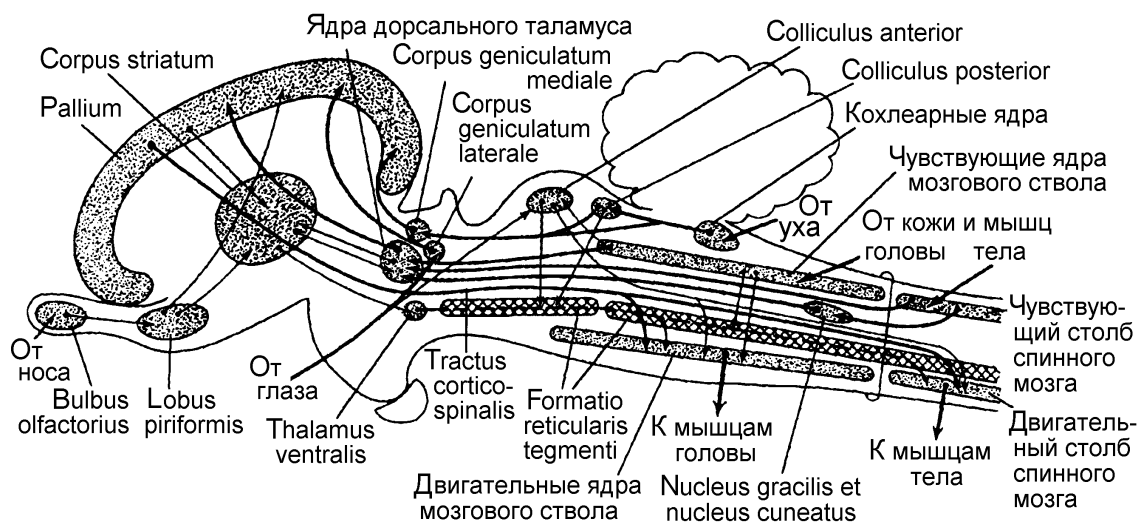


Рис. 151. "Проволочная диаграмма" мозга млекопитающих (по Ромеру и Парсонсу)

волокна, непосредственно ведущие от двигательной зоны коры конечного мозга к двигательным ядрам и столбам продолговатого и спинного мозга. Он используется для выполнения нестереотипных двигательных актов при высоком уровне произвольного контроля. Наконец, изображены некоторые компоненты так называемой «экстрапирамидной» моторной системы (сборное понятие), включающей участок коры, полосатые тела, вентральный таламус и сетевидную формацию — для стереотипных движений, реализации выработанных двигательных навыков.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Чтобы провести общую классификацию органов чувств, предварительно необходимо разобраться в некоторых понятиях. Важнейшее из них — первичночувствующие клетки, которые у беспозвоночных образуют основу всех органов чувств. Фактически это нейроны, возникающие из эктодермы (конкретно, из ее утолщений — плакод — и ее производного — нервного гребня). Они сами генерируют сигналы и передают их в центральную нервную систему по своим отросткам.

У позвоночных известны две категории таких клеток. Во-первых, это эпителиально-чувствующие клетки, которые располагаются на поверхности тела. У позвоночных таковы лишь обонятельные рецепторы. Тела этих клеток лежат в глубине обонятельного эпителия (рис. 152), а короткие периферические отростки с волосками выходят на его поверхность. Во-вторых, это нервно-чувствующие клетки, которые погружены глубже — для защиты от возможных повреждений. Они находятся в ганглиях чувствующих нервов — головных и спинальных; с поверхностью тела и другими объектами иннервации связаны сильно удлинненными периферическими отростками.

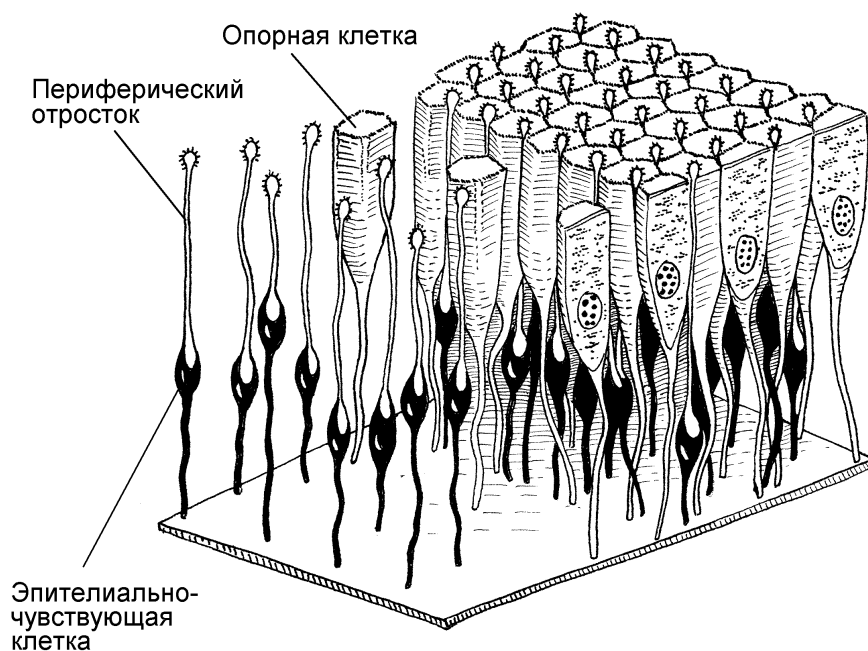


Рис. 152. Схема строения обонятельного эпителия млекопитающих

Существуют также вторичночувствующие клетки, которые генерируют импульсы, но сами их передавать не могут; для передачи используются периферические отростки нервно-чувствующих клеток.

С учетом изложенного выше общая классификация органов чувств выглядит следующим образом.

1. Орган с эпителиально-чувствующими клетками — орган обоняния.
2. Органы чувств с нервно-чувствующими клетками и сравнительно элементарными периферическими аппаратами — свободные нервные окончания и инкапсулированные органы.
3. Органы чувств с вторичночувствующими клетками:
 - а) органы акустиколатеральной системы;
 - б) органы вкуса.
4. Органы чувств центральной нервной системы:
 - а) глаза;
 - б) глазоподобные органы эпиталамуса.

Орган обоняния

Орган обоняния развивается из парной обонятельной плакоды на переднем конце зародыша. У водных позвоночных на интересующем нас уровне организации в нем заслуживают внимания такие аспекты, как образование розетки складок на поверхности рецепторного эпителия, а также механизмы принудительного омывания.

Для миноги характерна непарная ноздря, и хотя круглоротых считают ближе родственными девонским одноноздревым, нежели двуноздревым, некоторые особенности ее морфологии могут наводить на мысль о вторичности объединения ноздрей. Во-первых, это следы парности обонятельной капсулы, заметные на фронтальном (горизонтальном) разрезе, во-вторых, — развитие в онтогенезе крупной верхней губы (образующей присасывательную воронку), которая стягивает между собой

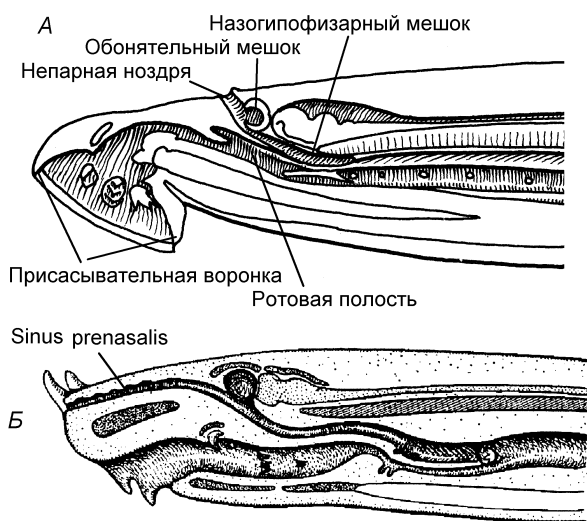


Рис. 153. Различия в положении органа обоняния у круглоротых: А – Сагиттальный разрез головы миноги (*Lampetra fluviatilis*), Б – то же – миксины (*Muxine*; из Гирсберга и Ричеля)

такие исходно разнесенные органы, как ноздри и питуитарный мешок. Тем самым сформирован назогипофизарный мешок, который отделен мягкой стенкой от ротовой полости. При создании в ней разрежения он наподобие пипетки втягивает через ноздрю воду, которая благодаря специальной системе клапанов забрасывается и в носовую полость.

У миксин (рис. 153) имеется непарный аналог ноздри — так называемый преназальный синус (*sinus prenasalis*) — и аналог назогипофизарного мешка, открывающийся в ротовую

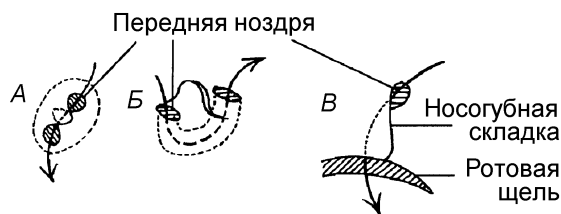


Рис. 154. Схема строения ноздрей рыб, вид снизу: А — катран; Б — костистая рыба; В — скат

сквозным потоком при движении рыбы — за счет внешней обтекающей струи. У акул (рис. 154 А) ноздря разделена свободно налегающими друг на друга выступами, у костных рыб (рис. 154 Б) они срастаются.

У относительно малоподвижных рыб принудительное омывание происходит под влиянием жаберного дыхания — благодаря разрежению в ротоглоточной полости при наборе очередной порции воды. У скатов и некоторых акул обычный выступ на переднемедиальной стенке ноздри увеличивается, образуя так называемую носогубную складку (рис. 154 В), переносящую заднюю ноздрю на край ротовой щели. Среди костистых рыб встречается принцип пипетки и даже аналогия хоанам.

По поводу происхождения хоан у кистеперых рыб — рипидистий (предков тетрапод) существует гипотеза И.И. Шмальгаузена, построенная на основании изучения онтогенеза хвостатых амфибий. Задняя ноздря переползала на край верхней челюсти и затем — на крышу ротовой полости, по пути разрезая подглазничный канал боковой линии и зубной ряд. Передний фрагмент канала затем превратился в слезно-носовой проток (ductus nasolacrimalis).

У тетрапод от органа обоняния потребовалась новая адаптация — к восприятию пахучих веществ из воздуха. Правда, на дне обонятельного мешка у них обычно имеется также орган обоняния в жидкости (так называемый вомероназальный, или яacobсонов орган).

Принудительная вентиляция носовой полости реализуется с одновременным использованием этой полости для дыхания. При этом должны выполняться два условия: во-первых, необходимы внутренние ноздри, хоаны, а во-вторых, защита слизистой оболочки и обонятельного эпителия от высыхания. Средством такой защиты служат прежде всего многоклеточные железы носовой полости и собственно обонятельного эпителия (так называемые Боуменовы железы, отсутствующие у двоякодышащих рыб, несмотря на существование хоан). Помогают против высыхания также и многоклеточные железы глазницы — благодаря наличию слезно-носового протока.

В соответствии с двойственной функцией носовой полости ее эпителий дифференцируется, способствуя подразделению полости на обонятельный и респираторный отделы. Обонятельный эпителий

полость наподобие хоаны. В результате сосущие движения вызывают поток воды по этому каналу с заходом в обонятельный мешок.

Рыбам присуща двойная ноздря: имеются входное и выходное отверстия, которые обеспечивают омывание носового мешка

занимает дорсальную, медиальную и вентральную стенки главной полости, а также медиальную половину добавочной, вомероназальной полости. Респираторный эпителий располагается впереди и на латеральной стенке носовой полости. Вомероназальный орган у рептилий (особенно он развит у варанов и змей) и млекопитающих несет дополнительные отверстия, соединяющие его с ротовой полостью (рептилии, обладающие раздвоенным языком, вносят с его помощью пробы для анализа через эти отверстия).

Свободные нервные окончания и инкапсулированные органы

Свободно оканчивающиеся разветвления периферических отростков нервно-чувствующих клеток обеспечивают болевую чувствительность. Инкапсулированные органы представляют собой довольно длинную нить такого рода, уложенную более или менее густым сплетением и заключенную в соединительнотканную оболочку. Эта оболочка различна по характеру, она способствует специфической настройке чувствительности окончания на определенный физический агент. В нее проникает также тонкий безмякотный (не имеющий миелиновой оболочки) побочный нерв, по-видимому, вегетативный, регуляторный. Примером могут служить тельце Руффини — тепловой рецептор млекопитающих (рис. 155 А) или рецептор холода колбочка Краузе. Пластинчатые тельца обладают соединительнотканной капсулой правильной формы, билатерально-симметричные; к ним относятся осязательные тельца (механорецепторы) — тельца Гербста у птиц и Фатер-Пачини (рис. 155 Б) у млекопитающих.

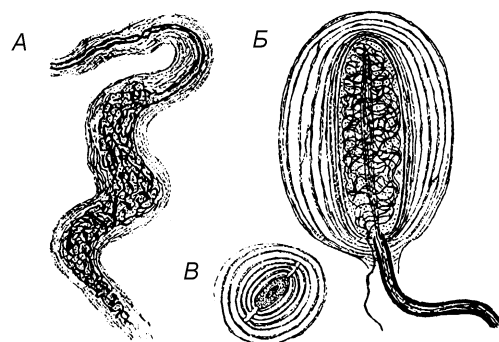


Рис. 155. Инкапсулированные тельца: А – тельце Руффини; Б, В – тельце Фатер-Паччини, Б – внешний вид, В – поперечный разрез (из Гирсберга и Ричеля)

К этой же категории рецепторов относится и мускульное веретено (рис. 156), измерительный участок мускульного волокна (рецептор степени удлинения мышцы, т.е. позы, но не силы). Орган окружен наполненной лимфой веретеновидной оболочкой, внутри которой мускульное волокно продолжено шестью «интрафузальными» (т.е. погруженными) волокнами. Они получают особую двигательную иннервацию, благодаря которой все время «следят» за степенью растянутости мышцы. Чувствующая иннервация осуществляется двумя

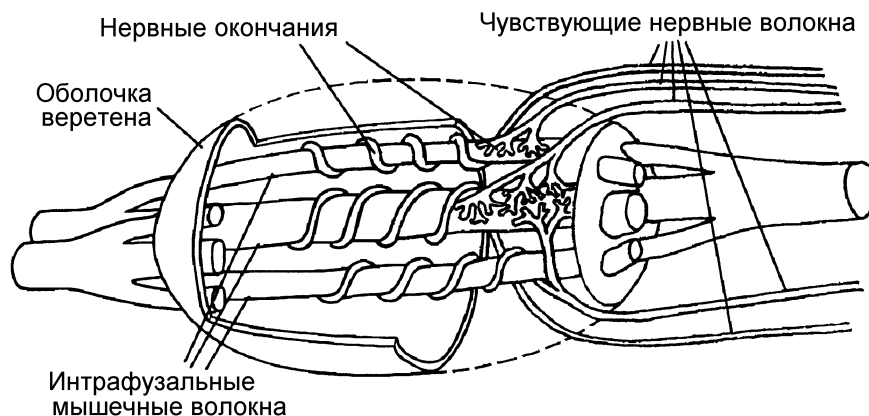


Рис. 156. Схематическая модель мускульного веретена (без двигательных нервных волокон; по Форду и Шаде, обобщено)

типами нервов со сложной формой «наклеенных» на интрафузальные волокна окончаний (паучки и спирали), которые деформируются при растяжении волокон, генерируя импульсы.

В сухожильном (или связочном) веретене интрафузальный участок действует подобно пружине динамометра, а нервные окончания «измеряют» величину его деформации. Этот орган — датчик усилия.

Существует категория механорецепторов (рис. 155 В, Г), в которых вспомогательный аппарат представлен не соединительнотканной капсулой, а так называемыми клетками Меркеля, линзовидной формы, при которых разветвленные нервные окончания образуют довольно плотный плоский комок. Прежде допускали принадлежность этих клеток к категории вторичночувствующих, но скорее они принимают не активное, а чисто механическое участие в выработке импульса. Это клетки эктодермального происхождения. У млекопитающих они часто встречаются в эпидермисе, у низших обычны в кориуме. Клетки Меркеля могут формировать скопления-батареи, такие как тельца Грандри, например, в концевом органе клюва птиц семейства утиных или в костных ячейках под рамфотекой у куликов. Мейснеровы тельца располагаются в кориуме на вентральной стороне пальцев у млекопитающих, на носу крота – органы Эймера, сложный комплекс с участием колб Краузе.

Органы чувств с вторичночувствующими клетками

Наиболее яркий пример рецепторного аппарата с вторичночувствующими клетками — это невромаст, чувствующая почка органов боковой линии — сеймосенсорной системы (рис. 157 А). Опорные клетки, занимающие всю толщину эпидермиса, выделяют студенистую купулу (*cupula*), которая позволяет «осязать» воду, выполняя роль некоего паруса. Вторичночувствующие клетки короче опорных, они занимают наружную половину толщины эпидермиса. Это так называемые

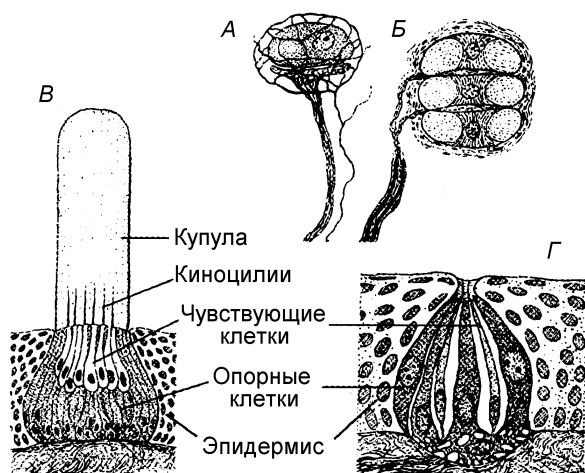


Рис. 157. Содержащие клетки рецепторные аппараты: *А, Б* — механорецепторы, в которых нервные окончания сопровождаются клетками — соответственно, клетка Меркеля и тельце Грандри; *В и Г* — аппараты с вторично-чувствующими клетками: *В* — невромаст; *Г* — вкусовая почка (по Гирсбергу и Ричелю) многих карпообразных рыб, у шпорцевой лягушки).

волосковые клетки, каждая из которых снабжена несколькими волосовидными придатками — стереоцилиями и одной киноцилией, т. е. жгутиком. Жгутики волосковых клеток погружены в толщу купулы и позволяют клеткам реагировать на ее деформацию. Нервные окончания нервно-чувствующих клеток (нейронов, расположенных в ядрах латеральных нервов) оплетают основания чувствующих клеток. Во вкусовой почке (рис. 157 *Б*) чувствующие клетки по высоте равны опорным. Вкусовые почки могут расплзаться из ротовой полости по телу (например, у

Акустиколатеральная система Органы боковой линии

Защита невромастов с их нежными купулами от контакта с внешними твердыми предметами достигается их укрытием в замкнутые каналы, сообщающиеся с внешней средой при помощи отдельных отверстий. Но такая защита порождает побочные эффекты, искажающие картину движения наружной воды. Во-первых, инерция воды в канале вызывает ее движение под влиянием значительных ускорений тела рыбы. Во-вторых, некоторые твердые тела, например песчинки, все же могут попадать в канал и давить на купулу.

Это восприятие ускорений — важное направление специализации, которую претерпела часть сейсмодативной системы, превратившись в полностью замкнутую систему полостей и каналов — имеющий сложную форму лабиринт внутреннего уха.

Внутреннее ухо

Развитие перепончатого лабиринта начинается со стадии слухового пузырька, который отшнуровывается от эктодермы в области дорсолатеральной плакodes, в ее центральном участке. Эндолимфатический проток, соединяющий его позже с поверхностью

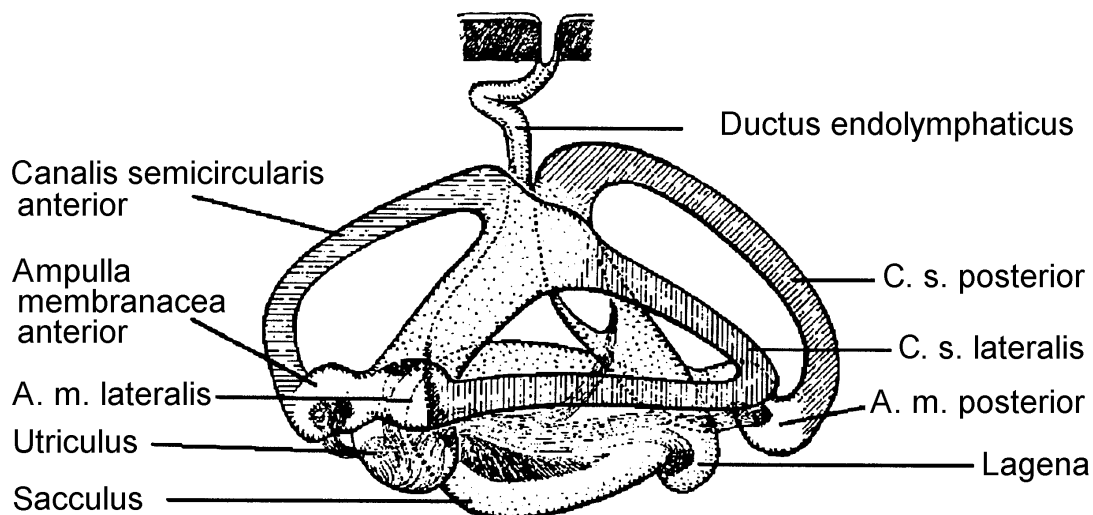


Рис. 158. Перепончатый лабиринт внутреннего уха акулы (левый, вид сбоку)

головой или с расширением в мозговой капсуле (эндолимфатическим мешком), вырастает заново. Из плагоды выселяются и сползаются вместе нейробласты, образуя ганглий VIII нерва. Формируются вторичночувствующие клетки, первоначально образуя единый невромаст — общее пятно (*macula communis*). Слуховой пузырек подразделяется на два мешочка — круглый (*sacculus*) и овальный (*utricle*). Из последнего образуются полукружные каналы за счет формирования плоских выступов — складок оболочки — с последующим ее слипанием в основании складки, превращающим складку в ушко (фактически это процесс отшнуровывания). Наконец, общее пятно расползается и подразделяется — наступает дифференциация невромастов.

Рассмотрим детали строения перепончатого лабиринта (рис. 158), вокруг которого слуховая капсула может образовать скелетный лабиринт, например, у акулы, у амниот.

Овальный мешочек, расположенный более дорсально, имеет 3 полукружных канала — передний (*canalis semicircularis anterior*), задний (*c. s. posterior*) и боковой (*c. s. lateralis*). Передний и задний каналы образуют общую ножку (*crus commune*). На одном конце каждого канала (у переднего и бокового впереди, у заднего позади) находится расширение, ампула (*ampulla membranacea*).

У миног (рис. 159 А) имеются лишь 2 канала (передний и задний), по видимому, первично. Они расположены во взаимно перпендикулярных плоскостях и возможно, воспринимают угловые ускорения, которые испытывает голова, относительно всех трех осей. Предполагается, что в каждом относительно небольшом по диаметру полукружном канале миноги, слабо выступающем над поверхностью камеры преддверья, эндолимфа находится в круговом движении, подгоняемая жгутиковым аппаратом. В результате полукружный канал, действуя в качестве

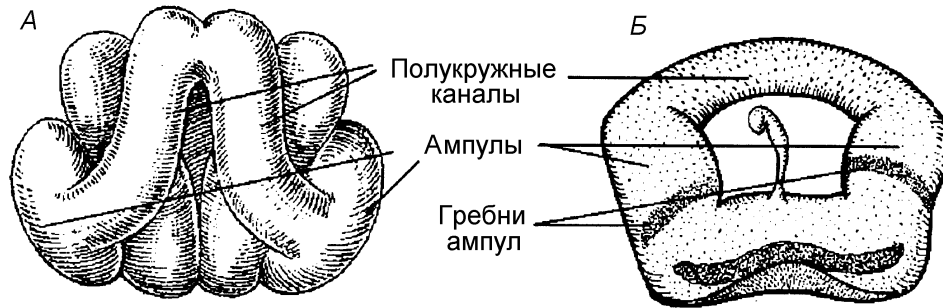


Рис. 159. Перепончатый лабиринт внутреннего уха бесчелюстных: А — миноги; Б — миксины

жидкостного гироскопа, способен контролировать не ось, как пассивный полукружный канал челюстноротых, а плоскость, т. е. 2 оси. Для миксин (рис. 159 Б) характерен только один канал; скорее всего, это вторичная картина, следствие срастания двух каналов. Об этом можно судить по присутствию двух ампул (на обоих концах единственного канала) и слабого сосочка, выступающего вверх от общей камеры преддверья и напоминающего остаток общей ножки.

Круглый мешочек, расположенный вентральнее, уже у акулы имеет местное выпячивание — выступ (*lagena*), который у амниот обычно замаскирован более крупным выпячиванием — улиткой (*cochlea*), нередко вытянутой в длинный извитой канал (*ductus cochlearis*).

Известны три категории невромастов внутреннего уха. Прежде всего, это 3 гребня — по одному в каждой ампуле полукружного канала (*crista ampullaris*). Гребни близки по строению к обычным невромастам кожных каналов боковой линии. Купулы перегораживают каналы наподобие плотин и воспринимают движение эндолимфы в каналах, а вместе с тем — угловые ускорения, ибо эндолимфа движется при поворотах головы.

Вторая категория невромастов — это пятна, располагающиеся в овальном мешочке (*macula utriculi*), круглом мешочке (*m. sacculi*), а также его выступе (*m. lagena*). Последнее отсутствует у млекопитающих (кроме однопроходных) отсутствуют как выступ, так и его пятно, которое у птиц и крокодилов очень невелико. Купулы пятен насыщены минеральными веществами и преобразованы в статолиты — грузики, позволяющие пятнам воспринимать линейные ускорения (включая ускорение силы тяжести). У хрящевых рыб в этой роли используются естественные песчинки, проникающие в полость перепончатого лабиринта через эндолимфатический проток, в раннем возрасте свободно открывающийся на темени. У костистых рыб статолиты — твердые слоистые образования сложной формы, позволяющие определять вид и возраст рыбы.

Третья категория невромастов — это сосочки, которые предположительно связаны с восприятием колебаний, т. е. звука. В

овальном мешочке встречается так называемый невзрачный сосочек (*papilla neglecta*), весьма простого и типичного для невромаста устройства, из-за чего он именуется также четвертым гребнем. Этот сосочек характерен для круглоротых, рыб, безногих амфибий и ящериц.

В круглом мешочке встречаются 2 сосочка. Один из них, характерный только для амфибий, так и называется — сосочком амфибий (*p. amphibiorum*). Но более совершенен присущий четвероногим базилярный сосочек (*p. basilaris*). Базальная мембрана участка эпидермиса, из которого образован этот невромаст, натянута на скелетную рамку, что дало важную чисто механическую предпосылку для восприятия колебаний.

Особо высоко дифференцированный вариант конструкции базилярного сосочка, развитый у млекопитающих, получил название кортиева органа (рис. 160 А). Базилярная мембрана (*membrana basilaris*) натянута между карнизами на противоположных стенках костного канала улитки. Над мембраной располагается перепончатый канал улитки, непосредственно на ней лежит главная часть невромаста — ряды опорных и чувствующих (волосковых) клеток. Купула преобразована в твердую кроющую, или текториальную, мембрану (*membrana tectoria*), которая неподвижно крепится на внутреннем (по отношению к виткам) карнизе улитки и нависает над вибрирующими вместе с базилярной мембраной волосковыми клетками, вступая в соприкосновение с их "волосками" — киноцилиями (т. е. жгутиками) и стереоцилиями.

За верхней стенкой канала улитки — так называемой рейснеровой мембраной (*m. vestibuli*) — проходит полоска перилимфатического пространства, проксимально связанная с расширением (цистерной), расположенным вблизи овального окна (*fenestra ovalis*, рис. 160 Б) и называемая лестницей преддверия (*scala vestibuli*). Под базилярной мембраной аналогичным образом проходит барабанная лестница (*scala tympani*), которая на конце улитки соединяется с первой, а проксимально оканчивается круглым окном (*fenestra rotunda*). Движение перилимфы

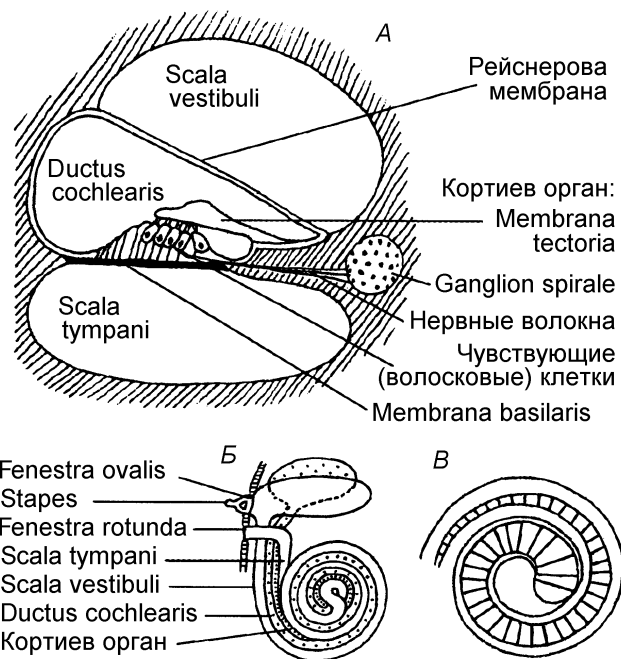


Рис. 160. Строение улитки млекопитающих: А — поперечный разрез костного канала улитки (показан кортиев орган); Б — схема перилимфатических пространств; В — схематическое изображение базилярной мембраны в плане

в этих проходах передает звуковые колебания со стремени на базилярную мембрану. Последняя в соответствии с частотной настройкой меняет по ходу улитки свою ширину, но сужается не к вершине улитки, а несколько неожиданным образом — к ее основанию (рис. 160 В). Благодаря этому участок кортиева органа, который воспринимает быстрее затухающие высокочастотные колебания, приближен к овальному окну, что повышает чувствительность уха к этой части звукового спектра.

Описанный выше компонент органа слуха представляет собой внутреннее ухо, которым исчерпывается состав этого органа у первичноводных позвоночных. Распространяющиеся в воде — несжимаемой среде — звуковые волны эффективно передаются из нее тканям тела. Но в связи с выходом позвоночных на сушу условия звукопередачи резко изменились. Давление звуковой волны в воздухе слишком мало, чтобы вызвать вибрацию твердых тел или жидкостей, из которых построена голова животного. Возникло приспособление — среднее ухо (см. рис. 46), работающее как механический усилитель упомянутого давления. Оно занимает видоизмененный канал одной из висцеральных щелей — брызгальца. Канал расширен в заполненную воздухом барабанную полость (*cavum tympani*), которая закрыта снаружи барабанной перепонкой (*membrana tympani*). Барабанная перепонка сотрясается колеблющимся воздухом — воспринимает давление звуковой волны, которая прилагает к перепонке силу, пропорциональную ее площади. На внутреннее ухо, а именно — на перилимфу, омывающую снаружи перепончатый лабиринт, это усилие передается специальной косточкой — стремением (*stapes*), которое своей подошвой (*clipeolus*) наподобие поршня закрывает овальное окно (*fenestra ovalis*) в стенке слуховой капсулы.

Благодаря малым размерам подошвы упомянутая сила создает в перилимфе относительно высокое давление; отношение площадей барабанной перепонки и овального окна определяет коэффициент усиления в среднем ухе.

У бесхвостых амфибий и зауропсид стремя соединено с барабанной перепонкой при помощи хрящевой экстраколумеллы, у млекопитающих же в роли такого посредника оказываются наковальня и молоточек (соответственно, *incus* и *malleus*, гомологи квадратной и сочленовной костей).

Хвостатые и безногие амфибии, гаттерия и змеи барабанной полости не имеют. У большинства из них стремя связано с ушным отростком небноквадратного хряща (чаще всего он занят квадратной костью), в чем можно видеть следы гиостилии. Через упомянутый хрящ стремя воспринимает сотрясения грунта (это так называемый сейсмический слух).

Для млекопитающих характерно также наружное ухо; оно включает

наружный слуховой проход и слуховую раковину, способную определенным образом организовать звуковые волны. Нечто близкое имеется и у птиц; это более или менее глубокая ниша на поверхности головы — претимпанальная полость — и прикрывающие ее снаружи особые перья.

Глаз

Эмбриональное развитие этого органа начинается с формирования глазного пузыря, зачаток которого различим в области будущего промежуточного мозга еще до замыкания нервной трубки. Позже вследствие вдавления латеральной стенки пузыря возникает глазной бокал, который не имеет лучевой симметрии: вентрально он прорезан зрительной щелью (рис. 161; *fissura optica*).

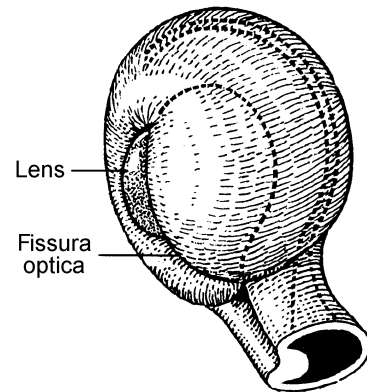


Рис. 161. Глазной бокал с хрусталиком (из Гирсберга и Ричеля)

Хрусталик (*lens*) развивается из утолщенного участка эктодермы (хрусталиковой плакоды) под индуцирующим влиянием глазного бокала (рис. 162).

Сквозь зрительную щель внутрь глазного

бокала проникает мезодерма, которая принимает участие в формировании стекловидного тела (*corpus vitreum*; в основном это продукт выделения сетчатки), снаружи она образует сосудистую оболочку (*chorioidea*) и склеру (*sclera*). Передний, точнее, латеральный, участок склеры (дисцеметова оболочка) вместе с двумя слоями кожи (кориумом и эпидермисом) формирует трехслойную роговицу (*cornea*).

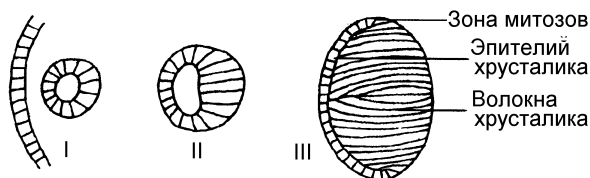


Рис. 162. Стадии развития хрусталика

Разберем производные глазного бокала. Их набор включает пигментную оболочку, сетчатку, радужину (формируемую при участии сосудистой оболочки) и удерживающее хрусталик ресничное тело (*corpus ciliare*). В пигментной оболочке могут скапливаться кристаллики гуанина, образуя зеркальце (*tapetum lucidum*), например, у крокодила, опоссума и др. (у многих рыб и млекопитающих аналогичное зеркальце образуется в сосудистой оболочке).

Строение сетчатки

Ее первично лицевая сторона направлена от зрачка, точно так же, как первично лицевая сторона стенок нервной трубки, обращена внутрь, к невротелю. Поэтому глаз называется инверсионным: он как бы вывернут наизнанку. Зрительный нерв формируется на первично тыльной стороне сетчатки (которая соответствует латеральной стороне нервной трубки) — внутри бокала. Выход нерва неизбежно прободает сетчатку, вытесняя ее участок и обуславливая существование слепого пятна.

Сетчатка образована тремя слоями. Нейроэпителиальный слой, самый наружный из них, содержит фоторецепторные клетки (слой соответствует эпендиме с ее жгутиками). В свою очередь, он подразделен на два слоя. Слой палочек и колбочек — это дистальные сегменты клеток, возникшие из концов их жгутиков, проксимальные сегменты (тела) клеток формируют так называемый наружный зернистый слой. Сегменты клеток объединены между собой миоидами — производными жгутиков; они сохраняют довольно типичное строение и обладают сократительными свойствами. Проявление этих свойств называется ретиномоторной реакцией, которая известна, в частности, у рыб. При ярком освещении миоиды высокочувствительных рецепторов — палочек — удлиняются, погружая их в пигментную оболочку, прилегающую к сетчатке снаружи, а миоиды колбочек укорачиваются, приводя их в рабочее положение. При слабой освещенности миоиды палочек укорачиваются, а миоиды колбочек удлиняются, меняя их местами.

Наружный сетчатый слой — зона синапсов, соединяющих фоторецепторы с клетками следующего крупного слоя — внутреннего зернистого, нейроны которого осуществляют элементарную обработку и суммацию сигналов рецепторных клеток. Это горизонтальные клетки (нейроны, связывающие участки сетчатки между собой), биполярные клетки и амакрины (единственный пример униполярных — однополюсных — нейронов).

Внутренний сетчатый слой — зона синапсов, связывающих обсуждаемые нейроны с нейронами следующего слоя, образованного большими ганглиозными клетками. Наконец, на внутренней поверхности сетчатки лежит слой их аксонов, слагающих зрительный нерв.

Механизмы аккомодации

Обнаружено по крайней мере 7 независимо сформированных вариантов: у бесчелюстных, акулловых рыб, костистых рыб, амфибий, зауропсид (без змей), змей и млекопитающих.

У бесчелюстных (минога), анамний и змей аккомодация достигается за счет перемещения хрусталика. Положение покоя различно, у акул и

амфибий это заднее положение (наводка на даль), а у миноги и костистых рыб – переднее (сопряженное с наводкой на близкую дистанцию).

У миноги аккомодацию осуществляет роговичный мускул (*m. cornealis*); он представляет собой пучок, выделенный из поверхностной (соматической) мускулатуры и натягивающий роговицу как участок кожи. Уплотнение роговицы толкает хрусталик в глубину, приближая его к сетчатке.

У акул имеется мускул протрактор хрусталика (*m. protractor lentis*), у костистых рыб — ретрактор (*m. retractor lentis*), в обоих случаях возникающий из сетчатки. У амфибий аккомодацию обслуживает протрактор, но развивающийся из сосудистой оболочки.

У подавляющего большинства амниот для аккомодации используется деформация хрусталика, его положение покоя — более плоская форма, обеспечивающая наводку на даль. Ресничный мускул, осуществляющий аккомодацию, развивается из сосудистой оболочки. У зауропсид это поперечнополосатый мускул, активно сжимающий хрусталик. Существовали предположения о двух дополнительных средствах аккомодации у птиц, порожденные некоторыми особенностями строения их глазного яблока. Его наружная половина, окружающая область роговицы, имеет коническую форму и укреплена костными пластинками, совместно образующими так называемое склеральное кольцо (рис. 163). Взаимные движения этих косточек под влиянием мелких вклиненных между ними мышц могла бы менять конфигурацию конуса и перемещать ресничное тело вместе с хрусталиком относительно плоскости его основания. Но представление о такой подвижности не находит новых подтверждений, склеральные косточки связаны между собой слишком жестко. Образованное ими кольцо предоставляет птицам широкие возможности выработки связанных со зрением частных адаптаций. Достаточно упомянуть глазные яблоки сов, где обсуждаемое кольцо напоминает формой некий тубус, или «неправильной» формы глаз обыкновенного скворца, в котором рабочий отрезок от роговицы до височной ямки сетчатки существенно больше, чем до центральной ямки, что позволяет фокусировать изображения объектов, обрабатываемых концами челюстей (на расстоянии 35 мм от глаза).

У млекопитающих ресничный мускул гладкий. Он не взаимодействует с хрусталиком непосредственно,

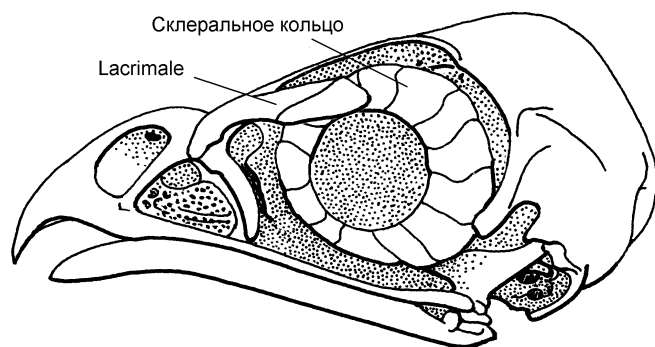


Рис. 163. Склеральное кольцо глаза при черепе болотного луня (*Circus aeruginosus*)

а сжимает ресничное тело, мешая ему растягивать эластичный хрусталик, при этом последний свободно сжимается (эта его способность у человека снижается с возрастом, обуславливая наступление дальнозоркости). Иными словами, имеет место «соревнование» в силе двух эластичных тел, в которое ресничный мускул вмешивается на стороне самопроизвольно сжимающегося хрусталика.

У змей аккомодация осуществляется по схеме анамний мускулом протрактором хрусталика, возникающим из сосудистой оболочки. Ресничная мышца и мышцы радужины утрачены вследствие глубокой редукции глаза у предков (вероятно, роющих, подземных). У современных змей он буквально восстановлен «из руин».

Движения радужины

Мышцы радужины сформированы из стенок глазного бокала. Это расширитель зрачка (*m. dilatator pupillae*), иннервируемый у большинства позвоночных парасимпатическим нервом (в составе III головного), и сжиматель зрачка (*m. sphincter pupillae*), который у большинства иннервируется симпатическим нервом (через спинной мозг и пограничный ствол). У млекопитающих картина иннервации обратная.

Глазоподобные образования эпиталамуса

Это пинеальный (*corpus pineale*) и расположенный перед ним парапинеальный или париетальный (*s. parapineale, s. parietale*) органы, которые у некоторых позвоночных устроены, как пузырьчатые глаза. Прозрачная передняя (строго говоря, дорсальная) стенка — так называемая пеллюцида — аналогична хрусталику (особенно в париетальном органе у гаттерии и многих ящериц), а несущая жгутики противоположная стенка образует «ретину» со светочувствительными и ганглиозными клетками. В отличие от сетчатки латеральных глаз, она обращена первично лицевой стороной к свету — это глаз эверсионный.

Связи пинеального и парапинеального нервов у разных позвоночных неодинаковы, поскольку у рептилий первичные стебельки рано прерываются, после чего нервы вырастают заново как пучки аксонов и могут проложить свой путь по-новому. У миноги парапинеальный нерв идет к левому габенулярному ганглию, а пинеальный — к правому. У гаттерии парапинеальный нерв идет к левому ганглию, у ящериц — к правому.

Асимметричные связи обсуждаемых органов с габенулярными ганглиями таят в себе намек на определенную вероятность их природы как парных образований у ранних позвоночных, кроме того, у миксины геодии и ильной рыбы (костного ганоида) передняя закладка несколько

сдвинута влево, а у некоторых артродир (Placodermi) и у поролеписа (Crossopterygii) обнаружены парные теменные отверстия.

У большинства современных рыб и у тетрапод пинеальный орган сохраняется в качестве эндокринной железы — эпифиза (epiphysis). У бесхвостых амфибий он имеет светочувствительный компонент, сохраняющий следы пузырьчатой организации. У гаттерии и многих ящериц (кроме гекконов) помимо эпифиза имеется парапинеальный орган в виде теменного глаза.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Акаевский А.И. Анатомия домашних животных. – М.: Колос, 1984. – 543 с.
- Анатомия собаки / Под ред. Б.М.Хромова. – Л.: Наука, 1972. – 232 с.
- Бляхер Л.Я. Проблемы морфологии животных (Исторические очерки). – М.: Наука, 1976. – 359 с.
- Бодемер Ч. Современная эмбриология. – М.: Мир, 1971. – 446 с.
- Гуртовой Н.Н. Систематика и анатомия хордовых животных. Краткий курс. М.: ИКЦ «Академкнига», 2004. – 142 с.
- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы. – М.: Высшая школа, 1976. – 351 с.
- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные, пресмыкающиеся. – М.: Высшая школа, 1978. – 407 с.
- Гуртовой Н.Н., Дзержинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы, млекопитающие. – М.: Высшая школа, 1992. – 414 с.
- Карташев Н.Н., Соколов В.Е., Шилов И.А. Практикум по зоологии позвоночных. 3-е издание. М., Аспект-Пресс, 2005 (в печати).
- Кэрролл Э. Палеонтология и эволюция позвоночных. – М.: Мир, 1992. – Т. 1. – 279 с.; 1993. – Т. 2. – 280 с.; 1993. – Т. 3. – 310 с.
- Лебедкина Н.С. Эволюция черепа амфибий. К проблеме морфологической интеграции. – М.: Наука, 1979. – 283 с.
- Ноздрачев А.Д. Анатомия кошки. – Л.: Наука, 1973. – 246 с.
- Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. М.: Мир, 1992. – Т. 1. – 357 с.; – Т. 2. – 406 с.
- Шаде Дж., Форд Д. Основы неврологии. – М.: Мир, 1976. – 350 с.
- Шишкин М.А. Морфология древних земноводных и проблема эволюции низших тетрапод // Труды ПИН АН СССР. – М.: Наука, 1973. – Т. 137. – 260 с.
- Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. 4-е изд. М.: Советская наука, 1947. – 531 с.
- Шмальгаузен И.И. Происхождение наземных позвоночных. – М.: Наука, 1964. – 271 с.
- Giersberg H., Rietschel P. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. – Jena: Gustav Fischer Verl. – 1967. – Bd. 1. – 306 S.; 1968. – Bd. 2. – 288 S.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	5
Систематический обзор позвоночных	13
Кожные покровы	23
Обзор строения кожных покровов хордовых	23
Кожные железы позвоночных	25
Твердые образования кориума	27
Плакоидная чешуя и ее развитие	29
Обзор строения чешуи у костных рыб	30
Теория происхождения костных чешуй, по Гудричу	31
Лепидомориальная теория	31
Твердые образования кожи бесчелюстных	33
Твердые образования эпидермиса	34
Перья птиц	36
Волосы млекопитающих	37
Когти, ногти, копыта	39
Скелет	41
Осевой скелет	41
Элементы позвоночника	42
Теория диплоспондии	43
Обзор строения позвонков у позвоночных	45
Ребра и грудина	51
Скелет головы	54
Мозговой (или осевой) череп	54
Обзор строения мозгового черепа у водных позвоночных	55
Дерматокраниум водных позвоночных	57
Осевой череп амфибий	60

Вопрос о гомологии костей крыши черепа у кистеперых рыб и тетрапод	60
Критика теории Уэстолла И.И.Шмальгаузенем	61
Защита теории Уэстолла Паррингтоном и М.А. Шишкиным	63
Теория Севе-Сёдерберга	64
Висцеральный череп	65
Эмбриональные источники	65
Висцеральный череп у бесчелюстных	65
Общие особенности висцерального скелета челюстноротых (эктобранхиат)	66
Эволюция висцерального черепа у рыб	68
Строение висцеральных дуг у костных рыб	69
Характер подвески челюстной дуги у кистеперых рыб	71
Управление движениями рыла у кистеперых рыб	74
Особенности висцерального черепа двоякодышащих рыб	75
Эволюция висцерального черепа лучеперых рыб	76
Представления шведской школы палеонтологов о висцеральном скелете рыб	79
Строение и эволюция висцеральных компонентов в черепе тетрапод	83
Преобразования при выходе рипидистий на сушу	83
Особенности строения ротового аппарата	85
Хвостатые амфибии	85
Безногие амфибии	85
Бесхвостые амфибии	86
Лепидозавры	87
Черепahi	90
Крокодилы	90
Птицы	90

Млекопитающие	92
Эволюция крыши черепа у тетрапод	97
Кинетизм черепа	99
Типология черепа птиц	104
Некоторые особенности черепа в целом у тетрапод	107
Проблема метамерии головы	109
Скелет непарных плавников	111
Хвостовой плавник	113
Парные конечности	115
Обзор строения парных плавников у современных рыб	116
Некоторые сведения о парных плавниках вымерших водных позвоночных	118
Проблема происхождения парных плавников	119
Теория Гегенбаура	119
Теория боковой складки	121
Теория Грегори	121
Конечности тетрапод	122
Передняя конечность	122
Задняя конечность	125
Обзор строения поясов конечностей	127
Плечевой пояс	127
Тазовый пояс	131
Проблема происхождения пятипалой конечности	133
Начальные этапы эволюции поясов конечностей	142
Мускулатура	143
Принципы организации и основные свойства поперечнополосатых мышц	143
Общая классификация мускулатуры	147
Осевая мускулатура бесчерепных и анамний	148

Осевая мускулатура амниот	150
Подъязычная (гипобранхиальная) мускулатура позвоночных	153
Глазные мышцы позвоночных	154
Первичная мускулатура передней конечности	155
Вторичная мускулатура плечевого пояса	163
Мускулатура задней конечности	166
Висцеральная мускулатура	175
Пищеварительная система	179
Ротовая полость	180
Зубы	180
Развитие и смена зубов	181
Язык	188
Подъязычный мешок	190
Продолжение передней кишки	190
Общее строение кишечной трубки	190
Пищевод	190
Желудок	191
Средняя кишка	193
Задняя кишка	193
Печень	194
Дыхательная система	195
Органы дыхания водных позвоночных. Жаберный аппарат	195
Бесчелюстные, или энтобранхиаты	195
Челюстноротые	198
Органы воздушного дыхания у наземных позвоночных	202
Строение легких	203
Механизмы дыхания	206
Кровеносная система	209

Эмбриональное развитие	209
Развитие сердца	209
Развитие кровеносных сетей	210
Строение сердца	210
Обзор общей схемы кровеносной системы	214
Мочеполовая система	224
Выделительная система	225
Устройство нефрона	225
Эмбриональные поколения почек	226
Обзор строения почек у позвоночных	227
Органы размножения	232
Эмбриональная дифференциация гонад	232
Женская половая система	233
Половая система самца	233
Нервная система	235
Онтогенез центральной нервной системы	235
Онтогенез периферической нервной системы	236
Спинной мозг	237
Спинномозговые нервы	238
Проводящие пути спинного мозга	239
Головные нервы	240
Вегетативная, или автономная, нервная система	244
Общее строение головного мозга	245
Стволовая часть головного мозга	247
Мозжечок	249
Средний мозг	250
Промежуточный мозг	250
Гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная зона	252
Конечный мозг	253

Головной мозг как целое	256
Органы чувств	260
Орган обоняния	261
Свободные нервные окончания и инкапсулированные органы	263
Органы чувств с вторично-чувствующими клетками	264
Акустико-латеральная система	265
Органы боковой линии	265
Перепончатый лабиринт внутреннего уха	265
Глаз	270
Строение сетчатки	271
Механизмы аккомодации	271
Движения радужины	273
Глазоподобные образования эпиталамуса	273
Рекомендуемая литература	275
Оглавление	276

**Это Конец...
Всем Спасибо!!!**

