



# ПРАКТИКУМ ПО ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

Кызыл  
2019

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования  
«ТУВИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

# **ПРАКТИКУМ ПО ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ**

*Учебно-методическое пособие*

**Кызыл  
2019**

**УДК 591.4 (075.8)**  
**ББК 28.66+ 28.693.3я73**  
**П69**

Печатается по решению Учебно-методического совета  
Тувинского государственного университета

**Практикум по зоологии позвоночных:** учебно-методическое пособие / сост. Д. К. Куксина. – Кызыл: Изд-во ТувГУ, 2019. – 56 с.

Учебно-методическое пособие подготовлено в соответствии с рабочей программой курса «Большой практикум по зоологии».

Пособие содержит задания для практических, лабораторных занятий и самостоятельной работы студентов для естественно-географического факультета по направлениям подготовки бакалавриата 06.03.01 Биология и магистратуры 06.04.01 Биология.

Предназначено для студентов и магистров, специализирующихся в области зоологии позвоночных.

#### Рецензенты

Сарыг С.К. к.б.н., доцент кафедры анатомии, физиологии и безопасности жизнедеятельности ТувГУ  
Арчимаева Т.П., к.б.н., с.н.с лаборатории биоразнообразия и геоэкологии Тувинского института комплексного освоения природных ресурсов СО РАН

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемое учебно-методическое пособие предназначено для проведения лабораторно – практических занятий по большому практикуму по зоологии. Содержание соответствует рабочей программе подготовки направления бакалавриата и материальной базе вуза.

Учебно-методическое пособие составлено на основании классических университетских учебников Н.Н. Гуртового (1978, 1992) Ф.Я. Дзержинского (2005), А. Ромера и Т. Парсонса (1992).

При составлении данного практикума учтен многолетний личный опыт преподавания дисциплины. Материалы по системам органов содержат сведения по анатомо-морфологическим и физиологическим особенностям позвоночных животных разных систематических групп с учетом их эволюционных связей.

Для каждой темы предусмотрены вопросы для обсуждения, перечень необходимого оборудования, порядок выполнения заданий, которые необходимо выполнить студентам на лабораторной работе. В теоретической части дается обширный материал, содержащий рисунки и схемы различных систем органов позвоночных животных. Для закрепления полученных знаний, умений и навыков по изучаемой теме предлагаются контрольные вопросы.

## ТЕМА № 1. КОЖНЫЕ ПОКРОВЫ ХОРДОВЫХ

### Вопросы:

1. Покровы кожи хордовых животных
2. Кожные железы позвоночных животных
3. Твердые образования кориума
4. Твердые образования эпидермиса

### Материал и оборудование

- бинокляр, лупы
- влажные препараты: чешуи рыб
- таблицы
- крыло птицы, чучела, тушки птиц и млекопитающих

### Задания

1. На таблицах и под бинокляром рассмотреть строение чешуи.
2. Зарисовать: схему строения кожи лягушки, продольный разрез через кожу ящерицы, строение кожи млекопитающих, типы перьев и строение контурного пера, схему строения поперечного среза кожи человека.
3. Ответить на вопросы для контроля знаний.

### 1. Кожные покровы хордовых

Предлагаемая структура изложения материала базируется на работах Ф.Я. Держинского, Н.Н. Гуртового, Б.С. Матвеева (1978, 1992, 2005), А. Ромера и Т. Парсонса (1992).

Кожные покровы у всех хордовых животных развиваются из трех эмбриональных зачатков: из эктодермы формируется эпидермис, который дает начало твердым роговым образованиям кожи и кожные железы; из мезодермы формируется кориум и его твердые образования. И из нервного гребня, т.е. ганглионарной пластинки образуются пигментные клетки и одонтобласты (дентинообразующие клетки) URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

Покровы позвоночных животных имеют сложное строение. Кожа состоит из двух слоёв – *эпидермиса и собственно кожи*. Эпидермис — это наружный многоклеточный слой, в котором образуются роговые чешуйки, перья, когти, копыта, полые рога и многочисленные железы, пигментные клетки. Клетки эпидермиса постоянно делятся, а верхние слои отмирают и слущиваются. Собственно кожа обладает наибольшей прочностью. В ней развиваются корни волос, кожные роговые образования, сальные и потовые железы URL:<https://biouroki.ru/material/human/kozha.html> (Дата обращения 23.04.2019).

Бесчерепные покрыты однослойным эпидермисом с одноклеточными железами, кориум у них студенистый.

У оболочников клетки эпидермиса выделяют полисахарид (по составу близкий к клетчатке растительных клеток). Из него формируется прочная оболочка, туника, в связи, с чем подтип назван Оболочниками (*Tunicata*).

У бесчелюстных, как и у остальных позвоночных, имеется многослойный эпидермис, в котором размещены одноклеточные железы. У миксин их много, что эпидермис превращается в сплошной слизистый слой. Дерма содержит слои коллагеновых волокон. У миноги пигментные клетки не проникают внутрь кожи, а образуют сплошной слой, выстилающий ее изнутри.

У рыб клетки эпидермиса постепенно изменяются, часть клеток преобразуется в одноклеточные железы — слизистые и серозные (белковые), в том числе ядовитые. Также имеются скопления одноклеточных желез, напоминающие сложные железы тетрапод (ядовитые железы, светящиеся органы). Например, орогование эпидермиса у илистого прыгуна URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

На рис. 1 наглядно видно, что у земноводных эпидермис имеет один слой ороговавших клеток, которые после метаморфоза ороговевают (за исключением мозолей и колпачков на концах пальцев). У взрослых имеются многоклеточные, сложные железы в виде ампул с двухслойными стенками: внутренний слой секреторный, внешний — мышечный.

Кориум у многих современных земноводных лишен твердых образований. Предложенная Н.Н. Карташовым (2004) теория о том, что кожные чешуи утрачены из-за необходимости кожного дыхания, которое компенсирует недостаточную эффективность легочного дыхания, обусловлено отсутствием грудной клетки, находит отражение во многих работах таких авторов, как Ф.Я.

Держинский (2005), Г.В Зингер (2008). Остатки чешуи имеются у червяг — безногих амфибий, которые представлены специфическими мелкими пластинками в кольцевых складках кожи. Некоторые из древних амфибий, обладали «брюшными ребрами», т.е. вытянутыми покровными окостенениями на вентральной стороне туловища, возникшими в результате слияния чешуи рыбообразных предков. Коллагеновые волокна расположены в кориуме современных амфибий четкими слоями URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

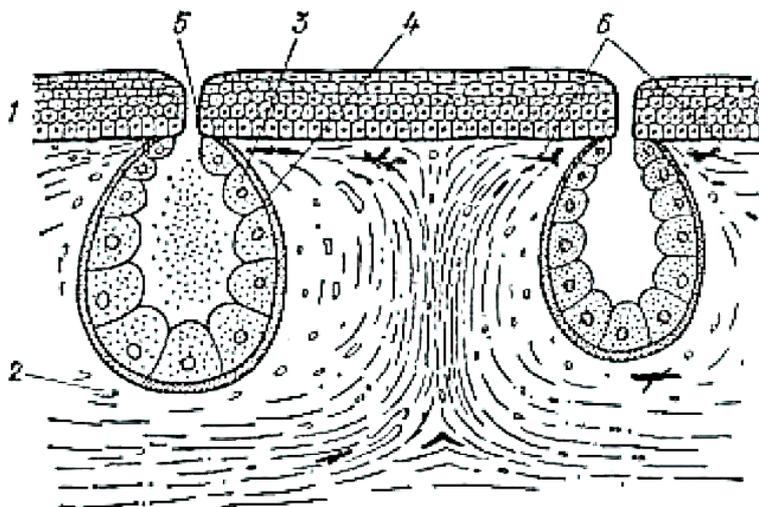


Рис.1. Схема строения кожи лягушки

Условные обозначения: 1- эпидермис, 2- кориум, 3- железистые клетки кожной железы, 4- мускульный покров железы, 5- выводной проток кожной железы, 6- пигментные клетки.

Как показано на рис. 2, у рептилий, в связи с появлением реберного дыхания наступает мощное ороговение эпидермиса. По мере накопления кератина в клетках они переходят из самого глубокого росткового слоя в зернистый слой. Далее в промежуточный, блестящий, толщиной в одну клетку и, наконец, роговой. Слой линьки может отсутствовать у черепах, и тогда ороговевшие клетки не сбрасываются периодически, а пожизненно накапливаются в виде толстого пласта. Кожные железы рептилий выделяют жирный, сухой порошкообразный секрет. Желез, выделяющих водные растворы, как у земноводных, у них нет.

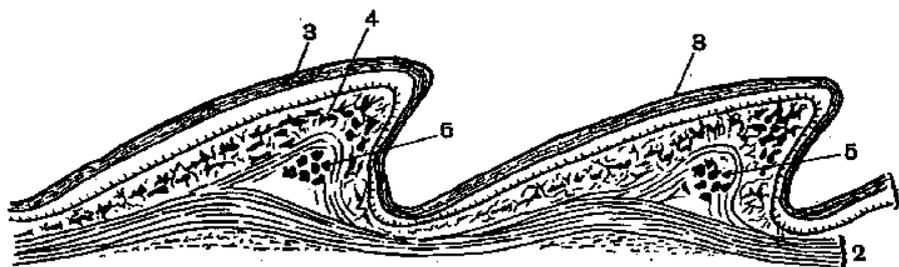


Рис. 2. Продольный разрез через кожу ящерицы: 1- эпидермис, 2- собственно кожа. 3- роговой слой, 4- пигментные клетки, 6 – кожные окостенения.

Кориум образован слоями коллагеновых волокон, где имеются остеодермы — вторичные кожные окостенения (у черепах, крокодилов, многих ящериц). Брюшные ребра гаттерии и крокодилов – это производные чешуи предков.

Эпидермис птиц по строению близок к рептилиям, это роговые чешуи цевки и пальцев, рамфотека клюва, когти. Кожных желез мало (копчиковая, серные железы в слуховом проходе куриных), как и у рептилий, они не выделяют водных растворов. В дерме имеются переплетения коллагеновых волокон.

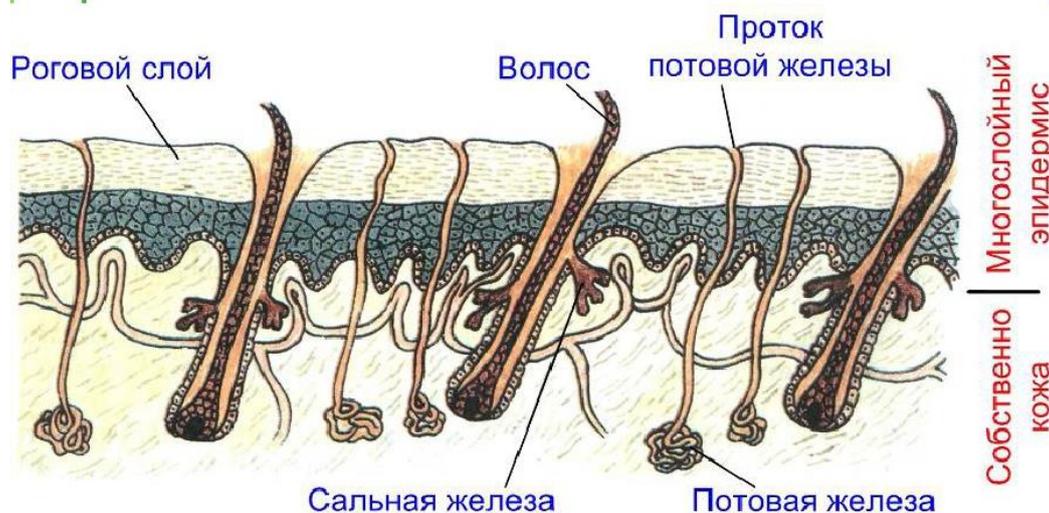


Рис. 3. Строение кожи млекопитающих

Отличительной чертой эпидермиса млекопитающих на рис. 3 можно выделить присутствие чисто роговых придатков — волос, а также большое количество сальных и потовых желез. Характерен роговой покров: чехлы рогов у полорогих, чешуи, копыта.

## 2. Кожные железы позвоночных

Одноклеточные кожные железы характерны для круглоротых, рыб и личинок амфибий. Выделяют *слизистые* и *белковые железы* (ядовитые, сигнальные). В стенках ротовой полости присутствуют одноклеточные слюнные железы. Для рыб характерны скопления одноклеточных желез, это слизистые мешки, ядовитые железы и светящиеся органы.

Ниже предлагается Ф.Я. Держинским (2005) выделение у тетрапод двух категорий кожных желез:

1. *Моноптихиальные* — это железы с одним пластом секреторных клеток, выделяющие водные растворы. Эти железы двухслойные, снаружи от секреторного слоя располагается мускульный, который состоит из миоэпителиальных клеток, производных эктодермы.

2. *Полиптихиальные* — это железы, в которых секреторные клетки расположены в несколько пластов, характерны только для амниот, не выделяют водных растворов и не связаны с одноклеточными железами рыб.

Моноптихиальные железы присущи лишь амфибиям и млекопитающим. *Слизистые железы* амфибий — мерокриновые, необходимы в связи с кожным дыханием. *Зернистые железы* выделяют белковый секрет, среди них есть ядовитые (голокриновые), а также *клейкие железы*.

*Потовые железы* млекопитающих подразделяются на две категории: А — железы (апокриновые) и Е — железы (экриновые).

**А — железы (апокриновые)** — трубчатые железы, которые открываются в волосяные сумки, реагирующие на адреналин. секрет А — желез богат по составу, может содержать жироподобные вещества. Например: красноватый пот бегемота, жиропот овец (с ланолином), «мыло» лошадей. Белки апокринового пота, разлагаясь бактериями-симбионтами в волосяных сумках, дают пахучие вещества.

К этой категории относятся *млечные железы*. У ехидны и утконоса они связаны с волосами на млечных полях (сосков нет). У сумчатых млекопитающих волосы закладываются, затем исчезают, а у плацентарных даже не закладываются.

**Е-железы (экриновые)** — это производные эпидермиса, локализируются на ступнях и ладонях приматов и на безволосых подушечках лап многих млекопитающих, кошачьих и собачьих. Открываются в коже независимо от волос и реагируют на ацетилхолин. В отличие от апокриновых желёз функционировать начинают в раннем возрасте. У человека доминируют по всему телу, выделяя «дешевый» пот — без белков (содержит электролиты и мочевину). Экриновые железы участвуют в терморегуляции.

Полиптихиальные железы (преимущественно голокриновые) — единственные, которые присущи зауропсидам. К данной категории принадлежат бедренные поры ящериц, на нижней челюсти крокодила «мускусная» железа, его парные спинные и «анальные» железы, «анальные»

железы гаттерии, копчиковая железа птиц, серные железы в ушах куриных. Встречается также мерокриновая, например, у хищников семейства псовых, окружающих анальное отверстие (циркуманальные).

Сальные железы млекопитающих открываются в волосяные сумки глубже апокриновых потовых желез. Они секретируют вещество для смазки кожи и волос, поддерживающее эластичность кератина, выполняя функцию пластификатора, а также фиксатор для пахучих меток, замедляющий испарение летучих компонентов. Примерами скопления таких желез служат *предглазничная железа* многих жвачных, «фиалковая» железа лисицы над основанием хвоста. *Пахучие железы* грызунов (хомяков, полевок, леммингов) считаются чисто полиптихимальными URL:https://dlib.rsl.ru (дата обращения 12.04.2019).

### 3. Твердые образования кориума

Дентин состоит из основного вещества, пронизанного дентинными канальцами, в которых располагаются отростки одонтобластов. Дентинные канальцы – тонкие трубочки, идущие радиально от пульпы зуба к эмали или цементу. Просвет канальца заполнен отростком одонтобласта, который окружен дентинной жидкостью. Основное вещество дентина – обызвествленная ткань с большим количеством коллагеновых волокон.

Эмаль — это продукт деятельности базального слоя клеток эпидермиса («эмалевого органа»). Эмаль канальцев не имеет, состоит из правильно упакованных кристаллов гидроксиапатита  $(Ca_{10}(PO_4)_6((OH)_2))$ , промежутки которых заполнены длинными молекулами, близкими к кератину.

Ганоин (греч. Ganos – блестящий) стекловидная, блестящая, часто многослойная минерализованная ткань, которая покрывает ромбовидную чешую рыб ганоидов - (хрящевые ганоиды и костные ганоиды). Состоит из слоистого покрова из дуродентина, плоский. Образует ганоидную чешую.

Космин — это дентин сложной структуры, возникает в результате слияния плоских дентиновых зубчиков. Образует космоидную чешую – разновидность ганоидной чешуи, характерная только для кистеперой рыбы – латимерии и двоякодышащих рыб (протоптеры, чешуйчатники).

Кость – твердый материал, в которых имеются остеобласты, превращаясь в остециты. В чешуях имеется кость двух типов: слоистый, более прочный *изопедин*, бедный остеоцитами, и *спонгиоза*, губчатая кость, включающая множество каналов и полостей.

**Плакоидная чешуя и ее развитие.** Чешуя 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. Характерна для хрящевых рыб: акул, скатов и частично химеровых.

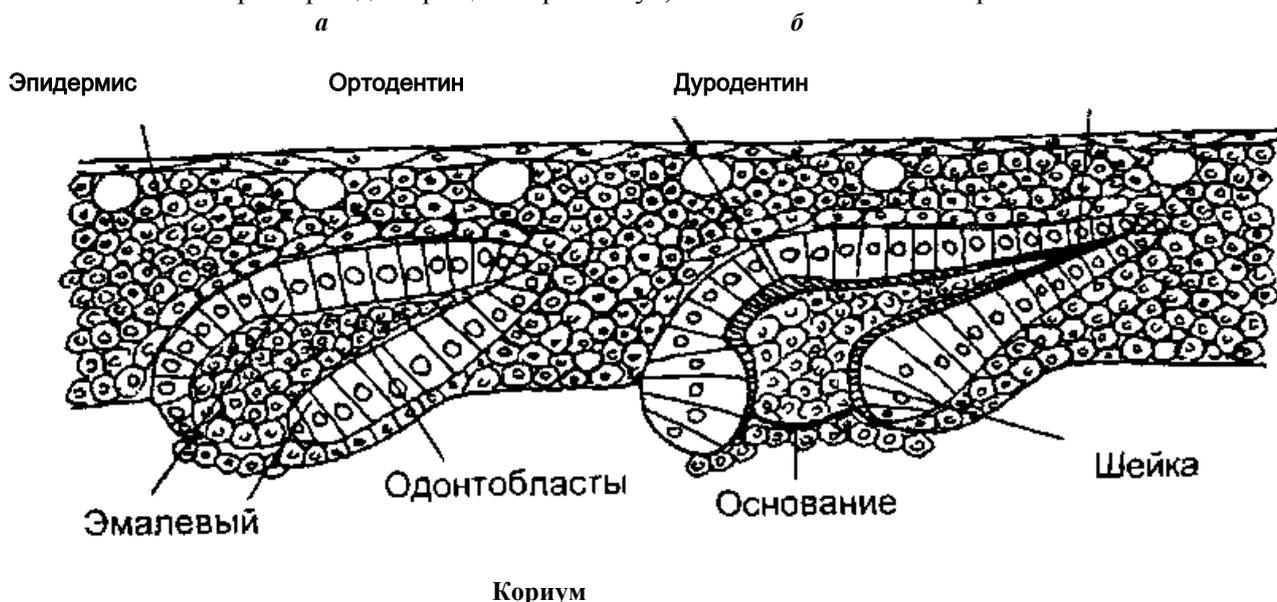


Рис. 4. Стадии развития плакоидной чешуи у эмбриона катрана

Развитие плакоидной чешуи, как видно из рис. 4 начинается с формирования эмалевого органа из базального слоя клеток эпидермиса. Клетки его видоизменяются, приобретают столбчатую форму. Эмалевый орган как бы формирует модель чешуи, лепит форму.

Ганоидная чешуя характеризуется относительно толстыми чешуями ромбической формы, которые соприкасаются и даже сочленяются между собой, совместно образуя панцирь, прочный, но недостаточно гибкий. Снаружи чешуя образована блестящим покровом ганоина, под ним лежит слой пульпарных полостей и базальная пластинка изопедина. На поверхности чешуи имеются дополнительные тонкие шипики.

Космоидная чешуя, представленная на рис. 5 Ф.Я. Держинским (2005) у латимерии и современных двоякодышащих сильно изменена. Самый глубокий слой в пластинке чешуи — изопедин, средний слой — губчатая кость и, поверхность чешуи облицована космином — «паркетом» из приплюснутых дентиновых зубчиков, между которыми располагались специфические колбовидные полости, открывавшиеся наружу порами, предположительно — электрорецепторы.

В эволюции костная чешуя возникла двумя путями:

- 1) в результате редукции космина, как у протоптера и лепидосирена (у неоцератода и латимерии в чешуе различимы остатки космина),
- 2) в результате редукции ганоина — у лучеперых.

Тонкую чешую костистых рыб подразделяют на две категории — *циклоидную* (округлую) и *ктеноидную* (с гребнем из зубчиков, выступающих за пределы эпидермиса) URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

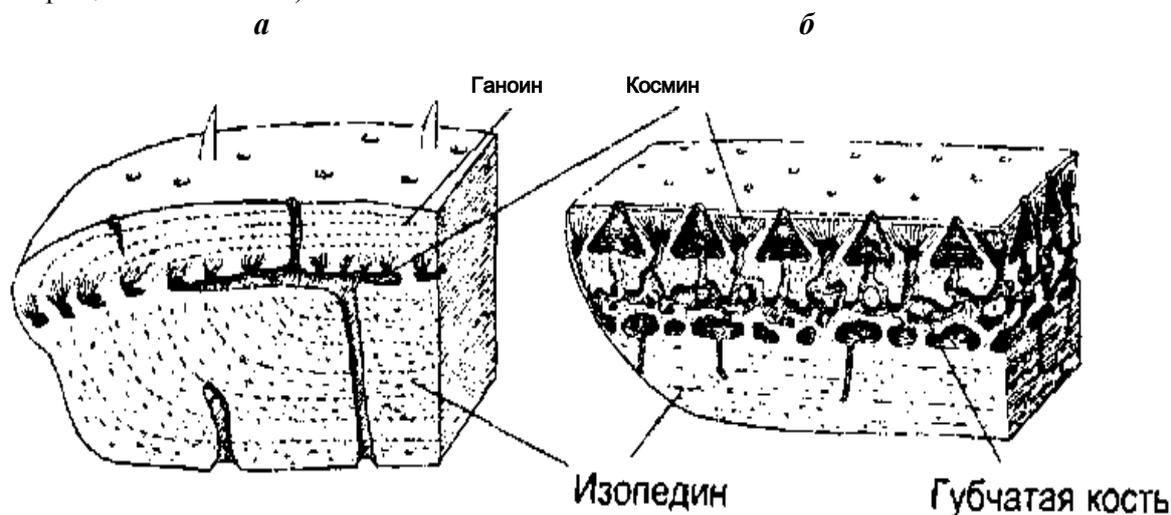


Рис. 5. Типы чешуи примитивных костных рыб: а— ганоидная; б— космоидная (из Держинского)

#### 4. Твердые образования эпидермиса

Бывают только роговые, они состоят из кератогиалина (кератина) – белка, богатого серой. Так, например, у круглоротых имеются *роговые зубцы* и *пластинки* на внутренней стороне присасывательной воронки и переднем конце языка. У карповых рыб в глотке имеется *роговой жерновок*, который прикреплен снизу к костному отростку, продолжающему назад в нижнюю поверхность мозговой капсулы, и противостоит мощным нижним глоточным зубам, которые перетирают на нем кормовые объекты. Для амфибий, например, у жаб и исполинской саламандры, после метаморфоза происходитороговение кожи.

Как отмечено Н.Н. Гуртовым, (1978, 1992), многослойным ороговевшим эпидермисом отличается кожа амниот. Это характерное для рептилий покров из *роговых чешуй*, однако, 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 для эластичности.

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

На рис. 6, как отмечает Ф.Я. Держинский (2005) для рамфотеки птиц характерен интересный механизм самозатачивания клюва. В пределах одной генерации клеток эпидермиса, образующего внешний покров надклювья (кроющей пластинки эпитеки — рамфотеки верхней челюсти), механические связи значительно надежнее остальных, в связи с чем после ороговения эти клетки формируют прочный слой.

Таким образом, кроющая 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.

Отрастающая рамфотека может постепенно сползать либо по прямой, либо по дуге окружности, иначе не сохранялось бы ее соответствие конфигурации костного основания; в этом причина правильности формы ее контура в профиль (у хищников, попугаев, вороны это дуга окружности) URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019). У хищных птиц, сов, многих попугаев основание рамфотеки прикрыто *восковицей*.



Рис. 6. Схема вертикального разреза клюва (из Держинского)

*Перья птиц*, представляют собой кожное образование. В строении пера различают следующие части: стержень, снабженный желобком на одной (нижней) стороне и оканчивающийся более широкой частью и опахало, составленное из лучей первого порядка, или бородок, сидящих симметрично по двум сторонам стержня и несущих также с двух сторон лучи второго порядка, или бородачки. Последние снабжены зацепочками и крючочками, помогающими более тесному сцеплению перекрещивающихся между собой бородачек опахала.

*Контурные перья* делятся на маховые и кроющие. К маховым перьям относятся ярко окрашенные перья на крыльях и хвосте. Контурные перья покрывают большую часть тела птицы, придавая ей обтекаемую форму. Они предохраняют птицу от солнца, ветра, дождя и ран.

*Маховые перья* подразделяются на три группы. Маховые перья первого порядка прикрепляются к кисти, создавая тягу во время полета. Первичных маховых перьев обычно бывает 10. Маховые перья второго порядка прикреплены к предплечью и необходимы для поднятия птицы в воздух. Вторичных маховых перьев – 10-14. Третичные маховые перья расположены ближе всего к телу птицы. Маховые перья покрыты более мелкими контурными или покровными перьями, несколько слоев, которых располагаются на крыле, а также закрывают уши птицы.

Птице помогают ориентироваться в полете хвостовые перья, называемые рулевыми. У большинства птиц 12 хвостовых перьев.

Под контурными перьями находятся мелкие, мягкие, пушистые *пуховые перья*, у которых нет бородачек и крючочков, сцепляющих бородачки на контурных и маховых перьях. Поэтому они позволяют сохранять теплоизоляцию, защищая птицу от холода и жары.

Пудретки – участки с постоянно растущим пухом, вершинки которых легко обламываются, образуя тонкий порошок – «пудру», расположены по бокам груди или на пояснице. Эта пудра помогает птице чистить перышки, а также увеличивает водоотталкивающие свойства оперения. Такой особый тип пуховых перьев имеется у цапель, некоторых козодоев, дроф и попугаев.

*Нитевидные перья* относятся к органам чувств. Они очень тонкие, с длинным стержнем и несколькими бородачками на конце.

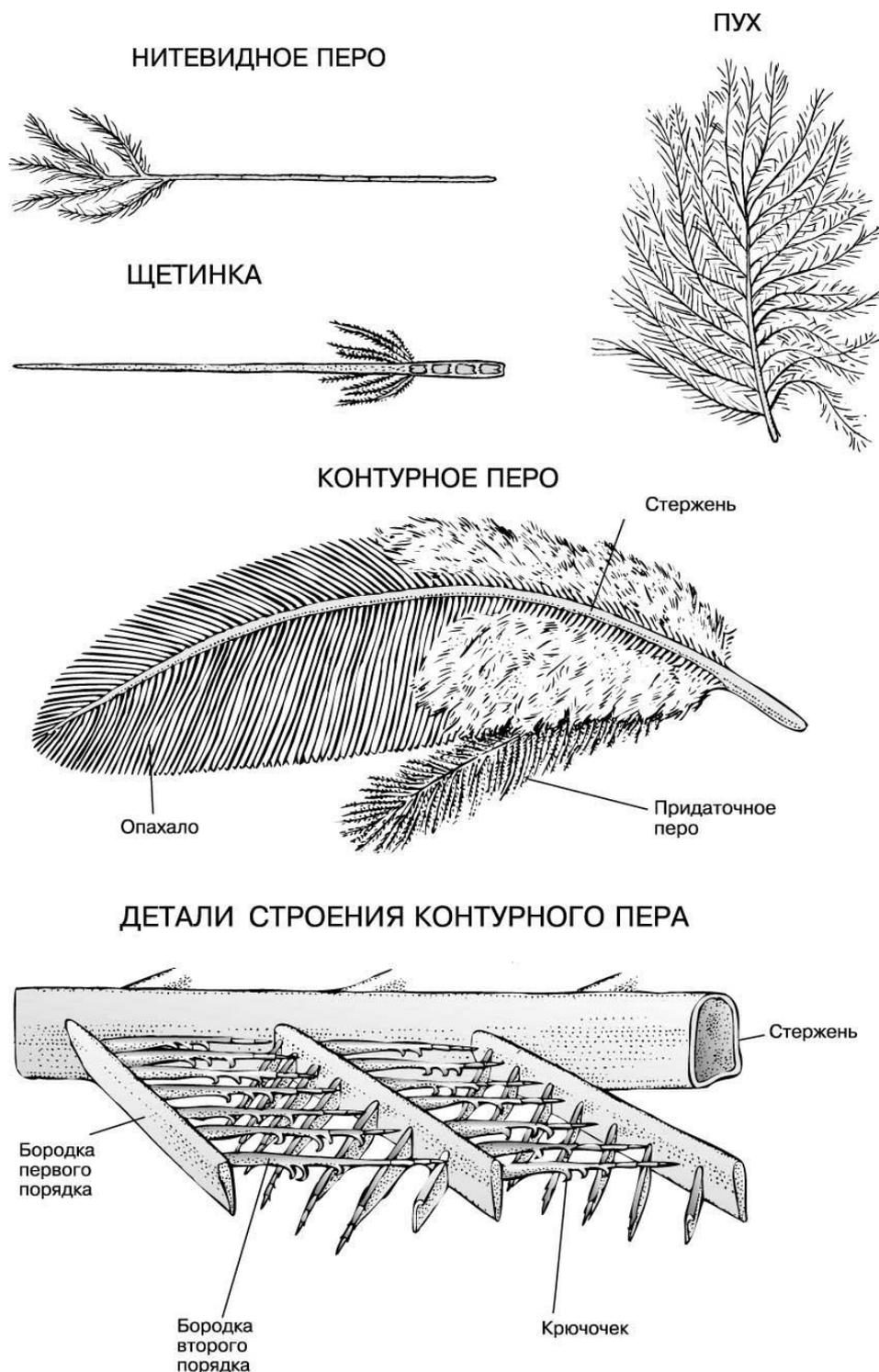


Рис. 7. Типы перьев и строение контурного пера

*Пуховые перья* обеспечивают форму, аэродинамические свойства, теплоизоляцию, а также играют определенную роль в процессе ухаживания.

*Щетинки* расположены на голове (вокруг век, рта, ноздрей), у них мягкий ствол и несколько бородок в основании. Выполняют как чувствительную, так и защитную функции.

*Волосы млекопитающих.* Волосяные фолликулы представляют собой впячивания эпидермиса. В основании фолликула находится корень волоса, из которого развивается стержень волоса. Волос состоит из кубовидных эпителиальных клеток, которые ороговевают в результате накопления в них кератина URL: <http://emll.ru/request> (дата обращения 12.04.2019).

Волос состоит из трех слоев. Наружный слой из кутикулы, толщиной в одну клетку; эти клетки плоские, обычно имеют сложную 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 северного оленя).

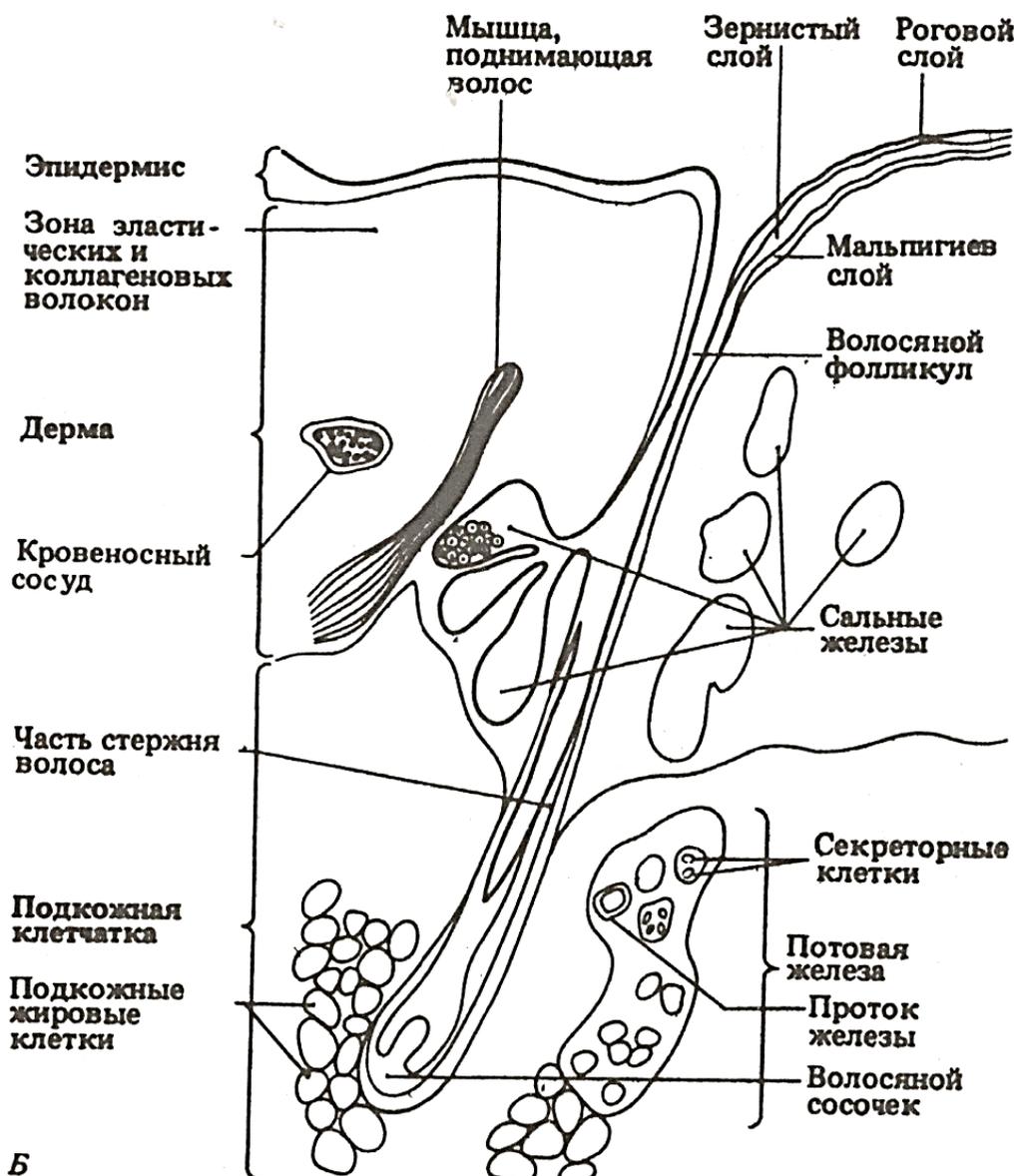


Рис.8. Схема строения поперечного среза кожи человека (из Грина)

Как показано подробным образом Н. Грином и др. (1996), на рис. 8, кровеносные капилляры обеспечивают растущий волос питательными веществами и удаляют продукты обмена. Верхняя часть волоса выходит за поверхность эпидермиса; она остается эластичной и не смачивается благодаря маслянистому секрету сальных желез, открывающихся в волосяной фолликул. Секрет сальных желез содержит жирные кислоты, воски и стероиды и распределяется по волосу и поверхности кожи, защищая фолликулы от пыли и микроорганизмов, образуя на коже тонкий водонепроницаемый слой. Этот слой препятствует потере воды с поверхности кожи, и проникновению воды через кожу внутрь организма.

К основанию фолликула прикрепляется гладкая мышца, другой конец которой прикреплен к базальной мембране. При сокращении этих мышц уменьшается наклон волос по отношению к коже, что увеличивает высоту неподвижного слоя воздуха над ее поверхностью. Это один из способов терморегуляции, а также как поведенческая реакция на опасность. Когда волосы «встают дыбом», размеры тела как бы увеличиваются, и этого достаточно, чтобы отпугнуть врага URL: <http://emll.ru/request> (дата обращения 12.04.2019).

Коготь состоит из когтевой и подошвенной пластинок, которые взаимодействуют между собой так же, как части клювья птиц, включая механизм самозатачивания.

У ногтя подошвенная пластинка мала. Копыто лошади, что представлено на рис. 9 сложнее: его «стрелка» — это третий, дополнительный компонент, возникший за счет ороговения подушечки пальца.



Рис. 9. Строение копыта лошади (из Держинского)

В состав рога включены два компонента:

- *остеодерма* (окостенение кориума) — прирастает к лобным костям,
- *производные эпидермиса*.

Рог жирафов представляет собой маленькую, приросшую к черепу остеодерму, покрытую обычной кожей с волосами. У полорогих остеодерма обычно крупнее и увеличивается в течение жизни, а эпидермис ороговевает и образует твердый чехол, который не сменяется, но нарастает пожизненно.

Рога оленей образованы остеодермой, которая отпадает из-за разрушения основания клетками-остеокластами. Кожа смыкается над культей и выращивает новую остеодерму более сложной формы, после чего сама отмирает и сбрасывается. Отрастание ускоряется мощными биостимуляторами, которые используются в медицине (пантокрин).

Рог носорога – эпидермальное образование, представлен стопкой сросшихся волос.

#### Вопросы для контроля:

1. Каково строение внешних покровов рыб?
2. Какие особенности в строении кожных покровов характерны для земноводных?
3. Какие особенности имеют покровы тела пресмыкающиеся?
4. По каким признакам различаются перья? Какие функции они выполняют?
5. Что представляют собой покровы млекопитающих?

## ТЕМА №2. СКЕЛЕТ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

### Вопросы:

1. Функции скелета
2. Скелетные ткани
3. Сравнительная характеристика строения скелета позвоночных животных.

### Материал и оборудование

- скелеты костистой рыбы, лягушки, ящерицы, змеи, голубя и кошки, смонтированные на подставках
- черепа млекопитающих из различных систематических групп (медведь, волк, манул, бурозубка, тарбаган, полевки, бурозубки)
- лупы, бинокуляр
- таблицы: скелет кролика, схема строения черепа, скелет свободных конечностей и их поясов.

### Задания

1. Рассмотреть скелеты животных, отметить особые черты строения.
2. Зарисовать: строение позвонка первичноводных позвоночных, скелет кролика, схему строения постоянных зубов у собаки, рассмотреть строение черепов позвоночных и найти отличительные черты.
3. Под бинокуляром и лупой рассмотреть строение черепа и зубов. Выписать зубную формулу млекопитающих.
4. Заполнить таблицу, найти черты сходства и различия у представителей разных классов.
5. Ответить на вопросы для контроля.

### 1. Функции скелета

Опорные системы тела обеспечивают характерную форму, которая в свою очередь обусловлена определенными потребностями организма. Так, многие виды позвоночных животных, исходя из разных сред обитания, имеют разные экологические группы. Например, водные имеют обтекаемое тело, наземные виды, начиная от земноводных и заканчивая вторичноводными (киты, тюлени) имеют более или менее развитые конечности.

Основные функции скелета следующие:

1. Опора. Скелет помогает телу сохранять определенную форму. Служит жестким, устойчивым к сжатию каркасом тела. У наземных организмов скелет обеспечивает опору для всей массы тела, противодействуя силе тяжести, и во многих случаях приподнимает тело над землей. Это облегчает животным передвижение по суше. Внутренние органы оказываются закрепленными и подвешенными к скелету.

2. Защита. Черепная коробка обеспечивает защиту головного мозга и органов чувств (зрения, обоняния, равновесия и слуха), позвонник – защиту спинного мозга, а ребра и грудина – защиту сердца, легких и крупных кровеносных сосудов.

3. Локомоция. Скелет служит местом прикрепления мышц. При сокращении мышц части скелета работают как рычаги, и это приводит к различным движениям. У мягкотелых животных при движении опорой для сокращающихся мышц служит полостная жидкость. Различают три основных типа скелета: гидростатический скелет, экзоскелет, эндоскелет URL: <http://emll.ru/request> (дата обращения 12.04.2019).

4. Образование эритроцитов и гранулоцитов.

### 2. Скелетные ткани

**Хрящ.** Выделяют три типа хряща: *гиалиновый, волокнистый и эластичный*. Все типы состоят из плотного матрикса (основного вещества), пронизанного множеством соединительнотканых волокон. Матрикс секретируют живые клетки – хондробласты. Позднее эти клетки оказываются в микроскопических полостях (лакунах), разбросанных в матриксе. В этом состоянии они называются хондроцитами. Наиболее распространенный тип хряща – *гиалиновый хрящ*, им, например, покрыты суставные поверхности костей. Его матрикс, состоящий из хондроитин сульфата, сжимаем и эластичен, он способен выдерживать большие нагрузки и гасить резкие механические воздействия, которые может испытывать сустав. Устойчивость к нагрузкам матриксу придают пронизывающие его тонкие коллагеновые волокна. На всей поверхности такого хряща, кроме участков, обращенных внутрь суставной сумки, находится плотная соединительная ткань – надхрящница. *Волокнистый хрящ* содержит плотную сеть коллагеновых волокон; он образует межпозвоночные диски и входит в состав сухожилий. Это очень прочная, хотя и в известной степени гибкая ткань. *Эластичный хрящ*

содержит множество эластиновых волокон, из него образованы наружное ухо, надгортанник и хрящи гортани URL: <http://emll.ru/request> (дата обращения 12.04.2019).

**Костная ткань.** Кость представляет собой плотную, твердую соединительную ткань, в основном содержащую обызвествленные элементы. Состоит из полого стержня – диафиза, на концах которого находятся две расширенные головки – эпифизы. Снаружи вся кость покрыта плотной соединительнотканной оболочкой – надкостницей. Диафиз состоит из компактного вещества, в то время как эпифизы образованы губчатой костной тканью, окруженной тонким слоем плотной костной ткани. Полость диафиза занята желтым костным мозгом, а красный костный мозг расположен в эпифизах, между костными перекладинами (трабекулами). Поверхность кости пронизана множеством мелких отверстий, через которые костная ткань и красный костный мозг снабжаются нервами и кровеносными сосудами URL: <http://emll.ru/request> (дата обращения 12.04.2019).

### 3. Сравнительная характеристика строения скелета позвоночных животных

**Внутренний скелет.** Скелет современных позвоночных в ряду от низших к высшим имеет три состояния: соединительнотканное, хрящевое и костное. В течение эмбрионального развития он проходит через эти же три состояния, которые соответствуют трем основным этапам эволюционного развития внутреннего скелета позвоночных вообще. Однако наряду с костями, имеющими хрящевых предшественников, у позвоночных есть кости, которые возникают сразу в глубоких слоях кожи, помимо срастания костных чешуй: первые называются замещающими, или хрящевыми, костями, вторые — покровными, или кожными, костями.

Скелет позвоночных делится на осевой скелет, череп и скелет конечностей (рис. 10).

**Осевой скелет.** У низших и зародышей всех позвоночных осевой скелет представлен хордой. Она состоит из своеобразной пузырьчатой ткани энтодермического происхождения и никогда не бывает сегментированной. Хорду окружает соединительнотканное влагалище, которое охватывает также центральную нервную систему и является скелетогенным слоем, т. е. слоем, дающим начало хрящевому или костному позвоночнику (сама хорда никогда не принимает участия в образовании хрящевого или костного скелета).

**Позвоночник** состоит из ряда подвижно сочлененных позвонков. Как подробно показано на рис. 11, у бесчелюстных позвонки зачаточные, и позвоночник не разделяется на отделы. У рыб различают два отдела: туловищный, снабженный ребрами, и хвостовой, лишенный их. У хрящевых рыб он остается хрящевым, у костных – скелет почти полностью окостеневает. Появление позвоночника явилось крупным ароморфозом. Он придает прочность и гибкость скелету, является защитой для спинного мозга. Тела позвонков вогнутые с обеих сторон. Между позвонками сохраняются остатки хорды. Над телами позвонков верхние дуги срастаются, образуя спинномозговой канал. От нижних дуг отходят поперечные остатки, к которым прикрепляются ребра, заканчивающиеся в теле рыб свободно URL: <https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 19.04.2019).

У наземных позвоночных в типичном случае позвоночник содержит пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. При этом ребра грудного отдела соединяются с грудиной, образуя грудную клетку. Таким образом, как показано А. Ромером и Т. Парсонсом (1992) в целом вполне развитый позвоночник, с одной стороны, дает опору всему телу (тела позвонков), с другой — служит защитой для спинного мозга (верхние дуги) и внутренностей (ребра). Кроме того, у наземных позвоночных с осевым скелетом сочленяются пояса конечностей, так что он дает опору и парным конечностям.

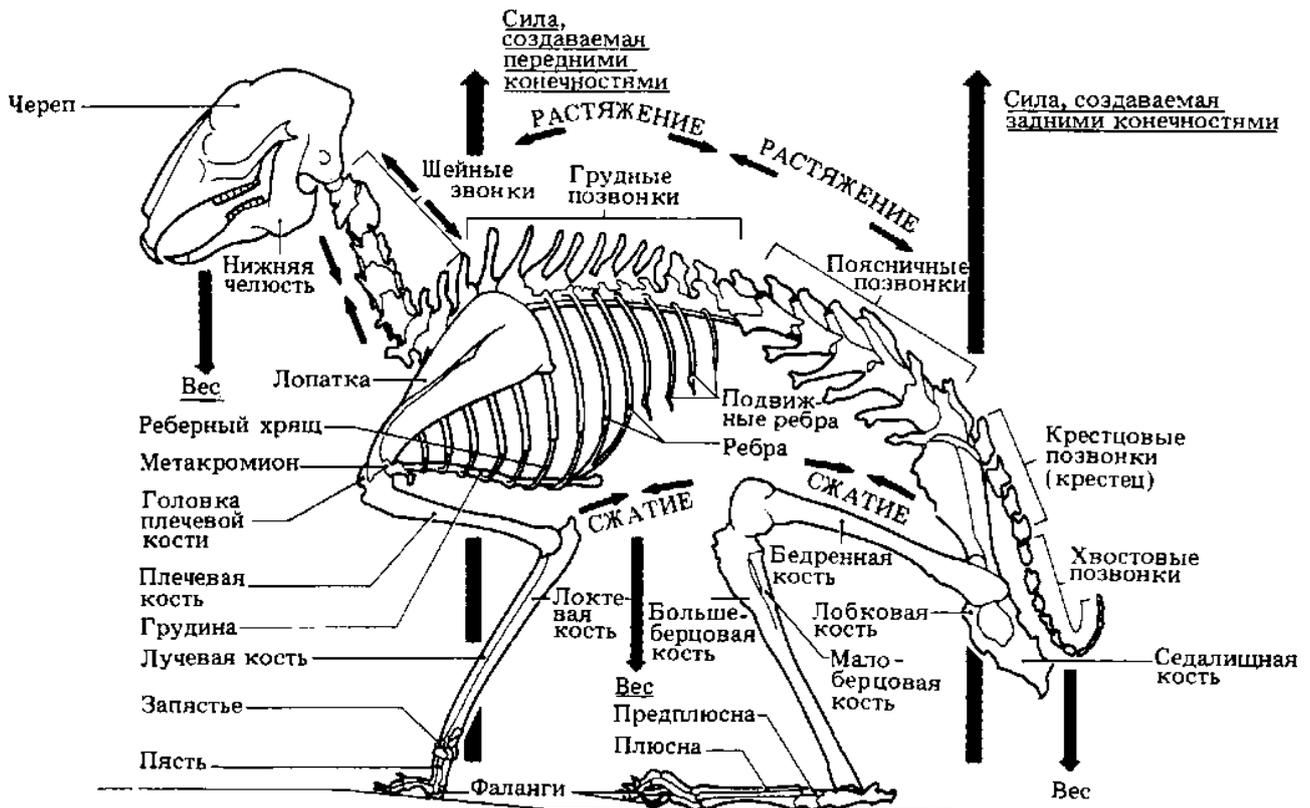


Рис. 10. Скелет кролика. Тела позвонков работают на сжатие, в то время как связки и мышцы, соединяющие позвонки между собой – на растяжение. Мускулатура брюшной стороны тела не позволяет поясам конечностей разойтись под действием силы тяжести (из Ромера и Парсонса).

Висцеральный и мозговой череп у всех позвоночных животных объединяется в единый комплекс – череп. Впервые в эволюционном ряду позвоночных он начинает формироваться у круглоротых URL: <https://mydocx.ru/7-42307.html> (дата обращения 12.04.2019).

Мозговой череп закладывается под головным мозгом в виде двух-трех пар хрящей. Одновременно, но независимо от них возникают хрящевые капсулы органов чувств: обонятельные, слуховые и глазные. Разрастаясь и сливаясь друг с другом, они начинают обрастать головной мозг с боков. Такая стадия развития мозгового черепа, еще лишённого крыши, соответствующая ранним этапам эмбрионального развития черепа остальных позвоночных, присуща круглоротым.

У остальных позвоночных еще на личиночной или зародышевой стадии разросшийся хрящ образует и крышу черепа. Такой, полностью хрящевой череп, у хрящевых рыб – акул и скатов.

У низших костных рыб (хрящевых ганоидов) мозговой череп остается хрящевым, а поверх него образуется панцирь из покровных кожных костей. У остальных групп костных рыб в первичном хрящевом мозговом черепе возникают окостенения, завершающиеся образованием так называемых первичных, или хрящевых, костей. Одновременно покровные кости погружаются под кожу и вступают в соединение с хрящевыми костями. У костистых рыб мозговой череп состоит из большого количества хрящевых и покровных костей; хрящ сохраняется только в области обонятельных и слуховых капсул и глазниц.

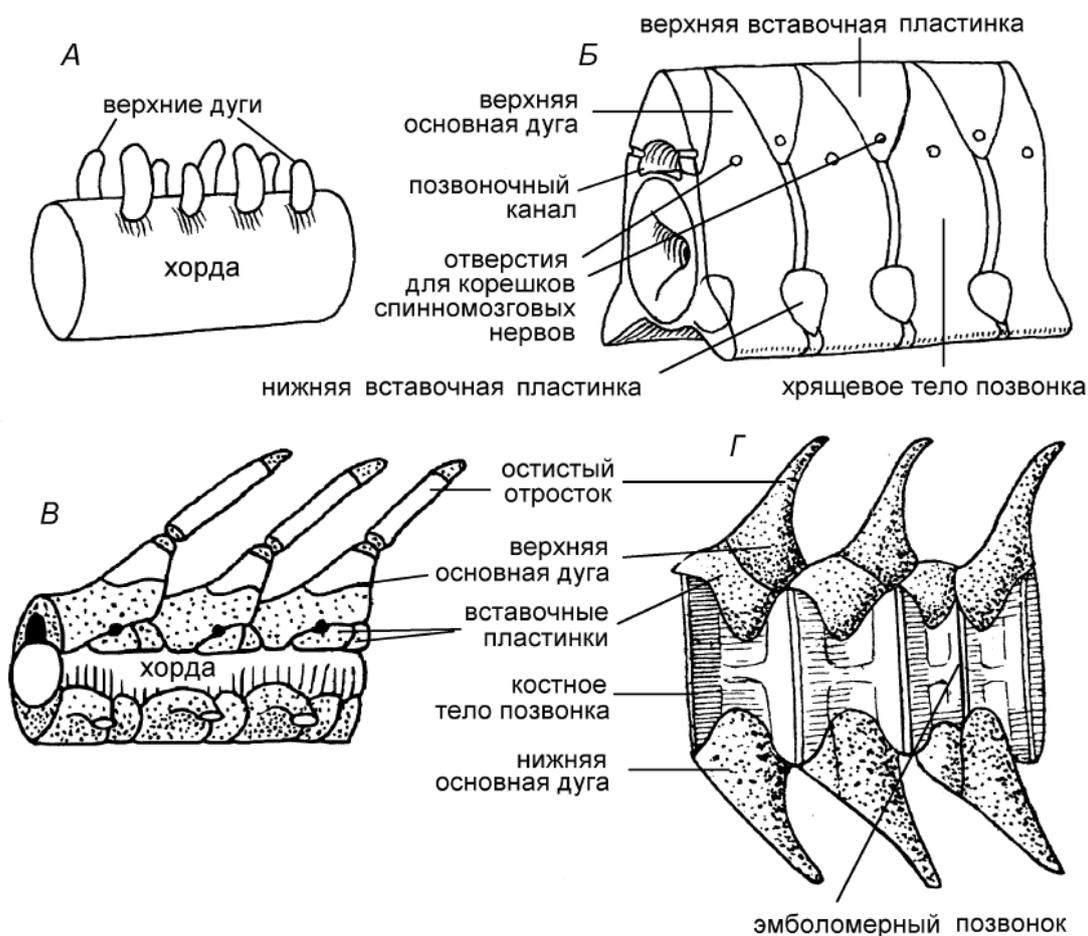


Рис 11. Строение позвоночника первичноводных позвоночных: А – миноги, Б – туловищные позвонки колючей акулы, В – осетра, Г – место перехода у ильной рыбы, костного ганоида от туловища к хвосту с единственным эмболомерным позвонком

У современных амфибий в мозговом черепе остались значительные участки хряща и относительно небольшое число хрящевых и покровных костей.

У рептилий, птиц и млекопитающих мозговой череп во взрослом состоянии образован лишь костями. У птиц и млекопитающих большинство костей срастается между собой так, что их границы обнаружить нельзя. Впервые у некоторых пресмыкающихся, а позже и у остальных позвоночных, в мозговом черепе образуется вторичное твердое костное нёбо, разделяющее полость рта на верхний отдел - носоглоточный ход - и нижний отдел – собственно ротовую полость. Благодаря этому пища, находящаяся во рту, не мешает дыханию URL: <http://www.iprbookshop.ru/26512.html> (дата обращения: 11.04.2019.).

*Висцеральный отдел черепа* развивается в виде жаберных дуг, лежащих в перегородках между жаберными щелями. У круглоротых эти хрящевые зачатки преобразуются в хрящевую жаберную решетку, околосердечный хрящ и в хрящи, поддерживающие язык и ротовую воронку.

У водных челюстноротых рудименты первых двух жаберных дуг образуют губные хрящи (наиболее развитые у акул). Третья дуга, *челюстная*, расчленяется на два отдела, образуя собственно челюсти: верхний элемент – небно-квадратный хрящ, нижний – меккелев хрящ. Эти элементы выполняют функцию челюстей только у низших рыб.

У высших рыб они окостеневают и лишь частично участвуют в удержании добычи; а захват добычи у них происходит вторичными челюстями, образованными покровными костями: верхнечелюстной и предчелюстной – в верхней челюсти; зубной - в нижней челюсти.

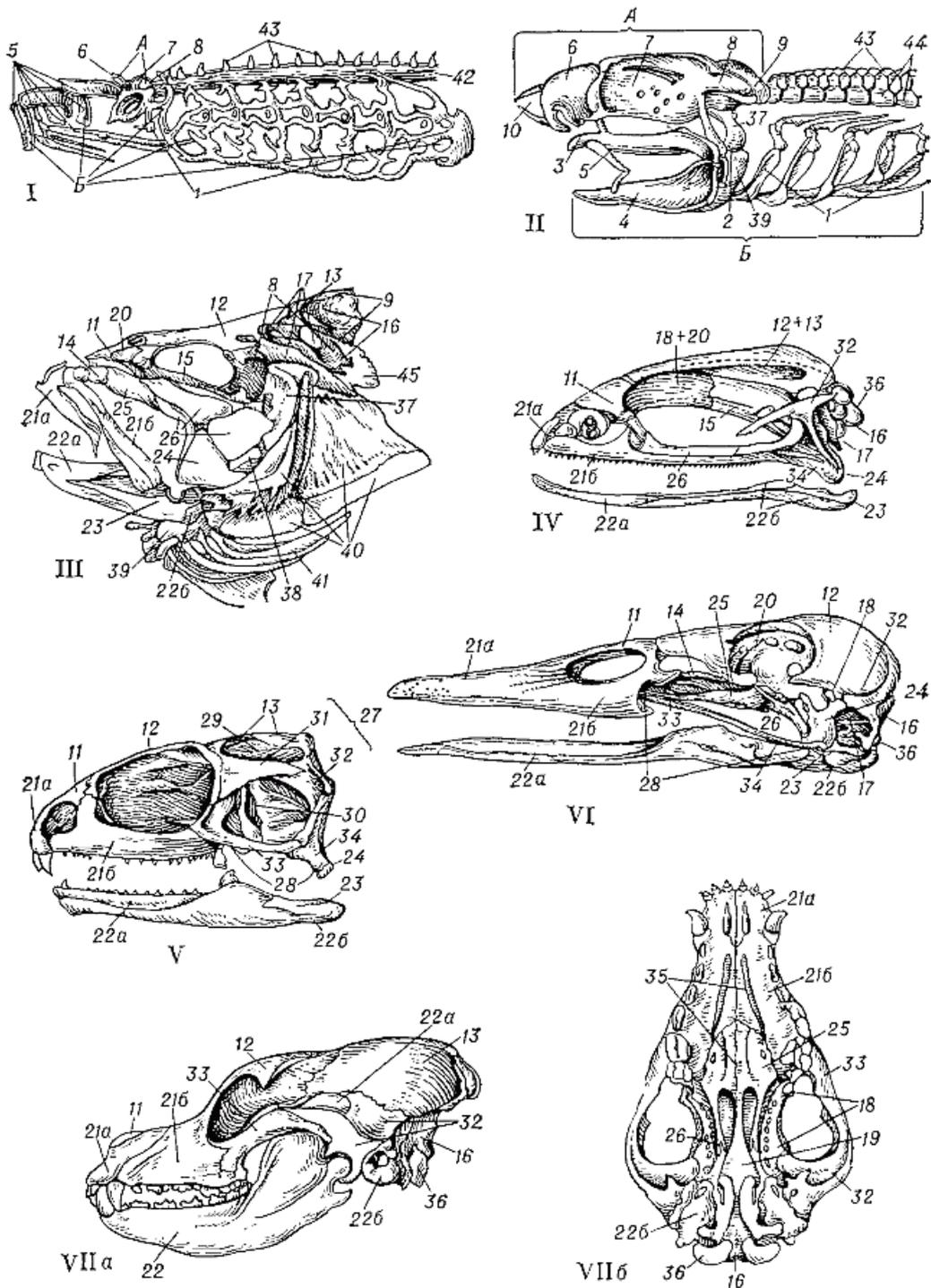


Рис 12. Череп позвоночных: I - круглоротое (минога); II - хрящевая рыба (акула); III - костистая рыба (окунь); IV - земноводное (лягушка); V - пресмыкающееся (гамтерия); VI - птица (утка); VII - млекопитающее (собака, а - вид сбоку, б - вид снизу); А - осевой череп; Б - висцеральный череп; 1 - жаберные дуги; 2 - подъязычная дуга; 3 - первичная верхняя челюсть; 4 - первичная нижняя челюсть; 5 - губные хрящи; 6 - обонятельный отдел; 7 - глазничный отдел; 8 - слуховой отдел; 9 - затылочный отдел; 10 - роstralный отдел; 11 - носовые кости; 12 - лобные кости; 13 - теменные кости; 14 - сошник; 15 - покровные клиновидные кости; 16 - затылочные кости; 17 - ушные кости; 18 - кости глазничной области; 19 - основная клиновидная кость; 20 - решётчатые кости; 21 - вторичная верхняя челюстная кость (21а - предчелюстная кость, 21б - верхнечелюстная кость); 22, 22а - зубная кость вторичной нижней челюсти, 22б - угловая кость (на рис. VII - барабанная кость); 23 - сочленовная кость; 24 - квадратная кость; 25 - нёбные кости; 26 - крыловидные кости; 27 - верхняя височная (скуловая) дуга; 28 - нижняя височная (скуловая) дуга; 29 - верхняя височная яма; 30 - боковая височная яма; 31 - заглазничная кость; 32 - чешуйчатая кость; 33 - скуловая кость; 34 - квадратно-скуловая кость; 35 - твёрдое нёбо; 36 - затылочный мыщелок; 37 - подвесок; 38 - соединительная кость; 39 - гиоид; 40 - жаберная крышка; 41 - лучи жаберной перепонки; 42 - хорда; 43 - верхние дуги позвонков; 44 - тела позвонков; 45 - кость плечевого пояса.

Следующая висцеральная дуга, *подъязычная*, состоит из двух крупных парных хрящевых элементов: подвеска, или гиомандибулярного, и подъязычного, или гиоида. Гиоиды правой и левой сторон соединяются друг с другом при помощи копулы. У высших рыб подъязычная дуга окостеневаает.

Остальные *жаберные дуги* служат опорой для жабр. У примитивных рыб число их может достигать 7 пар, у большинства хрящевых рыб 5 пар жаберных дуг, у костистых рыб 4 пары (V-рудиментарна) и они окостеневают. За счет покровных костей у костных рыб формируется скелет жаберной крышки, который относится к висцеральному черепу.

Исходя из способа прикрепления челюстного аппарата к мозговому черепу различают несколько типов:

1. *Протостилия* – челюстная и подъязычная дуги независимо друг от друга связками подвешиваются к мозговому черепу.

2. *Гиостилия* – верхний конец гиомандибулярного отдела подъязычной дуги прикрепляется к слуховому отделу мозгового черепа и служит подвеском для челюстной дуги (большинство хрящевых и все костистые рыбы).

3. *Амфистилия* – верхний элемент челюстной дуги соединяется с мозговым черепом при помощи одного – двух специальных отростков (некоторые примитивные и современные акулы, костные ганоиды).

4. *Аутостилия* – верхний элемент челюстной дуги соединяется или срастается с мозговым черепом, подъязычная дуга в большей или меньшей степени подвергается редукции (цельноголовые и двоякодышащие рыбы, земноводные и все другие наземные позвоночные).

У тетрапод в связи с переходом к воздушному дыханию висцеральный скелет видоизменяется. В ряду земноводные – млекопитающие происходит усиление вторичных челюстей, а развитие аутостилии приводит к редукции подъязычной дуги: нижний ее элемент вместе с редуцирующимися жаберными датами участвует в образовании подъязычного аппарата и скелета гортани, а верхний элемент - гиомандибулярный, или подвесок - превращается в косточку среднего уха - стремечко. Скелет жаберной крышки полностью редуцируется.

5. У млекопитающих, в отличие от всех остальных позвоночных, нижнюю челюсть образует одна единственная парная кость – зубная URL: <https://mydocx.ru/7-42307.html> (дата обращения 12.04.2019).

Состав и число зубов млекопитающих принято выражать в виде так называемой зубной формулы, в которой обычно указывается число зубов в одной половине верхней (числитель) и нижней (знаменатель) челюстей. Например, зубная формула зайца:

$$I \frac{2}{1} C \frac{0}{0} P \frac{3}{2} M \frac{3}{3} \cdot 2 = 28$$

где *i* означает резцы (*incisivi*), *c* – клыки (*canini*), *pm* – предкоренные (*praemolares*), *m* – истинно коренные (*molares*), а число 28 – общее количество зубов. Обычно зубная формула упрощается: опускаются начальные буквы латинских названий зубов, и формула записывается в виде четырех дробей или одной дроби. У собаки выглядит следующим образом (рис 13):

$$I \frac{3}{3} C \frac{1}{1} P \frac{4}{4} M \frac{2}{3} \cdot 2 = 42$$

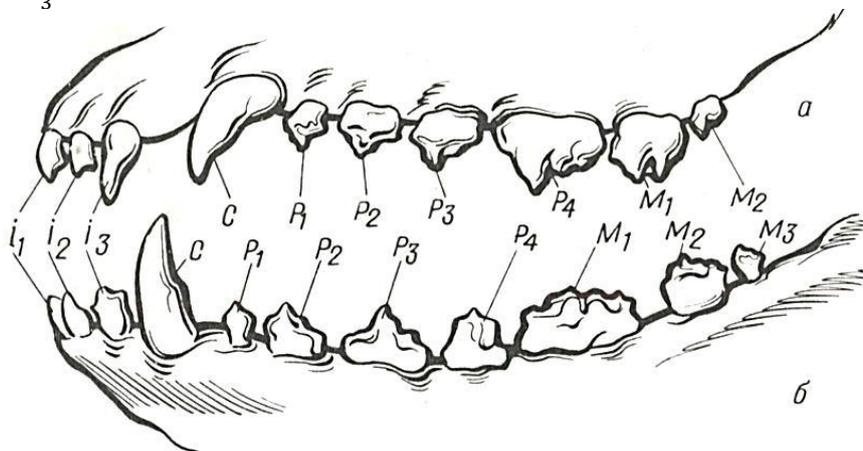


Рис 13. Схема строения постоянных зубов у собаки: а – верхняя челюсть, б- нижняя челюсть

**Скелет конечностей** делится на скелет непарных конечностей и на скелет парных конечностей. Первый имеется только у первичноводных позвоночных (круглоротых и рыб). Он состоит из наружного скелета — лучей, поддерживающих перепонки спинного, хвостового и заднепроходного плавников, и из внутреннего скелета — радиальных лучей, которые помещаются в мышцах тела и поддерживают плавниковые лучи.

Скелет парных конечностей разделяется на скелет поясов конечностей и на скелет свободной конечности.

У рыб пояса конечностей имеют сравнительно очень простое строение и не прилегают к позвоночнику. Скелет свободной конечности, подобно скелету непарных плавников, состоит из внутреннего и наружного скелета. Первый образован многочисленными хрящевыми или костными палочками, второй — плавниковыми лучами URL: <http://www.zoofirma.ru/knigi/zoologija-rozvonochnyh/3294-skelet-konechnostej-rozvonochnyh.html> (дата обращения 12.04.2019).

Скелет парных конечностей наземных позвоночных сильно отличается от такового рыб. Типичными элементами переднего, или плечевого, пояса являются лопатка, коракоид и прокоракоид. Кроме того, обычно имеется еще покровная кость — ключица. Соответственно в заднем, или тазовом, поясе имеются подвздошная, седалищная и лобковая кости. Покровных костей в поясе задних конечностей нет.

Скелет свободной конечности состоит лишь из внутреннего скелета и делится на три отдела: в передней конечности — на плечо, предплечье и кисть, в задней — бедро, голень и стопу. Первый отдел состоит всегда из одной кости (плечевой или бедренной), следующий отдел образован двумя костями (лучевой и локтевой или большой и малой берцовыми), третий отдел в свою очередь подразделяется на три подотдела: в передней конечности — на запястье, пясть и фаланги пальцев, в задней — на предплюсну, плюсну и фаланги пальцев URL: <http://www.zoofirma.ru/knigi/zoologija-rozvonochnyh/3294-skelet-konechnostej-rozvonochnyh.html> (дата обращения 12.04.2019).

#### Вопросы для контроля:

1. На какие отделы подразделяется скелет позвоночных? В чем проявляется приспособительный характер скелета?
2. Какие черты в строении осевого скелета указывают на его усложнение?
3. Какими чертами характеризуется череп?
4. Чем отличается строение конечностей и их поясов у разных групп?

#### Задание для самостоятельной работы

На основе анализа материалов из учебников, пособий и монтированных скелетов позвоночных животных, найдите черты сходства и различия представителей разных групп. Сделайте выводы.

Таблица 1.

#### Сравнительная характеристика строения скелета позвоночных животных

Отделы скелета	Рыбы	Амфибии	Рептилии	Птицы	Млекопитающие
Череп					
Позвоночник					
Скелет конечностей					
Скелет поясов конечностей					
Способ передвижения					

## ТЕМА №3. МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА

### Вопросы:

1. Висцеральная мускулатура
2. Соматическая мускулатура.

### Материал и оборудование

- влажные препараты костистой рыбы, лягушки, ящерицы, голубя и дождевой мыши;
- схема строения мышц.

### Задания

1. Рассмотреть мышечную систему рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих на влажных препаратах, отметить особенности их строения.
2. Зарисовать: строение мускулатуры жаберных дуг и ее производных у акулы, костистой рыбы и гаттерии; схему расположения шейных мышц у кролика; мышцы тазового пояса и бедра птицы; схему сгибательных сухожилий ноги голубя; мышцы тазового пояса и бедра млекопитающего.
3. Ответить на вопросы для контроля.

Как отмечают А. Ромер и Т. Парсонс (1992), мышечная ткань, занимающая в среднем от трети до половины массы тела животных в функциональном отношении в высшей степени важна. Даже высшие процессы нервной деятельности проявляются главным образом в форме сокращения мышечных волокон. Все основные функции организмов – от локомоции до кровообращения – обеспечиваются мышечной активностью или связаны с ней.

Гистологически различают два типа мышечной ткани: гладкая и поперечнополосатая. Гладкая мускулатура располагается главным образом в оболочке пищеварительного тракта, мочевом пузыре, трахее, бронхах, в кровеносных и лимфатических сосудах, половых органах, в соединительной ткани кожи.

Мышечная система позвоночных подразделяется на мускулатуру внутренних органов и кожи, или висцеральную, и на мускулатуру тела, или соматическую.

### 1. Висцеральная мускулатура

Образована главным образом мускулатурой пищеварительной трубки и представлена челюстными мышцами, жаберными, или глоточными, и мускулатурой кишечника. Последняя состоит из гладких мышечных волокон, тогда как мускулатура передней части пищеварительной трубки — поперечнополосатая. Для мышечной системы хрящевых рыб характерны автономность и большое содержание мочевины. У четвероногих групп в связи с переходом на наземно-воздушную среду обитания имеются существенные отличия. Формируется мускулатура ротовой полости – жевательная, мышцы языка, дна ротовой полости, играющей роль в механизме дыхания (у земноводных), важную роль выполняет мускулатура глазных яблок, участвующая в проглатывании пищи, кольцевая мускулатура ноздрей, закрывающая их клапаны при погружении в воду.

Жаберная мускулатура – это приспособление для прокачивания воды сквозь жабры, заменяющего действие ресничек, наблюдаемое у низших хордовых. У рыб позади гиоидной дуги находятся пять жаберных щелей с четырьмя лежащими между ними перегородками, каждая из которых имеет свою собственную мускулатуру и скелетную основу (Ромер, 1992).

Среди тетрапод только у личинок амфибий сохраняется система жаберных мышц, которые исчезли у наземных форм, за исключением мелких пучков, связанных с подъязычным аппаратом и гортанью. У взрослых форм жаберная крышка исчезает, сжиматель гиоидной дуги остается единственной поверхностной мышцей развивающейся шеи. Он разрастается в виде тонкого листка – сжимателя шеи, охватывающего ее снизу и с боков, и как правило прирастающего к коже. У млекопитающих он распространяется на значительную часть поверхности головы, образуя мимические мышцы. Эти мышечные пучки сконцентрированы вокруг глазниц, наружного уха, вибрисс и губ, которые тоже приобретают подвижность и функции, отсутствующие у других позвоночных.

Наглядно показанный на рис. 14 А. Ромером и Т. Парсонсом (1992) с преобразованием у челюстноротых одной из жаберных дуг в челюстной аппарат, ее мышцы сильно видоизменились в связи с появлением новых функций. У акулы мышцы челюстной дуги включают три компонента. Во-первых, это ее дорсальный *констиктор* (сжиматели), называемый поднимателем небно-квадратного хряща. Во – вторых, мускул нижней челюсти со сложной внутренней перистостью. И в третьих,

вентральный сжиматель, который слит в вентральный гиомандибулярный констриктор и соединяет тонким поперечным пластом волокон половинки нижней челюсти.

У млекопитающих нижняя челюсть преобразована, и ее элементы частично утрачены и либо оказались в составе среднего уха. Вместо опускающей нижней челюсти образуется двубрюшная мышца, размыкающая челюсти. Переднее брюшко образовано волокнами челюстного брахиомера, идущими назад под ветвью нижней челюсти. Позади оно соединяется с пучком гиоидной мускулатуры, который идет вверх позади нижней челюсти и прикрепляется к черепу около уха.

Аддуктор (приводящие мышцы) нижней челюсти развит у всех челюстноротых. У низших тетрапод приводящая мускулатура разделена на три основные части главными ветвями тройничного нерва. У млекопитающих наружный аддуктор разделяется на две части в связи с изменением конструкции нижней челюсти и характера ее причленения. Одна из них – височная мышца, вторая – жевательная (Ромер, 1992).

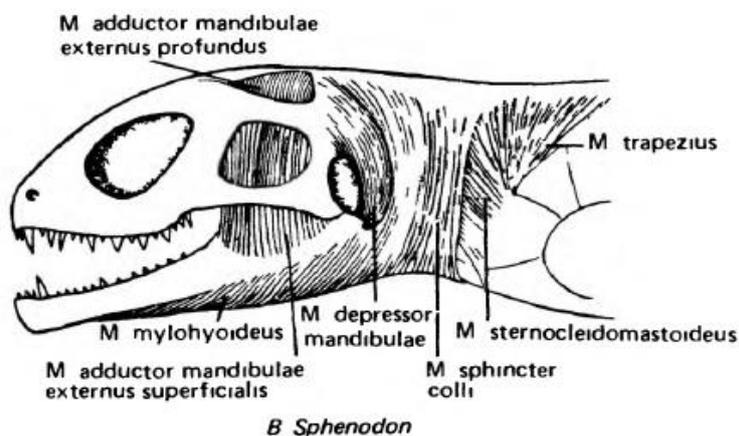
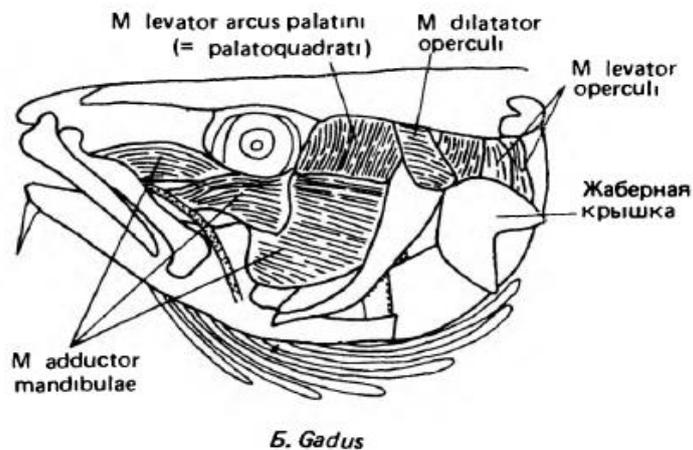
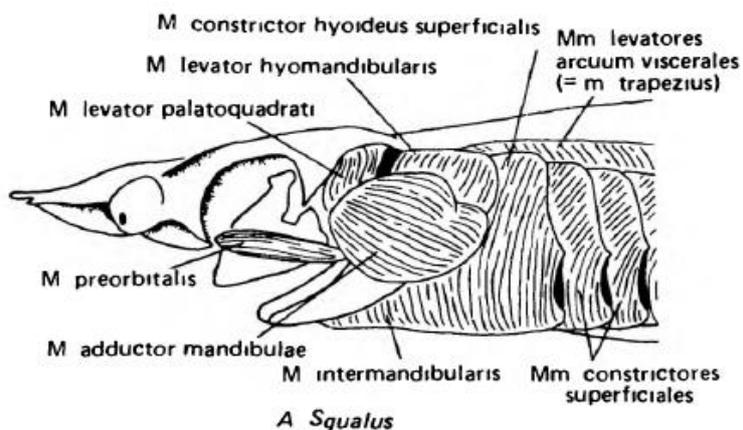


Рис 14. Мускулатура жаберных дуг и ее производных у акулы, костистой рыбы и гаттерии (по Ромеру и Парсонсу).

## 2. Соматическая мускулатура

У низших позвоночных соматическая мускулатура представлена, как и у ланцетника, рядом широких поперечных мышечных лент — миомеров, разделенных узкими соединительнотканными прослойками — миосептами.

Мускулатура асцидии представлена кожно-мышечным мешком, который состоит из однослойного эпителия и рыхлой соединительной ткани, где находятся 2-3 слоя продольных и поперечных мышечных пучков и вокруг сифонов расположены кольцевые пучки мышц. Поперечнополосатая мускулатура находится в сердце, на челюстном и жаберном аппарате.

У высших позвоночных метамерия нечетко выражена в связи с развитием сложной мускулатуры туловища и парных конечностей (рис. 16).

У четвероногих групп, в связи с переходом на наземно-воздушную среду обитания имеются существенные отличия. Наряду с метамерностью туловищной мускулатуры, проявляются черты ее большей дифференциации. Значительно увеличивается мускулатура конечностей, где выражены мускулы – антагонисты URL: <http://www.studentlibrary.ru/book/ISBN9785704223269.htm> (дата обращения 11.04.2019)

Мышечная система пресмыкающихся, как и скелет, значительно усложнилась. Метамерная мускулатура, свойственная первичноводным позвоночным, сохранилась лишь на отдельных участках туловища в области позвоночника и брюшной стенки. Туловищная мускулатура представлена лентовидными мышцами определяющими изгибание тела при передвижении. Особенно важное значение они имеют у безногих рептилий, поскольку связаны с межрёберной мускулатурой.

Межрёберная мускулатура рептилий, имеющих грудную клетку, обеспечивает грудной механизм дыхания. Туловищная мускулатура связана и с мышцами конечностей, со сложной системой сгибателей и разгибателей.

Увеличение числа позвонков шейного отдела позвоночника способствовало формированию сильной шейной мускулатуры, особенно у видов с длинной шеей. У змей, заглатывающих добычу целиком, мускулатура челюстей, шеи и пищевода легко растяжима.

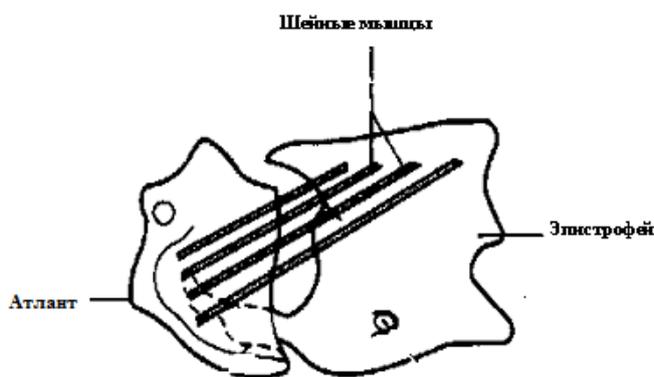


Рис. 15. Расположение шейных мышц между атлантом и эпистрофеем у кролика.

составляют парные грудные и лежащие под ними парные подключичные мышцы. Масса двух грудных мышц составляет 10-20 % от общей массы тела птицы и превышает массу подключичных мышц в 3-20 раз. Мощная грудная мышца, опускающая крыло, крепится на груди, киле, коракоиде и коракоидно-ключичной связке.

Подключичная мышца, поднимающая крыло, присоединяется к коракоиду и груди. Обе мышцы сухожилиями прикрепляются к головке плеча. Попеременное сокращение мышц определяет движения крыльев. Кроме этих основных мышц, в полёте участвуют ещё несколько десятков более мелких мышц, расположенных в области плеча, предплечья и на туловище.

Более тридцати мышечных образований осуществляют движения задних конечностей. Крупные мышцы крепятся к костям тазового пояса, мелкие – на бедре и голени URL:<http://www.iprbookshop.ru/26513.html> (дата обращения 11.04.2019).

Как показано Держинским Ф.Я. (1992,2005), мускулатура птиц значительно возрастает по относительной массе и более сложно дифференцирована, что обусловлено повышенной подвижностью птиц и разнообразием способов их передвижения.

Основная масса двигательной мускулатуры расположена на туловище, особенно в грудной области, что определяет полётные движения и создаёт необходимую обтекаемость форм тела. Хорошо развитые сухожилия соединяют мускулатуру разных участков тела (рис. 16).

Основу грудной мускулатуры, определяющей полётные движения,

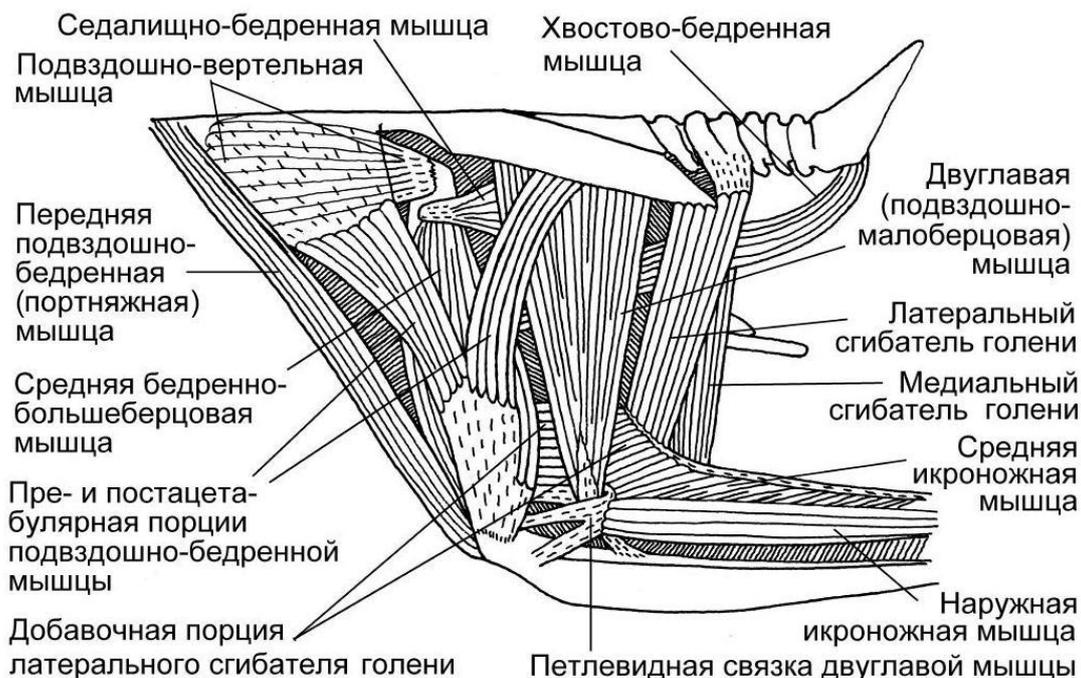


Рис. 16. Мышцы тазового пояса и бедра птицы (из Держинского)

Соединение разных мышц происходит за счёт сухожилий. Важную роль играет глубокий сгибатель пальцев, расположенный на задней поверхности голени птиц. Он образует сухожилие, которое проходит по задней стороне интертарзального сочленения и цевке, далее ветвится на четыре части, идущих к концевым фалангам пальцев (рис. 17).

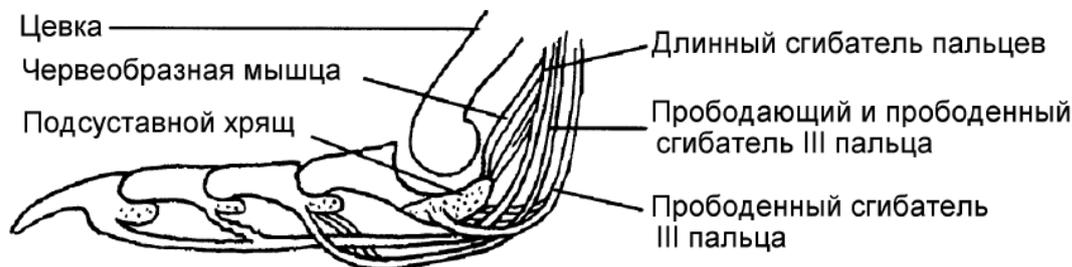


Рис.17. Схема сгибательных сухожилий в III пальце ноги у голубя *Columba livia*

Сухожилия и внутренние стенки соединительнотканых влагалищ, по которым они проходят, имеют ребристую поверхность. При посадке птицы на ветку и схватывании её пальцами, сухожилие прижимается к стенке влагалища и, благодаря рёбрышкам, происходит его надёжное закрепление. Пальцы птицы не разжимаются при расслаблении мускула, когда она спит.

Дыхательная мускулатура сосредоточена на рёбрах грудной клетки, обеспечивая её ритмичное движение на вдохе и выдохе. Движения хвоста осуществляется несколькими мышцами, прикреплёнными к пигостилю. Имеет место и подкожная мускулатура, с помощью которой меняется положение перьев на участках тела. Мышечная система птиц, особенно грудной области, содержит большое количество миоглобина - белка, определяющего запасание резерва кислорода, необходимого для активных движений. Повышенное содержание миоглобина характерно для птиц, быстро летающих и обитающих в условиях горной местности, где имеет место дефицит кислорода.

Мускулатура млекопитающих сложно дифференцирована и имеет видовые особенности в зависимости от образа жизни (рис. 18). Для осевого скелета характерны особая прочность и сила шеи, а также гибкость спины в вертикальной плоскости, используемая при беге. В связи с этим эпаксиальные мышцы в области поясницы в типичных случаях вторично объединены в мускул – разгибатель туловища. Сложная система, состоящая из сгибателей и разгибателей, расположена на конечностях животных.

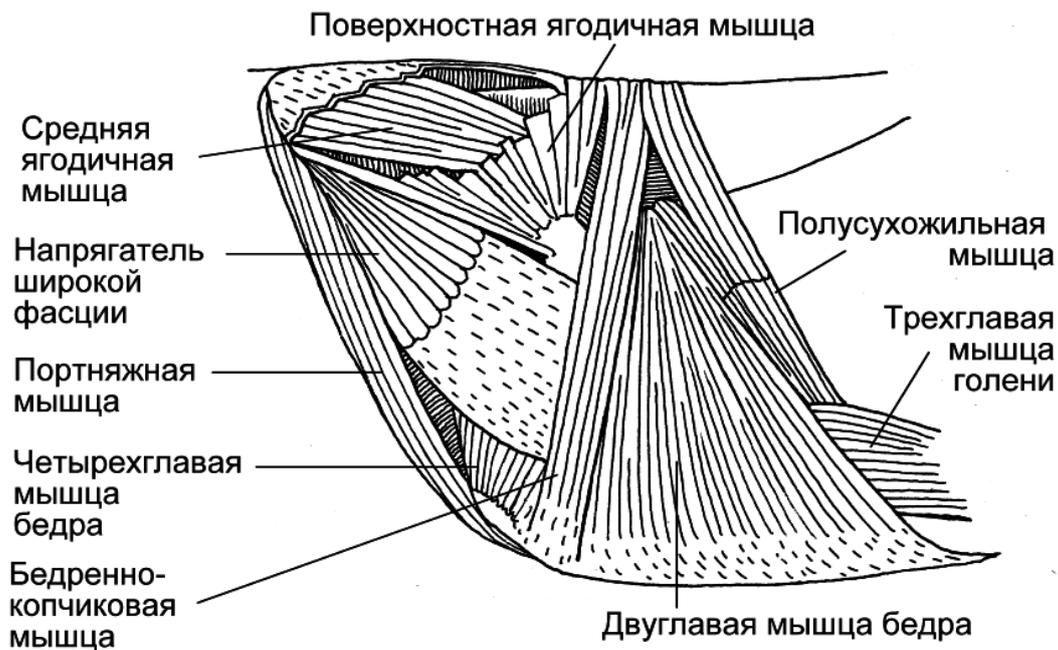


Рис.18. Мышцы тазового пояса и бедра млекопитающего

Специфическая особенность – куполообразная мышца диафрагма, разделяющая грудную и брюшную полости и принимающая активное участие в механизме дыхания.

У млекопитающих хорошо развита подкожная мускулатура, которая у большинства видов образует сплошной чехол, охватывающий почти всё туловище и шею. Она обеспечивает движение кожи и волосяного покрова, в том числе вибрисс, выполняющих осязательную функцию. Благодаря её сокращениям, происходит ощетинивание зверей, обеспечивается сворачивание тела в клубок у ежей, панголинов и броненосцев. Кроме того, она имеет большое значение в общении животных, определяя их мимику, особенно развитую у приматов и хищных зверей. У приматов туловищная часть подкожной мускулатуры отсутствует.

#### Вопросы для контроля:

1. Какие черты сходства характерны для челюстноротых в висцеральной мускулатуре?
2. Чем отличается соматическая мускулатура от висцеральной?
3. Чем определяется большая подвижность головы птиц?
4. В чём черты усложнения мышечной системы птиц? Чем это вызвано?
5. Какие мышцы получили сильное развитие у млекопитающих? С чем это связано?
6. Каковы особенности мышечной системы у наземных позвоночных?

## ТЕМА № 4. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

### Вопросы:

1. Органы пищеварения у амниот.
2. Сравнительная характеристика пищеварительной системы у амниот.

### Материал и оборудование

- влажные препараты «Внутренние органы лягушки», «Внутренние органы ящерицы».
- таблицы: Пищеварительная система лягушки, змеи, птицы и млекопитающего.

### Задания

1. Рассмотреть влажные препараты представленных животных, отметить особенности в строении
2. Зарисовать: пищеварительный тракт у амниот, и у жвачных.
3. Пользуясь учебниками, дайте сравнительную характеристику пищеварительной системы позвоночных животных.
4. Ответить на контрольные вопросы.

### 1. Органы пищеварения у амниот

Амниоты (Amniota) – первичноводные животные, к которым относятся круглоротые, рыбы и земноводные. Всю свою жизнь, либо часть жизни проводят в воде. Размножение также происходит в воде. Оплодотворение обычно наружное. Яйца или икра окружены мягкой студенистой оболочкой. Питательных веществ в таком яйце сравнительно мало, и поэтому развитие всегда идет с метаморфозом. Из яйца формируется личинка, имеющая настоящие жабры, которая питается сначала желтком яйца, а затем переходит на обычное питание.

Амниоты – это пойкилотермные животные, неспособные к поддержанию постоянной температуры тела, зависящие от температуры окружающей среды. Некоторые амниоты живородящи (акуловые рыбы) ([URL: https://studopedia.su/2\\_52196\\_podtip-pozvonochnie-amnii-i-amnioti.html](https://studopedia.su/2_52196_podtip-pozvonochnie-amnii-i-amnioti.html) (дата обращения 12.04.2019)).

Первичным зачатком пищеварительной системы является *эктодермальная трубка*, передний конец которой заканчивается слепо, а задний переходит в нервно-кишечный канал. В дальнейшем спереди образуется *эктодермальное впячивание*, которое соприкасается с передним концом трубки и прорывается в нее. Таким образом, из эктодермы образуется *передняя часть ротовой полости*, а место слияния эктодермального и энтодермального зачатков у низших хордовых остается в виде паруса. Сзади имеется такое же эктодермальное впячивание, за счет которого образуется *анальное отверстие*, или задняя часть клоаки. Передняя часть пищеварительной трубки за счет прорыва в ней отверстий превращается в *глотку*, несущую *пищеварительную и дыхательную функции*. В этой области у водных позвоночных образуются жабры. Задняя часть глотки дает начало *легким, щитовидной и зубной железе*. Задняя часть пищеварительного тракта образует переднюю часть клоаки, а также *аллантоис*, а у лягушек и *дефинитивный мочевой пузырь*.

Остальная часть трубки является чисто *пищеварительной*. Располагаясь в полости тела, она одета висцеральным листком брюшины и первоначально крепится им к дорсальной и вентральной стенкам полости тела. Позднее вентральная часть редуцируется, и трубка остается подвешенной только на дорсальной складке, называемой *брыжейкой*. У большинства хордовых этот отрезок пищеварительной системы подразделяется на отделы различной специализации ([URL: https://vseobiology.ru/zoologiya-pozvonochnykh/958-32](https://vseobiology.ru/zoologiya-pozvonochnykh/958-32) (дата обращения 12.04.2019)).

В результате дифференциации пищеварительный тракт образует следующую систему органов:

- 1) ротовая полость — орган захватывания пищи, несущий зубы, различные железы, язык;
- 2) глотка — несет дыхательную функцию: у рыб — через жаберные щели и плавательный пузырь, у наземных позвоночных в глотке образуется перекрест пищевого и дыхательного путей при установлении связи глотки с ноздрями и легкими, кроме того, глоточная часть кишечника является местом возникновения важных желез внутренней секреции — щитовидной железы и зубной железы;
- 3) пищевод;
- 4) желудок — орган химической переработки пищи;
- 5) двенадцатиперстная кишка — важный раздел кишечника, где происходит переваривание жиров и белков благодаря деятельности двух пищеварительных желез — печени с желчным пузырем и поджелудочной железы;
- 6) тонкие кишки различной длины, где происходит всасывание переваренной пищи;
- 7) слепая кишка, образующаяся только у высших позвоночных;

8) толстая кишка как резервуар для окончательного отделения непереваренных остатков усвояемой пищи;

9) прямая кишка, в которой оформляются каловые массы, она открывается анальным отверстием либо в клоаку, либо прямо наружу.

Достаточно подробно и в сравнительном аспекте А. Ромер и Т. Парсонс (1992) показали что, у низших хордовых (ланцетника, асцидии) органы пищеварения сопряжены с системой дыхания. Обширная глотка пронизана щелевидными отверстиями, через которые вода просачивается в околожаберную полость и через атриальное отверстие выводится наружу. Поступающие частички пищи оседают на дне глотки, эндостиле, где обволакиваются слизью, выделяемой ее железистыми клетками. В слизи у асцидий содержатся тиреоидные гормоны, способствующие перевариванию пищи. Процессу переваривания способствует печеночный вырост у ланцетника. Всасывание пищи происходит в желудке и кишке у асцидии, а у ланцетника в кишке, остатки непереваренной пищи выводятся через анальное отверстие.

У челюстноротых отмечается более сложное строение из-за наличия разного типа зубов: многорядные, многовершинные, плоские, дифференцированные. У хрящевых рыб желудок состоит из двух частей – кардинальной и пилорической. В первой идет химическое переваривание пищи под воздействием пепсина, во второй – трипсина. В толстой кишке имеется спиральный клапан. Печень трехлопастная. У костных рыб пищеварительная система менее дифференцирована. Величина и

форма желудка определяются типом питания. В передней части тонкой кишки находятся особые образования – пилорические выросты (у лососевых достигают до 200), которые задерживают прохождение пищи, увеличивая всасывательную поверхность кишечника (рис. 18).

У земноводных в ротоглоточной полости имеются зубы и слюнные железы, не содержащие пищеварительных ферментов. Кишечник прикреплен к стенкам полости на брыжейке. Выделяемые печенью и поджелудочной железой ферменты способствуют перевариванию пищи.

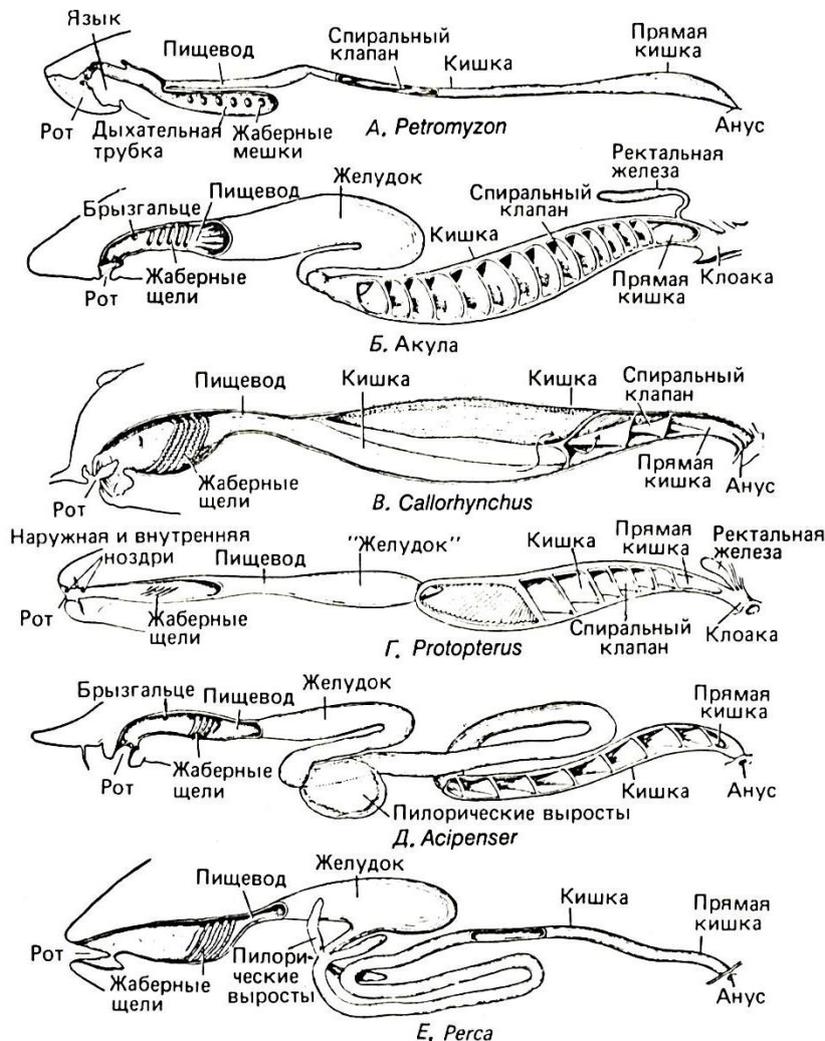


Рис.18. Пищеварительный тракт у анамний миноги (А), акулы (Б), химеры (В), двоякодышащей рыбы (Г), осетра (Д), костистой рыбы – окуня (Е)

## 2. Сравнительная характеристика пищеварительной системы у амниот

Амниоты (Amniota) – первичноназемные или вторичноводные животные. К ним относятся рептилии, птицы и млекопитающие. Размножение у большинства происходит на суше. Оплодотворение внутреннее, яйца покрыты прочной скорлуповой оболочкой и богаты желтком. Запаса желтка хватает на прямое развитие животного (без метаморфоза). Жабры имеются только на начальных этапах эмбрионального развития. Зародыш на ранней стадии постепенно обрастает кольцевой складкой, которая поднимается с поверхности яйца. Края этой складки срастаются таким образом, что внутренний и внешний листки срастаются, образуя наружную оболочку (серозу) и внутреннюю, прилегающую к зародышу – амнион, где зародыш оказывается заключенным в амниотическую полость. Эта полость наполняется жидкостью, по составу сходную с морской водой и эмбрион плавает в ней. Поскольку зародыш находится в ограниченном пространстве, продукты распада не могут свободно выделяться в окружающую среду, как это происходит у анамний. В связи с этим из задней части кишки эмбриона происходит небольшое выпячивание, которое постепенно разрастается и образует зародышевый мочевой пузырь - аллантоис. Он располагается в амниотической полости. Стенки аллантоиса выполняют также дыхательную функцию, так как богаты кровеносными сосудами. Газообмен идет через пористую скорлупу яйца. У млекопитающих аллантоис превращается в плаценту, амниоты способны поддерживать определенную температуру своего тела и называются гомойотермными.

У пресмыкающихся особенности строения органов пищеварения определяются типом питания и способом добычи пищи. Язык снабжен собственной мускулатурой. У ящериц и змей он раздвоен на конце и связан с яacobсоновым органом, расположенным на нёбе и выполняющим функцию анализатора в поиске пищи. Короткая глотка переходит в узкий пищевод, желудок хорошо отграничен, снабжен толстыми мускулистыми стенками. Кишечник четко дифференцирован, на границе между тонким и толстым кишечником находится зачаточная слепая кишка.

Пищеварительная система птиц имеет ряд особенностей, связанных с полетом и большой потребностью в энергии: роговой клюв, отсутствие зубов, наличие зоба, два отдела желудка: железистого и мускульного, слабая дифференцировка заднего отдела кишечника, на границе тонкой и прямой кишки имеют место небольшие слепые выросты, предназначенные для процессов брожения с помощью микрофлор, поэтому они более выражены у растительноядных птиц (курообразные). Высокая скорость переваривания пищи.

У млекопитающих в ротовой полости имеются мясистый язык и гетеродонтные зубы, сидящие в альвеолах. Язык выполняет функцию органа вкуса, участвует в захвате пищи (копытные, муравьеды). Желудок у разных видов имеет разный объем и строение. Для однопроходных (ехидна, утконос) характерно отсутствие пищеварительных желёз. У жвачных желудок состоит из четырех отделов – рубец, сетка, книжка, сычуг (рис. 19).

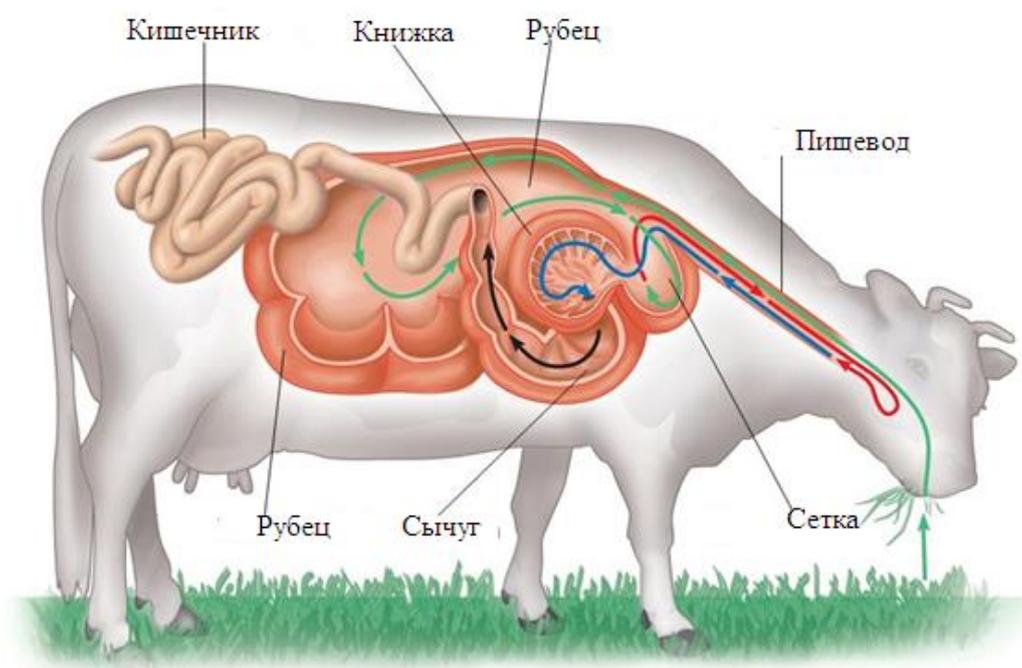


Рис.19. Пищеварительная система жвачных

Первые три отдела составляют «преджелудок», он предназначен только для бродильных процессов, которым подвергается поглощенная травяная масса под воздействием микробов-симбионтов. Частично обработанная брожением масса отрыгивается порционно в рот. Тщательное ее пережевывание (жвачка) способствует усилению бродильного процесса при повторном попадании пищи в желудок. Завершается переваривание в сычуге (URL: <http://www.zoofirma.ru/knigi/zoologija-pozvonochnyh/3747-evoljutsija-pischevaritelnoj-sistemy-pozvonochnyh.html> (дата обращения 12.04.2019).

Кишечник длинный и четко подразделяется на три отдела – тонкий, толстый и прямой. На границе тонкой и толстой кишки имеется слепая кишка, предназначенная для процесса брожения, поэтому она особенно хорошо развита у растительноядных. Пищеварительные железы не только выделяют ферменты, но и активно участвуют в обмене веществ, функции выделения и гормональной регуляции процессов.

#### **Вопросы для контроля:**

1. Как устроена пищеварительная система у низших хордовых?
2. Какие особенности имеют органы пищеварения костистых рыб в сравнении с хрящевыми?
3. Какие черты сходства и отличий характерны для пищеварительной системы земноводных и пресмыкающихся?
4. Какие особенности имеют место в пищеварительной системе птиц и с чем они связаны?
5. Каковы отличия в органах пищеварения у хищников, травоядных и всеядных млекопитающих?

## ТЕМА № 5. ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

### Вопросы:

1. Органы дыхания у водных позвоночных
2. Органы дыхания у наземных позвоночных

### Материал и оборудование

- влажные препараты «Внутренние органы лягушки», «Внутренние органы ящерицы»; «Органы дыхания млекопитающего».

- таблицы: Органы дыхания у лягушки, змеи, птицы и млекопитающего.

### Задания

1. Рассмотреть влажные препараты представленных животных, отметить особенности в строении, выделить основные черты отличий.
2. Зарисовать: механизм дыхания у акулы, схему расположения воздушных мешков птицы, схему «двойного дыхания» птицы.
3. Ответить на вопросы для контроля.

### 1. Органы дыхания у водных позвоночных

Отличительные черты организации жаберного аппарата уже различимы на примере ланцетника. Огромная глотка, занимающая половина тела, передний отдел кишечной трубки, пронизана жаберными щелями, ведущими в атриальную полость, а далее во внешнюю среду.

У миноги жаберный аппарат открывается на поверхности тела семью парами наружных жаберных отверстий, которые ведут в жаберные мешки, соединенные внутренними жаберными отверстиями с дыхательной трубкой. Дыхательная рубка слепо заканчивается позади и представляет собой производное глотки, «отделившейся» от продолжения кишечной трубки (пищеводом). Это произошло из-за опасности смешения двух жидких сред в глотке — воды и жидкой пищи (крови рыб).

У рыб появляются жабры, каждая из которых образована двумя сериями параллельных длинных жаберных лепестков по сторонам жаберной перегородки – полужабрами  
URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

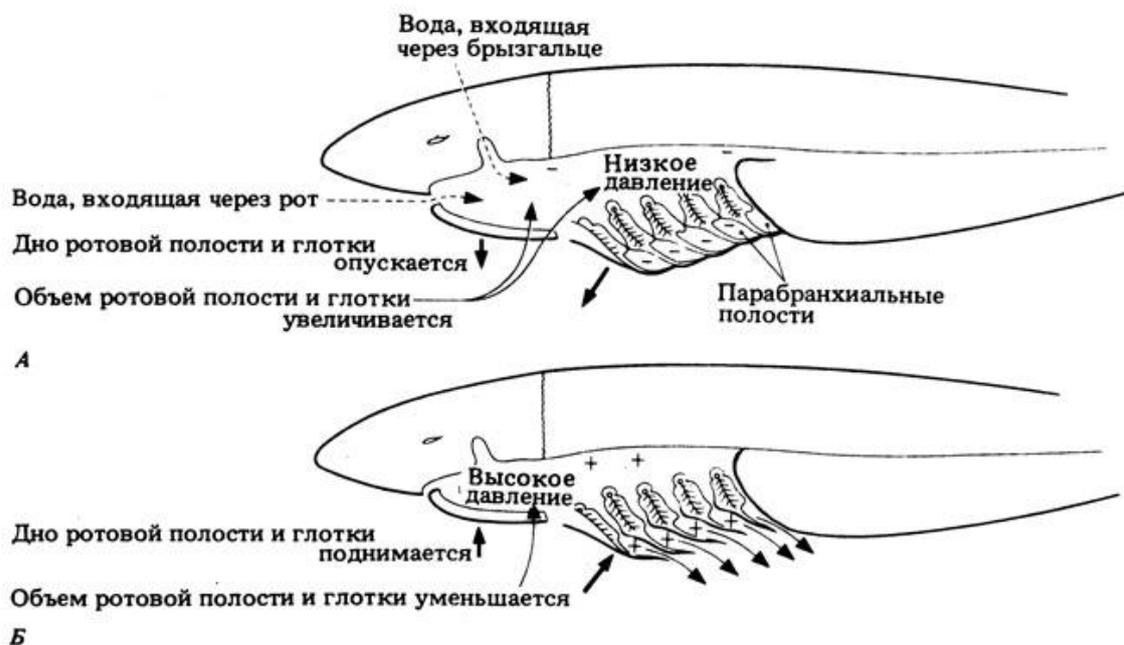


Рис. 20. Механизм дыхания у акулы (из Грина)

У пластиножаберных рыб (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. Как показано Н. Грином и др. (1996), главный механизм



Рис.21. Аксолотль

омывания жабер у хрящевых рыб — прокачивание воды сквозь жаберные щели при помощи ротоглоточной полости, действующей в качестве нагнетательного насоса (рис. 20).

У костистых рыб жабры прикрыты снаружи жаберной крышкой, но лишены жаберных перегородок. Встречаются также наружные жабры. Они характерны для личинок, например, аксолотля — неотенической личинки некоторых видов амбистом, земноводных из семейства амбистомовых (*Ambystomidae*) отряда хвостатых (*Caudata*) (рис.21) и некоторых двоякодышащих рыб.

## 2. Органы дыхания у наземных позвоночных

У земноводных дыхательная система своеобразна в связи с обитанием в двух средах — наземной и водной: имеет место жаберное, кожное и легочное дыхание. На личиночной стадии все дышат жабрами.

Для большинства взрослых характерно легочное дыхание. Так, бесхвостые и настоящие саламандры дышат легкими и кожей. При наличии легких у афиумовых сохраняются внутренние жабры, а у протеев — наружные (рис. 22). Взрослые сирены имеют наружные и внутренние жабры. В связи с легочным дыханием у земноводных имеются внутренние ноздри, или хоаны, соединяющие носовую полость с ротоглоточной полостью.

Легкие у земноводных — обширные мешки, подразделенные перегородками на относительно крупные ячейки, поверхность легких невелика.

Особую роль играет кожное дыхание. У зеленых лягушек через кожу проходит более 50 % кислорода. Механизм дыхания у лягушки нагнетательного типа — с помощью движения ротоглоточной полости.

Пресмыкающиеся дышат легкими, которые сохраняют ячеистое строение. Строение легких, их форма и общий объем различаются у разных видов. Легкие высших рептилий (крокодилы и черепахи) имеют губчатое строение, близкое по своей структуре к легочной ткани птиц и зверей. Особые пальцеобразные выросты расположены в задней области легких у хамелеонов, ящериц и змей, они не участвуют в газообмене, но играют роль резервуара воздуха для ныряния в воду, определяют шипение змей.



Рис. 22. Европейский протей

С появлением грудной клетки механизм дыхания происходит путем расширения и сужения, что обеспечивается сокращением межреберной и брюшной мускулатуры. Г.В. Зингером и Е.В. Кохоновым (2008) рассматривается, что у змей и черепах поступление воздуха обеспечивается ротоглоточным механизмом, а имеющие неподвижную грудную клетку дышат благодаря работе целой системы мышц — плечевых, брюшных, тазовых и боковых продольных.

Дыхательная система и механизм дыхания птиц существенно отличаются, что

связано с полетом, требующим дополнительного количества кислорода.

Легкие — практически нерастяжимые образования, вентилируемые расположенными снаружи от него воздушными мешками. В активном прокачивании воздуха через легкие у птиц участвуют семь легочных мешков, расположенных внутри грудной клетки. Функционально они делятся на две группы: передние воздушные мешки: непарный межключичный, шейный и пара переднегрудных: в группу задних мешков входят пара заднегрудных и пара брюшных мешков.

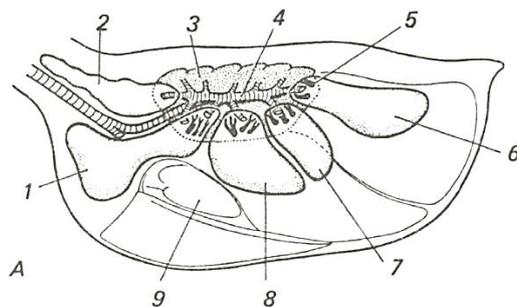


Рис 23. Схема расположения воздушных мешков птицы

1 – межключичный мешок, 2- шейный мешок, 3- левое легкое, 4- главный бронх, идущий через легкое и ведущий из трахеи в задние воздушные мешки, 5 - бронхи, возвращающие воздух из задних мешков к дыхательной поверхности легкого, 6 – брюшной мешок, 7 – задний грудной мешок, 8- передний грудной мешок, 9- сердце.

Трахея у птиц, также как и у рептилий, начинается гортанью, которая армирована перстневидным и парой черпаловидных хрящей. Голосового аппарата гортань не содержит. За ней следует длинная трахея, стенки которой укреплены полными кольцами, хрящевыми или костными. В месте ее деления на два главных бронха расположена так называемая нижняя, или певчая, гортань. Ее трахейная часть нередко вздута в виде жесткой камеры — барабана, преобразованного у селезней большинства уток в асимметричный костный пузырь – резонатор. Главный источник вибрации — присущая большинству птиц мембрана, затягивающая промежуток между кольцами на медиальной стенке основания главного бронха. Кроме того, у певчих птиц в его просвет выступают поперечные валики — губы. Известны до восьми пар (у певчих птиц) специальных мышц нижней гортани (это части подъязычной мускулатуры, иннервируемые XII нервом) URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

С.П. Наумовым (1982) приводится схема «двойного дыхания» для птиц, которая заключается в том, что окисление крови в легких осуществляется дважды за один акт дыхания – на вдохе и выдохе. При вдохе воздух из легких насыщается в передние воздушные мешки, а воздух, поступивший из внешней среды по трахее и бронхам быстро проходит в легкие и задние воздушные мешки (задние грудные и брюшные). При этом в легких происходит газообмен.

При выдохе воздух, содержащий значительное количество кислорода, выталкивается из этих мешков в легкие, где снова идет газообмен. Одновременно воздух из передних мешков (шейных, межключичного и переднего грудного), содержащий углекислый газ, выдавливается наружу.

Легкие у млекопитающих образованы губчатой тканью, с наличием многочисленных бронхиол, заканчивающихся альвеолярными пузырьками. Их стенки густо пронизаны капиллярами, обеспечивающие газообмен. Механизм дыхания грудной обеспечивается за счет движения диафрагмы – особого мышечного слоя, разделяющего грудную и брюшную полости, также за счёт сокращения межрёберной мускулатуры.

Частота актов дыхания определяется размерами животного, двигательной активностью и интенсивностью обменных процессов. Чем мельче млекопитающее, тем относительно выше потери тепла с поверхности тела и тем интенсивнее уровень обмена и потребности в кислороде. Самыми «энергозатратными» животными являются мелкие виды, в силу чего они питаются практически постоянно (бурозубки, белозубки). За сутки ими потребляется кормов в 5-10 раз больше собственной биомассы.

На частоту дыхания существенно влияет температура окружающей среды, так, повышение летней температуры на 10°C приводит к увеличению частоты дыхания у хищных видов (лиса, белый медведь) в 1,5-2 раза.

Дыхательная система вместе с кровеносной играет значительную роль в поддержании температурного гомеостаза.

#### Вопросы для контроля:

1. Какие особенности выделяют в дыхательной системе у водных животных?
2. Какие особенности имеет дыхательная система у земноводных? Каков механизм дыхания?
3. Какова роль кожи в дыхании лягушки?
4. В чем усложнение дыхательной системы у пресмыкающихся? Какие механизмы дыхания у разных видов?
5. Какие признаки в системе дыхания отражают способность к полету и гомойотермию птиц?
6. В чем специфика механизма дыхания млекопитающих?

## ТЕМА № 6. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

### Вопросы:

1. Строение сердца позвоночных животных
2. Сравнительная характеристика кровеносной системы
3. Особенности венозной системы

### Материал и оборудование

- влажные препараты: внутренние органы рыб, внутренние органы лягушки, строение сердца позвоночных.
- таблицы: сердце лягушки, схема кругов кровообращения позвоночных, эволюция кровеносной системы.

### Задания

1. Рассмотреть влажные препараты, отметить особенности строения.
2. Из представленных схем строения основных кровеносных сосудов найти черты сходства и различия у представителей разных классов.
3. Зарисовать: строение сердца лягушки и млекопитающего в разрезе, схему строения сердца рептилии, схему строения основных кровеносных сосудов ланцетника, амфибии и млекопитающего.
4. Ответить на вопросы.

### 1. Строение сердца позвоночных животных

Держинским Ф.Я. (2005) подробно в сравнительном аспекте рассмотрено строение сердца у различных групп животных. Так, сердце у низших позвоночных имеет форму изогнутой трубки, у латимерии обнаружено линейное расположение полостей (камерами обычно считают только предсердие и желудочек). У асцидии сердце однокамерное, от концов отходят кровеносные сосуды, один из них проходит вдоль спинной пластинки к межжаберным перегородкам глотки, где кровь насыщается кислородом. Противоположный сосуд предназначен для кровоснабжения внутренних систем и органов, вблизи которых находятся особые полости – лакуны, куда изливается кровь. Сердце покрыто перикардом и последовательно в течение нескольких минут гонит кровь то в одну сторону, то в другую, в результате одни и те же сосуды выполняют функцию артерий и вен, а система получила название маятникообразной.

Сердце миноги расположено асимметрично. В нем три отдела: предсердие слева, желудочек справа, венозная пазуха в центре в виде длинной вертикальной трубки. Луковица аорты берет на себя роль систолических толчков, она не принадлежит сердцу и потому не имеет миокарда.

Сердце акулы состоит из четырех отделов: венозная пазуха, предсердие, желудочек, артериальный конус. Артериальный конус имеет поперечнополосатую мускулатуру в стенках (миокард) и карманообразных клапанах внутри. В сердце есть также синоатриальный и атриовентрикулярный клапаны, которые препятствуют обратному току крови URL: <http://www.iprbookshop.ru/26512.html> (дата обращения 11.04.2019).

Сердце у костистых рыб имеет ряд отличий: от желудочка отходит брюшная аорта, началом которой является луковица аорты, которая состоит из гладкой мускулатуры и является началом брюшной аорты. К предсердию примыкает венозная пазуха, куда собирается венозная кровь.

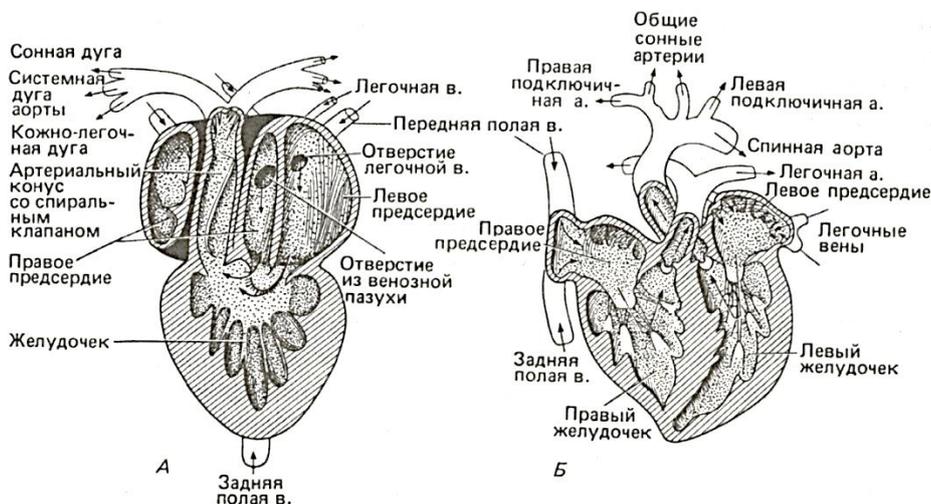


Рис 24. Схема сердца в разрезе. А – лягушки, Б – млекопитающего

Сердце амфибий, что показано в рис. 24, А. Ромером (1992), приспособлено к частичному разделению артериальной и венозной крови. Предсердия разделены у них полной перегородкой, что предотвращает раннее смешивание артериальной и венозной крови и способствует формированию в желудочке градиента окисленности крови (слева более артериальная, справа более венозная). В артериальном конусе сформирован спиральный клапан, способный влиять на характер движения крови в нем. От артериального конуса отходят три пары артериальных сосудов, несущих кровь с разным содержанием кислорода – кожно-легочные, системные дуги и сонные артерии.

У рептилий сердце трехкамерное, венозная пазуха слита с правым предсердием, артериального конуса нет, в желудочке имеется неполная перегородка, которая при сокращении сердца приближается к предсердиям (рис. 25). Это способствует более полному подразделению крови на артериальную и венозную. У крокодилов перегородка полная, но с отверстием, поэтому кровь смешивается. От разных частей желудочка отходят три артериальных сосуда с разным содержанием крови. От левой части – правая дуга аорты, отделяющая сонные и подключичные артерии. От правой части желудочка отходит легочная артерия, которая подразделяется на правую и левую артерии, несущие венозную кровь для окисления в легкие; от срединной части отходит левая дуга аорты со смешанной кровью. Обогнув сердце, левая и правая дуги аорты сливаются с образованием спинной аорты URL: <https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

У птиц и млекопитающих 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 (рис. 26). Правый атриовентрикулярный клапан трехстворчатый, левый — двухстворчатый. Выходы правого желудочка в легочную артерию и левого желудочка в аорту снабжены полулунными клапанами (трехстворчатыми).

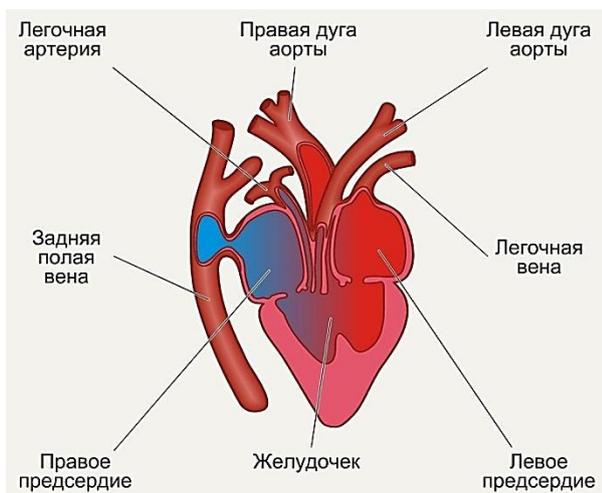


Рис.25. Схема строения сердца пресмыкающихся

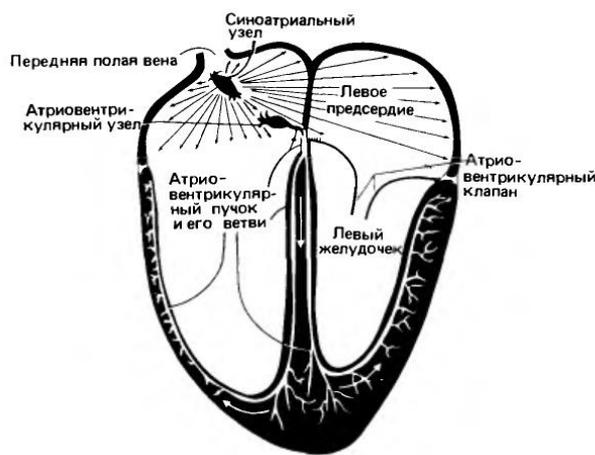


Рис.26. Схема строения сердца млекопитающего (из Ромера и Парсонса)

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 URL: <https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

## 2. Сравнительная характеристика кровеносной системы

У ланцетника (рис. 27) кровеносная система устроена просто: один круг кровообращения, сердца нет, кровь лишена форменных элементов и дыхательных пигментов. Венозная кровь собирается в *венозный синус*, расположенный в области глотки, затем идет по *брюшной аорте*, которая выполняет роль сердца, благодаря сокращениям поперечнополосатой мускулатуры на брюшной стороне тела, пульсирует самостоятельно. Кровообращение ланцетника замкнутое, кровь движется по сосудам.

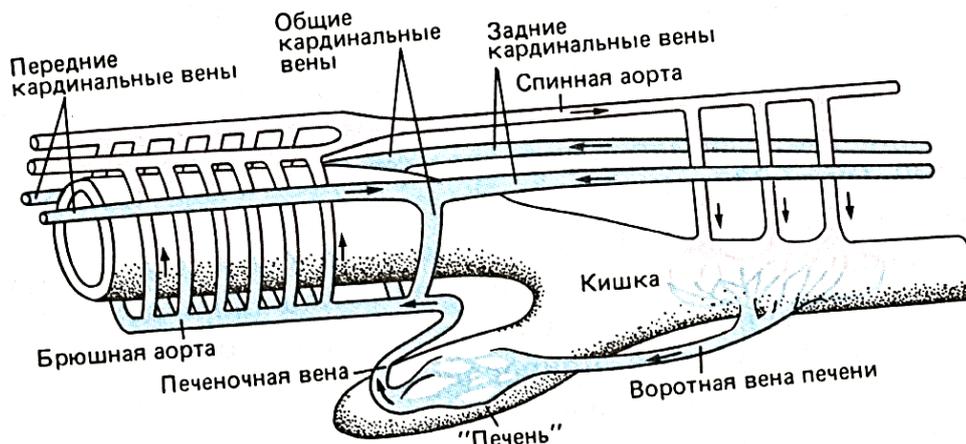


Рис 27. Схема строения основных кровеносных сосудов ланцетника (из Ромера и Парсонса)

В области глотки брюшная аорта подразделяется на *приносящие артерии*, проходящие по тканям *межжаберных перегородок*. Здесь кровь, благодаря диффузии, насыщается кислородом и по *выносящим артериям* собирается в *парные корни аорты*. Из них часть крови идёт по *сонным артериям* к голове, а другая часть, поступив в *спинную аорту*, движется к заднему отделу тела, обеспечивая кровоснабжение органов и тканей.

От головного отдела венозная кровь течет по *парным передним кардинальным* венам, а от хвостового – по *задним кардинальным* венам. На уровне задней части глотки передняя и задняя кардинальные вены каждой стороны тела сливаются с образованием *кьювьева протока*, из которого кровь попадает в венозный синус. С нижней стороны тела кровь собирается по *подкишечной вене*, которая входит в *печеночный вырост* с образованием там *воротной системы*. От печеночного выроста кровь по *печеночной вене* изливается в *венозный синус*.

У круглоротых и рыб в сердце находится исключительно венозная кровь, и возникает проблема артериального кровоснабжения его мышцы. У рыб она представлена за счет *поджаберных артерий* (вентрального продолжения выносящих жаберных артерий), несущих артериальную кровь.

У костных рыб, имеющих четыре пары жабр, система жаберных артериальных дуг выглядит следующим образом: от брюшной аорты отходят четыре 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. 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 четыре пары сплошных жаберных артериальных дуг URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

У земноводных появляется дополнительный орган дыхания – кожа, который включается 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 URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

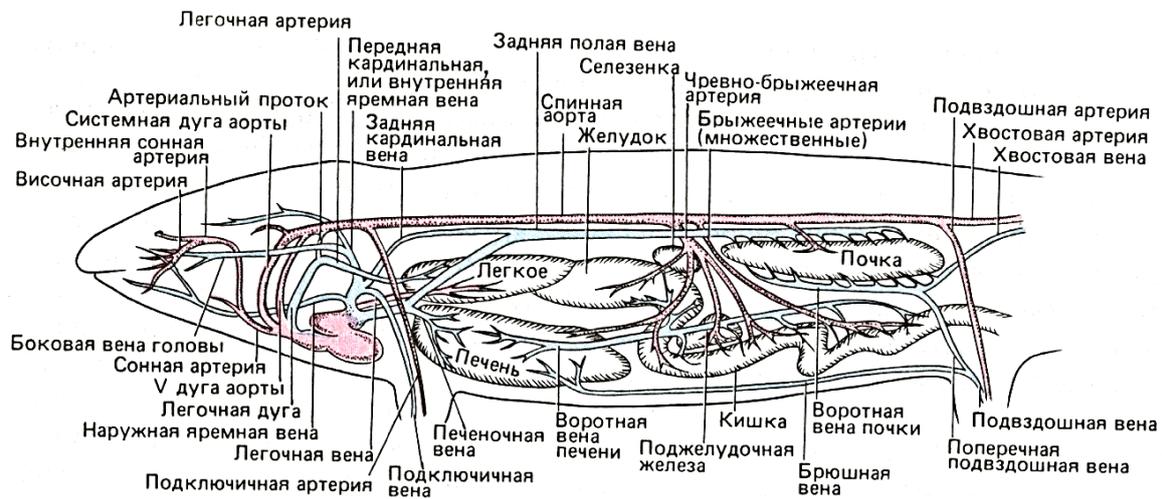


Рис. 28. Схема основных кровеносных сосудов хвостатой амфибии

Если у амфибий основные артериальные стволы абсолютно симметричны, то у рептилий, что отчетливо видно из рис. 28, отмеченная разница качества крови в дугах аорты приводит к их существенной морфологической и функциональной асимметрии: общие сонные и подключичные артерии обеих сторон ответвляются только от правой дуги, а левая таких ветвей не имеет.

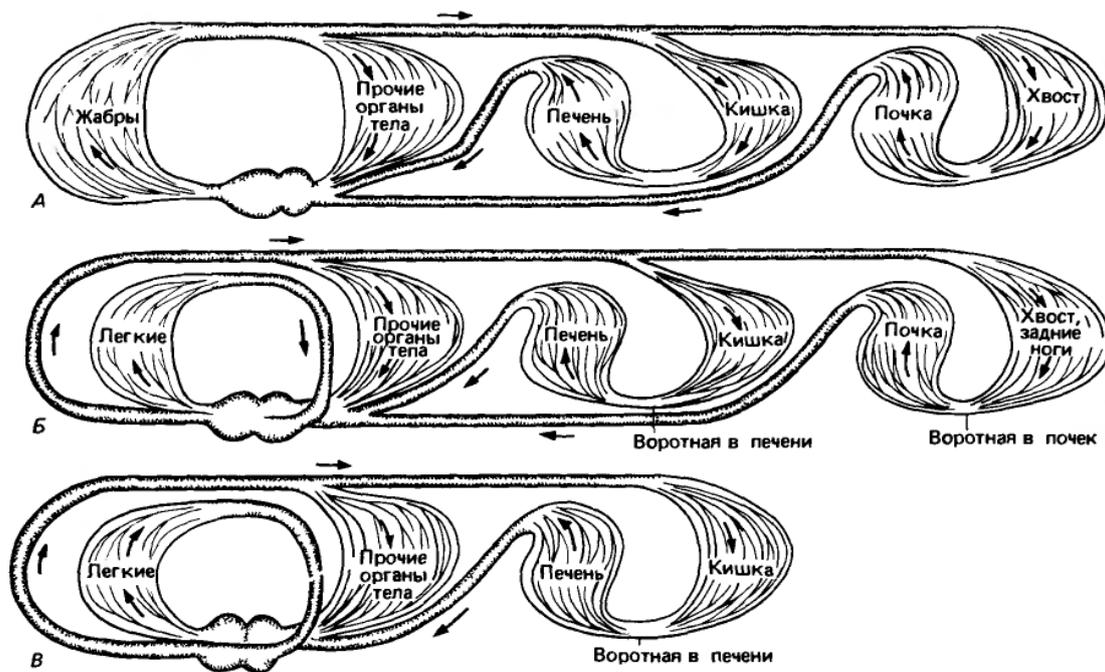


Рис. 29. Схема кругов кровообращения и включенных в них капиллярных сетей у типичной рыбы (А), земноводного или пресмыкающегося (Б), утратившего жаберную сеть капилляров и получившего легочной круг кровообращения; млекопитающего, утратившего воротную систему почек и обладающего полным разделением системного и легочного кругов (В).

Из приведенной схемы на рис. 29 видно, что у рептилий, 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.

Птицам и млекопитающим гомойотермность позволяет использовать только самый эффективный режим, полностью отказавшись от смешанного кровообращения. А потому птицы утратили левую дугу аорты, присутствие которой обуславливает смешение крови у крокодилов. А у

млекопитающих большой круг кровообращения начинается с левой дуги аорты, выходящей из левого желудочка и заканчивается полыми венами, возвращающими венозную кровь в правое предсердие.

### 3. Особенности венозной системы кровообращения

*Воротная система печени*, начиная с ланцетника, характерна для всех позвоночных, так как среди функций печени важное место занимают обезвреживание веществ, всосавшихся в кровь в кишечнике, их химическое преобразование и запасание питательных веществ.

Воротную систему печени образует *непарная подкишечная вена*, из печени венозная кровь проступает по *печеночным венам* в венозную пазуху. У земноводных и пресмыкающихся воротная система печени образуется двумя сосудами – *непарной брюшной* и *воротной веной*. Из печени кровь по *печеночным венам* попадет в заднюю полую вену, которая проходит через печень, не ветвясь, и впадает в венозный синус.

У птиц копчиково-брыжеечная вена, вбирая кровь из нескольких сосудов, идущих от желудка и кишечника образует *воротную систему печени*. Воротные вены печени впадают в заднюю полую вену.

У млекопитающих образуется одним сосудом – воротной веной печени, возникающей в результате слияния вен, идущих от внутренних органов.

*Воротная система почек* распространена только среди челюстноротых. Она представляет собой разрыв каждой задней кардинальной вены, в который вставлена система капилляров, омывающих стенки почечных канальцев. Каудальные отрезки задних кардинальных вен превращаются в воротные вены почек. Неполная воротная система почек, известная у костистых рыб, более выражена у пресноводных, а у морских в силу специфических требований к осморегуляции она развита сильнее, а артериальное кровоснабжение ослабевает URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

У костных рыб отсутствуют боковые вены, и у многих наблюдается асимметрия воротной системы почек – только левая кардинальная вена образует капиллярную сеть в ткани почки, правая кардинальная вена идет через почку, не прерываясь.

*Воротная система почек* у птиц, по сравнению с рептилиями, частично *редуцирована*. Это проявляется в том, что только часть крови расходится по почечным капиллярам почек; остальная кровь идет по *общим подвздошным* венам, вбирающим кровь из *парных бедренных и седалищных вен*. Общие подвздошные вены, сливаясь с воротными почечными венами, по выходе из почек формируют *заднюю полую вену*, несущую кровь в правое предсердие.

У млекопитающих воротная система почек полностью отсутствует (рис. 30), 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 (URL: <http://www.iprbookshop.ru/26513.html> (дата обращения 11.04.2019)).

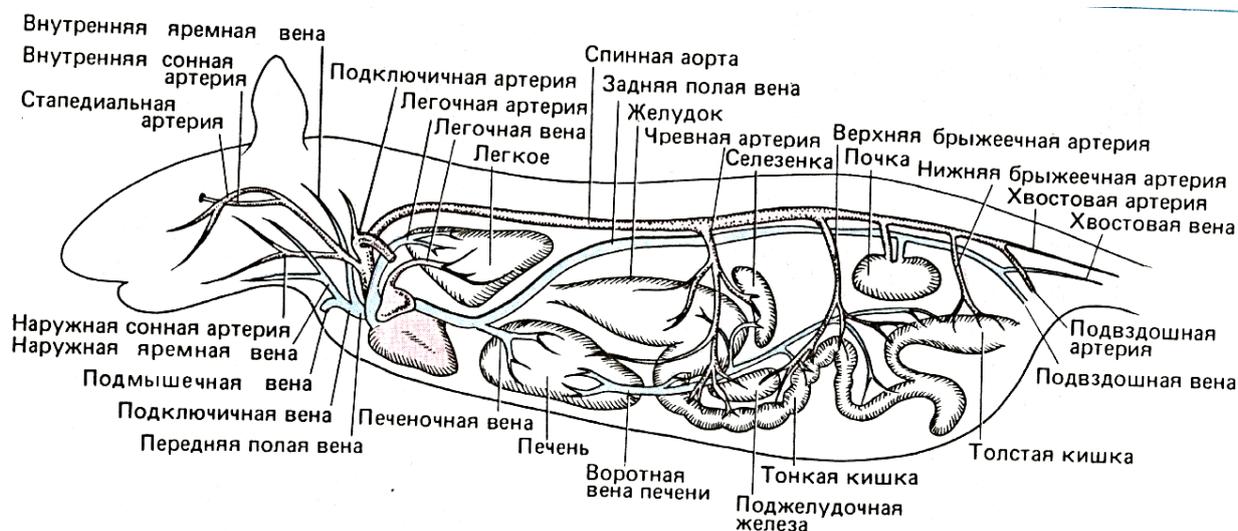


Рис. 30. Схема основных кровеносных сосудов млекопитающего

Задняя полая вена вместо парных задних кардинальных вен характерна для двоякодышащих рыб и тетрапод. У большинства тетрапод (кроме млекопитающих) значительный отрезок задней полой вены формирует венозная сеть внутри печени. У млекопитающих в связи с отсутствием воротной системы почек задняя полая вена идет не от них, а формируется каудальнее — слиянием подвздошных (от задних конечностей) и хвостовой вен URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

Передние участки задних кардинальных вен могут сохраняться у млекопитающих в виде так называемых непарной слева и полунепарной справа, собирающих кровь от стенок грудной клетки.

#### **Вопросы для контроля:**

1. В чем особенности системы кровообращения у ланцетника?
2. Выделите основные отличия в устройстве кровеносной системы у хрящевых и костных рыб.
3. В каких чертах строения проявляется усложнение системы кровоснабжения у амфибий?
4. Какие изменения в системе кровообращения произошли у рептилий, по сравнению с земноводными?
5. Какими преимуществами обладает система кровообращения птиц и млекопитающих?

## ТЕМА № 7. МОЧЕПОЛОВАЯ СИСТЕМА

### Вопросы:

1. Выделительная система
2. Половая система
3. Размножение и развитие

### Материал и оборудование

- влажные препараты: метаморфоз лягушки, развитие курицы, развитие крысы
- таблицы: мочеполовая система самца и самок лягушки, ящерицы, птицы и млекопитающего.

### Задания

1. Рассмотреть влажные препараты представленных животных, отметить особенности в строении.
2. Зарисовать рисунки.
3. Пользуясь учебниками, дайте сравнительную характеристику выделительной и половой системы позвоночных животных.
4. Ответить на вопросы.

### 1. Выделительная система

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.

Почки позвоночных – компактный орган, имеющий общий выводной проток. Почка лежит дорсальнее полости тела и свешивается в нее, но отгорожена париетальным листком брюшины. Структурная единица почки – нефрон, основу которого составляет почечный каналец URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

Устройство нефрона подробно рассмотрено А. Ромером и Т. Парсонсом (1992). 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, существует наряду с воронкой или же вместо нее. Тельце продуцирует так называемую первичную мочу, фильтруя из крови плазму (воду с растворенными в ней веществами, кроме высокомолекулярных). Оно состоит из клубочка особо тонкостенных капилляров, помещенного в чашу с двойными стенками – так называемую боуменову капсулу. Промежуток между ее слоями представляет собой начальное расширение почечного канальца, фактически присоединенный к нему фрагмент целомической полости. 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 URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

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

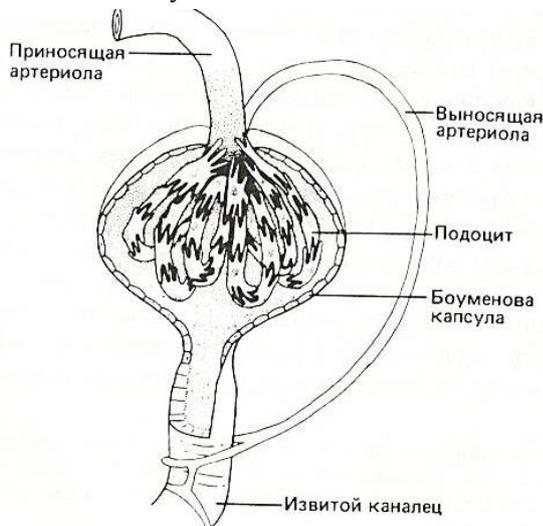


Рис. 31. Почечное тельце млекопитающих

пузырьков, находящихся на стенке мантии, обращенной к атриальной полости. Основным продуктом

У ланцетника выделительная система нефридиального типа, представляют собой 90 пар трубочек, которые располагаются над глоткой. Каждая трубочка на одном конце открывается несколькими отверстиями – нефростомами в целом, а другим, противоположным отверстием в атриальную (околожаберную) полость.

На нефростомах имеются булавовидные образования – соленоциты; внутри полости каждого из которых имеется каналец с мерцательным волоском. Продукты выделения поступают из целома в канальцы соленоцитов, стекают через полости нефридия в околожаберную полость и током воды вымываются наружу.

У оболочников выделительная система представлена в виде одного или нескольких почечных

выделения является кристаллическая мочева кислота, которая скапливается в этих образованиях и у короткоживущих видов практически при жизни не выводится. Наряду с этим, у колониальных форм в качестве конечного продукта азотистого обмена есть и аммиак, который постоянно выводится из организма.

Органами выделения у круглоротых служат туловищные почки (мезонефрос), имеющие лентовидную форму и подвешенные на брыжейке. К переднему отделу почек примыкают остатки пронефроса – первичной почки, функционирующей на эмбриональной стадии. Функцию мочеточников выполняют парные вольфовы каналы, которые, соединяясь образуют мочеполовой синус, открывающийся на мочеполовом сосочке за анальным отверстием.

У некоторых миксин вытянутая вдоль всего тела узкая почка содержит всего по одному нефрону на сегмент. Функции выделительной системы у миксин упрощены. Выделительная система хрящевых рыб представлена мезонефридиальными почками в виде удлинённых образований.

У хрящевых рыб 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 выступает 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 главные компоненты нефрона – почечное тельце и проксимальный извитой каналец. Удаление продуктов азотистого обмена происходит частично в обход почек: аммиак вымывается через жабры. У относительно примитивных костных рыб (двоякодышащих, осетровых, костных ганоидов) часть почки и вольфов канал принимают участие в выведении мужских половых продуктов. У костистых рыб почка не участвует в выведении половых продуктов.

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. 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 URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

У амфибий выделительная система представлена почками мезонефридиального типа. Основными продуктами азотистого обмена являются у взрослых мочевины, у личинок – аммиак.

Образование мочи идет в основном за счет фильтрации плазмы крови в боуменовых капсулах. Первичная моча собирается в почечные канальцы, где идет активное обратное всасывание в кровь воды и ряда веществ – сахаров, витаминов, ионов натрия и др. От почек отходят парные мочеточники, по которым моча стекает в клоаку, а затем в мочевой пузырь, где также идет реабсорбция. Это способствует значительной экономии воды и полезных для организма веществ.

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 метанефрическая, и как 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.

Рептилии (прежде всего ящерицы), как и другие амниоты способны очень сильно концентрировать мочу, абсорбируя из нее воду, хотя петля Генле в нефронах у них отсутствует. Поэтому они 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 мочевая 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. Таким образом, способность ящериц сильно концентрировать мочу определяется низкой растворимостью главного азотсодержащего вещества – мочевой кислоты URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

У птиц 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, как подчеркивают многие авторы – Н.Н. Гуртовой (1978, 1992), С.П. Наумов (1982), Н.Грин и др., (1996), Н.Н. Карташов (2004), Ф.Я. Дзержинский (2005), это свойство выражено еще сильнее. Благодаря длинным петлям Генле в нефронах они концентрируют хорошо растворимую мочевины. В связи с этим млекопитающие не нуждаются в использовании отдельного пути для удаления соли и выводят ее с мочой. Для млекопитающих типична бобовидная форма почки (рис. 32), на вогнутой стороне которой расположена расширенная начальная часть мочеточника – воронкообразная камера с перепончатыми стенками, 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.

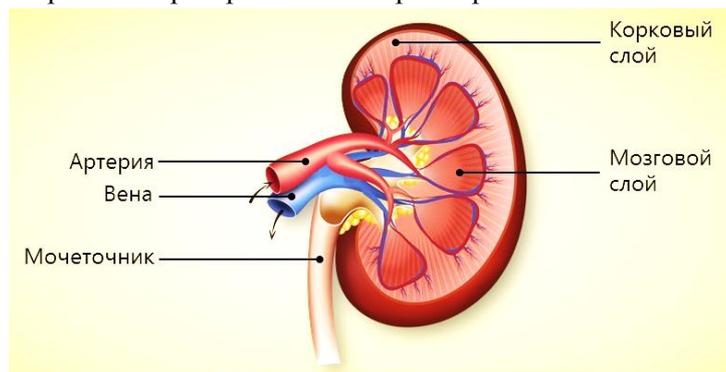


Рис. 32. Строение почки млекопитающих

## 2. Половая система

Половая или репродуктивная система является системой органов в организме, которые работают вместе для целей воспроизводства. В отличие от большинства органов и систем, виды с дифференцированными полами часто имеют существенные различия в половых системах. Эти различия позволяют появляться комбинациям генетического материала между двумя особями, которые предусматривают возможность большей генетической приспособленности потомства. У всех позвоночных животных разделены ключевые элементы их половой системы. Все они имеют гаметопроизводящие органы (яички и яичники) и половые железы. Гонады и яйцеводы соединены с клоакой, но иногда с уникальными порами, таких как влагалище или орган совокупления URL: <https://www.nazdor.ru/topics/organism/anatomy/current/470206/> (дата обращения 22.04.2019).

*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, мезонефрический яйцевод, короткий и широкий, который является ответвлением 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 (рис. 33). У акуловых рыб воронки уникальным образом сращены между собой на вентральной стороне печени URL: <https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

У типичных млекопитающих дистальные отделы яйцеводов полностью срастаются, образуя влагалище (у плацентарных), или же частично разделены – у сумчатых (для них обычны два, а нередко и три влагалища, в результате новообразования центрального, непарного, 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).

Матка и влагалище являются уникальными для млекопитающих. Однопроходные (утконос и ехидны), группа млекопитающих, откладывающих яйца, также не имеют матки и влагалища, и в этом

отношении их половая система напоминает рептилию. URL: <https://www.nazdor.ru/topics/organism/anatomy/current/470206/> (дата обращения 22.04.2019).

У костистых рыб мюллера 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) URL: <https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

**Половая система самца.** У хрящевых рыб, некоторых костных, 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 или оказывается утраченной, тогда эти органы превращаются в придаток семенника и семяпровод (рис. 33). 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 мюллера канала (семенные мешки хрящевых рыб, мужские матки млекопитающих).

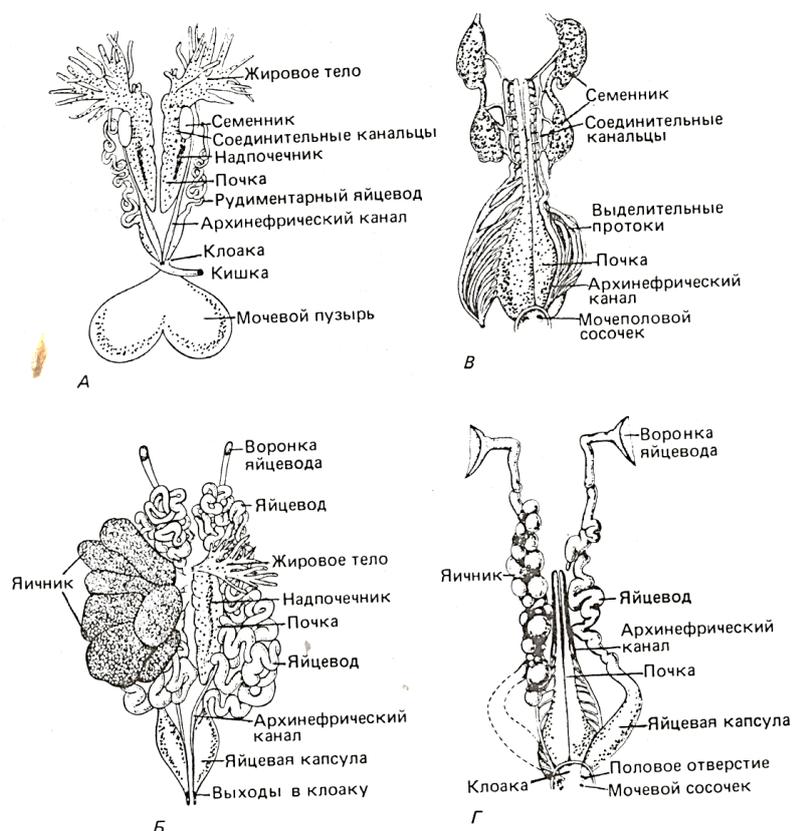


Рис.33. Мочеполовая система амфибий (вид снизу): А–Б – самца и самки лягушки, В–Г – самца и самки саламандры

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 penis, 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 penis 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 URL: <https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

У птиц penis сохранился у тинаму, бескилевых, гусеобразных и нескольких видов отряда журавлеобразных, остальные его утратили. Это непарное образование, сложно изогнутое, перекрученное, лишённое билатеральной симметрии. Утрата penisа связана с требованиями облегчения тела.

У типичных млекопитающих penis обособлен в результате разделения клоаки. Внутри него заключен один из ее фрагментов – мочеполовой синус URL: <https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

### 3. Размножение и развитие

У позвоночных животных существуют различия во многих аспектах полового размножения. В эволюции позвоночных можно проследить постепенную адаптацию к жизни на суше. Одна из главных трудностей, которую было необходимо преодолеть при переходе от водного образа жизни к наземному, была связана с размножением.

Большинство рыб гаметы свои выбрасывает в воду, оплодотворение у них наружное. Яйца содержат значительные количества желтка, у многих видов имеются личиночные стадии, а забота о потомстве встречается редко. У амфибий известен ряд примеров адаптации к наземному образу жизни, однако лишь немногие из них связаны с механизмом размножения. Для размножения амфибии должны возвращаться в воду, и ранние стадии их развития также проходят в воде. У многих видов амфибий наблюдаются весьма сложные формы поведения, связанные с заботой о потомстве. Например, у пипы самец распределяет оплодотворенную икру по спине самки, к которой икринки прилипают, попадая в имеющиеся на ней ячейки, где развиваются головастики. Примерно через три недели молодые потомки соскакивают с материнской спины и переходят к самостоятельной жизни URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

Рептилии были первыми позвоночными, разрешившими проблему оплодотворения и развития на суше. Первым условием для полного перехода к наземной жизни было введение мужских гамет в тело самки, т. е. внутреннее оплодотворение. Образующаяся в результате оплодотворения зигота развивается в специализированной структуре - амниотическом яйце; в таком яйце эмбрион развивается в полости, наполненной жидкостью (рис. 34). Снаружи яйцо покрыто скорлупой, предохраняющей от механических повреждений. Под скорлупой имеются еще четыре оболочки, окружающие зародыш: желточный мешок, амнион, хорион и аллантоис, происходящие из эктодермы, энтодермы и мезодермы; они защищают зародыш и облегчают осуществление ряда метаболических функций - питания, дыхания, выделения.

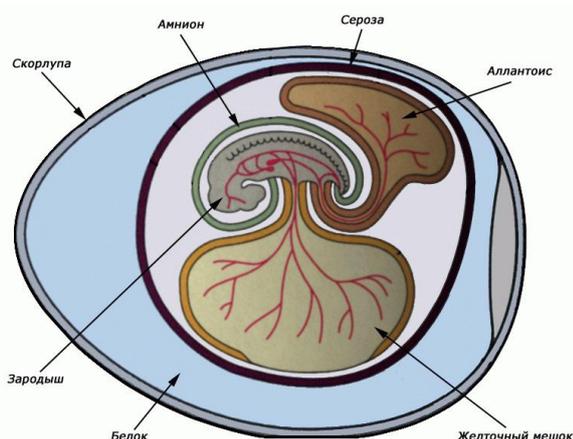


Рис. 34. Схема строения яйца амниот.

Четвертая оболочка – аллантоис, образуется в виде выроста задней кишки; у рептилий и птиц аллантоис быстро разрастается, образуя слой, подстилающий хорион. Он выполняет главным образом функцию "мочевого пузыря", в котором накапливаются отходы метаболизма, и осуществляет газообмен между внешней средой и амниотической жидкостью через пористую скорлупу яйца URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

Яйца такого типа откладывают также птицы и примитивные яйцекладущие млекопитающие, называемые однопроходными, как, например, утконос; у высших млекопитающих яйцо утратило скорлупу, но сохранило четыре зародышевые оболочки; у плацентарных млекопитающих две из них, хорион и аллантоис, образуют плаценту.

### Вопросы для контроля:

1. Какие специфические черты свойственны рыбам в системах выделения и размножения?
2. Какой приспособительный характер имеет мочевыделительная система амфибий?
3. Какие способы размножения свойственны рептилиям? Какие защитные приспособления есть у эмбрионов, развивающихся в наземной среде?
4. В чем специфика строения мочевыделительной системы птиц?
5. Как устроена выделительная система зверей?
6. Что характерно для системы размножения млекопитающих?

## ТЕМА № 8. НЕРВНАЯ СИСТЕМА

### Вопросы:

1. Головной мозг.
2. Головные нервы.
3. Вегетативная, или автономная нервная система
4. Спинной мозг.

### Материал и оборудование

- влажные препараты: головной мозг млекопитающего.
- таблицы: эволюция нервной системы позвоночных животных, эволюция развития головного мозга позвоночных.
- муляжи головного мозга лягушки, рептилии, птицы и млекопитающего.

### Задания

1. Рассмотреть влажный препарат головного мозга крысы, отметить особенности в строении.
2. На основе муляжей найти черты сходства и различия у представителей разных классов.
3. Зарисовать: мозг миноги, акулы, трески, лягушки, аллигатора, млекопитающего, птицы и лошади.
4. Ответить на вопросы.

### 1. Головной мозг

Головной мозг по своему строению билатерально симметричен. Здесь имеется ряд комиссур (спаек) - проводящих путей, которые связывают одноименные области противоположных сторон. В сравнительном аспекте С.В. Савельевым (2001) приводится развитие нервной системы у разных групп позвоночных животных (URL: <http://emll.ru/request> (дата обращения 12.04.2019)).

*Головной мозг миноги* имеет отделы, характерные для всех позвоночных животных: передний, промежуточный, средний, мозжечок и продолговатый мозг. Примитивной чертой строения головного мозга миноги является то, что все его отделы лежат в одной плоскости и не налегают друг на друга. У миног и миксин хорошо развито обоняние, что подтверждается наличием специфических центральных нервных структур: габенулярного узла и обонятельных луковиц. Для круглоротых применим термин "ганглионарный" тип строения вегетативного отдела периферической нервной системы.

1. Передний мозг относительно других отделов невелик. Хорошо заметны обонятельные доли – выпячивания его передней части. Полость внутри него двураздельная, что указывает о формировании боковых желудочков. Крыша переднего мозга эпителиальная.

2. Промежуточный мозг хорошо виден сверху. Сверху его находятся два органа — теменной (имеет пигментные и светочувствительные клетки) и эпифизальный. На нижней стороне промежуточного мозга находится гипофиз.

3. Средний мозг развит слабо. Небольшие зрительные доли развиваются в его боковых стенках, между ними из-за недоразвития крыши имеется отверстие.

4. Мозжечок очень невелик и имеет вид валика, который ограничивает полость продолговатого мозга — ромбовидную ямку спереди и сверху. Недоразвитие мозжечка связано с простотой движения круглоротых.

5. Продолговатый мозг имеет относительно крупные размеры и постепенно переходит в спинной мозг. Полость его спереди сообщается с полостью среднего мозга, а сзади постепенно переходит в спинномозговой канал.

От головного мозга миноги отходит 10 пар головных нервов. В связи со слабым развитием затылочного отдела черепа нервы IX пары (языкоглоточный) и X пары (блуждающий) отходят от мозга вне черепа (рис. 35 А).

#### *Головной мозг хрящевых рыб*

1. Передний мозг довольно крупный, внешне подразделён продольной бороздой на два полушария (рис. 35), хотя внутреннего деления ещё нет. Имеет большие обонятельные доли. Нервное вещество образует скопления в обонятельных долях, полосатых телах дна и выстилает полости желудочков. Путём связи со средним и промежуточными отделами передний мозг координирует двигательную функцию и поведенческие реакции.

2. Промежуточный мозг хорошо развит, имеет крупные зрительные бугры и гормональные железы – эпифиз и гипофиз. Функционально он обеспечивает работу органов чувств, координацию движений и, с помощью гормональных желез, регуляцию уровня метаболизма.

3. Средний мозг несколько уступает по степени развития костным рыбам, однако имеет сложные связи с другими отделами мозга и определяет функции зрительных анализаторов.

4. Мозжечок большого размера и частично прикрывает соседствующие отделы – средний и продолговатый мозг. Он поддерживает мышечный тонус, равновесие и общую координацию движений.

5. Продолговатый мозг имеет удлинённую форму, на его поверхности есть ромбовидная ямка (полость четвёртого желудочка). Он координирует деятельность скелетно-мышечной и практически всех внутренних систем, обеспечивает связи других отделов со спинным мозгом, регулирует рефлекторную деятельность спинного мозга и вегетативной нервной системы (Зингер, 2008).

От головного мозга отходит десять пар нервов.

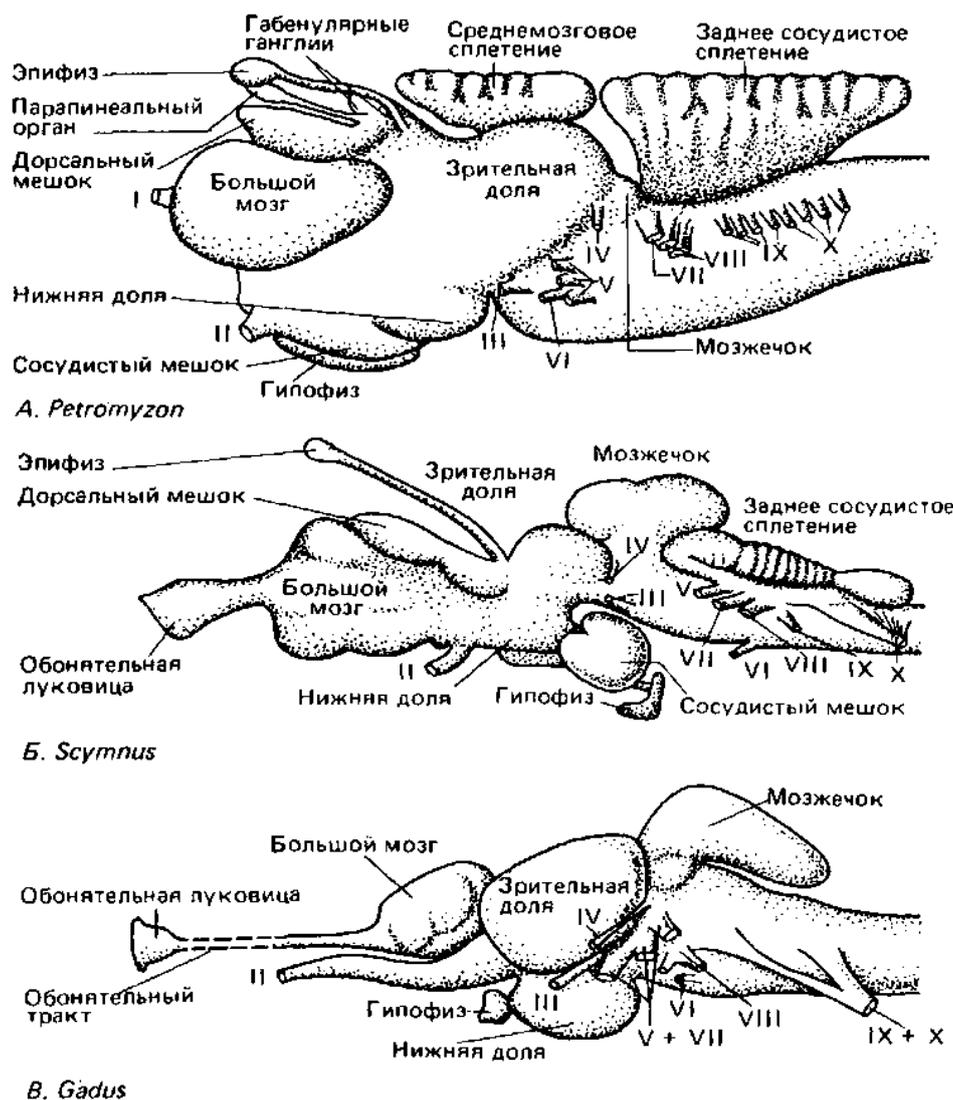


Рис. 35. Мозг миноги (А), акулы (Б), трески (В). Вид сбоку (из Ромера и Парсонса).

#### Головной мозг рыб (костистых)

1. Передний мозг меньше других отделов мозга и имеет примитивное строение. Имеет вид небольших полушарий, в котором отсутствует мозговое вещество (крыша эпителиальная). Основную массу составляют полосатые тела, лежащие на дне. В передней части находятся парные обонятельные доли с обонятельными нервами (рис. 35 В).

2. Промежуточный мозг прикрыт передним и средним отделами мозга. Образован зрительными буграми и подбугровой областью. На дорсальной его стороне находится эпифиз, на вентральной стороне лежит гипофиз.

3. Средний мозг хорошо развит, имеет крупные зрительные доли, в которых заканчиваются волокна зрительных нервов. В брюшной части содержатся центры связи с мозжечком, продолговатым и спинным мозгом. Средний мозг рыб является высшим интегративным центром.

4. Мозжечок налегает на средний мозг и значительно прикрывает начало продолговатого мозга, в котором имеется ромбовидная ямка (четвертый желудочек). Мозжечок контролирует деятельность соматической мускулатуры, активность передвижения и поддержание равновесия.

5. Продолговатый мозг содержит скопление нервных клеток в виде ядер. От них берет начало большинство черепно-мозговых нервов.

От головного мозга отходит десять пар черепно-мозговых нервов. Все отделы мозга расположены в одной плоскости (у акул – изгиб в области среднего мозга).

#### *Головной мозг земноводных*

1. Передний мозг крупнее, состоит из двух полушарий с самостоятельными желудочками. Нервное вещество находится в полости желудочков, составляя полосатые тела и в его боках, и в глубинных слоях крыши. Передняя стенка полушарий имеет неясно отграниченные выпячивания – обонятельные доли (рис. 36 А). У земноводных нервное вещество составляет настоящий мозговой свод – архипаллиум, наличие которого определяет более сложную связь между отделами мозга и поведенческие реакции.

2. Промежуточный мозг, так же как и у рыб образован зрительными буграми и подбугровой областью. На дорсальной его стороне находится эпифиз, а на вентральной – гипофиз.

3. Средний мозг представлен двуххолмием, или зрительными долями. Он является высшим интегративным центром.

4. Мозжечок расположен за зрительными долями в виде небольшого поперечного валика. По сравнению с рыбами развит слабо, что объясняется примитивностью и однообразием движений у амфибий.

5. Продолговатый мозг содержит скопление нервных клеток в виде ядер, от которых берет начало большинство черепно-мозговых нервов. У земноводных от головного мозга, так же как и у рыб, отходит 10 пар черепно-мозговых нервов. Все отделы мозга расположены в одной плоскости.

#### *Головной мозг пресмыкающихся*

В связи с выходом на сушу и более активной жизнедеятельностью характерной для высших позвоночных, все отделы мозга пресмыкающихся достигают более прогрессивного развития.

1. Передний мозг значительно преобладает над другими отделами за счет разрастания полосатых тел и мозгового свода, в котором наряду с архипаллиумом, имеется зачаток вторичного свода – неопаллиума. У рептилий кора еще не играет роли высшего отдела мозга, она является высшим обонятельным центром. Полушария переднего мозга пресмыкающихся полностью прикрывают промежуточный мозг. Роль высшего интегративного центра выполняют полосатые тела (зауросидный тип мозга)

2. Промежуточный мозг образован зрительными буграми и подбугровой областью. На дорсальной его стороне (крыше) находится эпифиз и особый теменной орган, имеющий глазоподобное строение у ящериц. На дне мозга имеется воронка, выше которой находятся зрительные нервы и их перекрест (хиазма). На вентральной стороне находится гипофиз.

3. Средний мозг довольно большой, имеет вид двуххолмия. Это центр зрительных восприятий, приобретающий большое значение для наземных животных. Сбоку имеется изгиб головного мозга, свойственный всем амниотам. Вместе с передним и промежуточными отделами определяет систему поведенческих реакций.

4. Мозжечок имеет вид полукруглой складки, развит слабо, но лучше, чем у амфибий, в связи с усложнением координации движений.

5. Продолговатый мозг образует резкий изгиб, характерный для высших позвоночных. От его ядер берут начало черепно-мозговые нервы (рис. 36 Б). Является центром координации двигательной активности и ряда вегетативных функций – дыхания, кровоснабжения, пищеварения.

Всего у рептилий 12 пар черепно-мозговых нервов.

#### *Головной мозг птиц (рис. 37 А)*

1. Передний мозг развит хорошо, полушария имеют значительную величину, частично прикрывают промежуточный мозг. Увеличение полушарий происходит за счет развития полосатых тел (зауросидный тип мозга), а не коры. Обонятельные доли очень малы, так как обоняние теряет ведущее значение.

2. Промежуточный мозг мал, прикрыт полушариями переднего мозга. На дорсальной стороне его находится эпифиз (развит слабо), а на вентральной – гипофиз и перекрест зрительных нервов – хиазма.

3. Средний мозг довольно большой, за счет крупных зрительных долей (двухолмие), что связано с прогрессивным развитием зрения.

4. Мозжечок сильно развит в связи со сложной координацией движений при полете. Срединная часть (червячок) имеет поперечные борозды, способствующие увеличению объема отдела. Значительное развитие мозжечка отражает большую двигательную активность птиц, сложное поведение.

5. Продолговатый мозг содержит скопление нервных клеток в виде ядер, от которых берут начало черепно-мозговые нервы от 5-й до 12-й пары.

Всего 12 пар черепно-мозговых нервов.

*Головной мозг млекопитающих*

1. Передний мозг достигает особенно больших размеров, прикрывая остальные отделы мозга. Его увеличение происходит за счет коры, которая становится главным центром высшей нервной деятельности (маммальный тип мозга). Площадь коры увеличивается за счет образования извилин и борозд. Спереди от больших полушарий у большинства млекопитающих (кроме китообразных, приматов и, в том числе, человека) расположены крупные обонятельные доли, что связано с большим значением обоняния в жизни зверей. Основная часть мозгового вещества находится в его крыше (коре). Крыша переднего мозга образуется разрастанием нервного вещества формированием вторичного свода – неопалиума. Оба полушария мозга соединяются между собой мозолистым телом, или комиссурой, состоящей из белых волокон.

2. Промежуточный мозг, образованный зрительными буграми и подбугровой областью, скрыт полушариями переднего мозга. В крыше отдела расположен эпифиз, а на дне (гипоталамусе) – воронка с эндокринной железой – гипофизом. Гипоталамус управляет процессами метаболизма и механизмами терморегуляции. Гормоны гипофиза регулируют сложные реакции, связанные с сезонными изменениями окружающей среды (линька, спячка, миграции, кочевки, размножение).

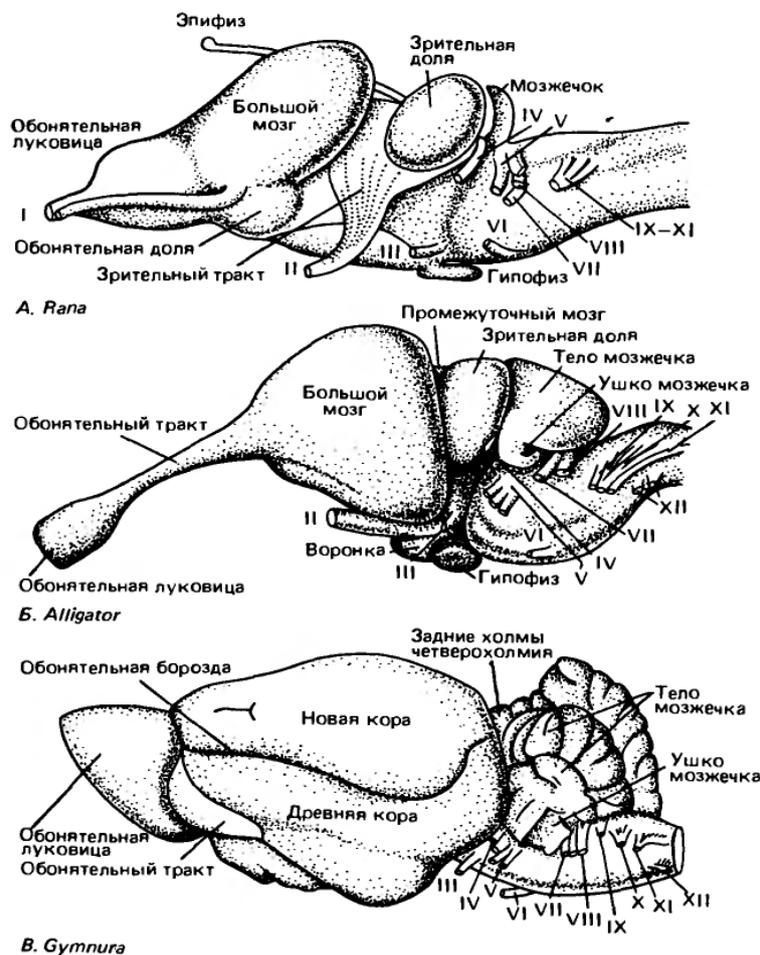


Рис. 36. Мозг лягушки (А), аллигатора (Б), насекомоядного (В). Вид сбоку. (из Ромера и Парсонса)

3. Средний мозг прикрыт полушариями переднего мозга, отличается сравнительно небольшими размерами и представлен четверохолмием. Полость среднего мозга, или силвиев водопровод, представляет собой лишь узкую щель. Передние бугры имеют отношение к зрительной информации, а задние выполняют функцию слухового центра.

4. Мозжечок сильно развит и имеет более сложное строение; состоит из центральной части – червячка с поперечными бороздами и парных полушарий. Оба полушария связывает варолиев мост, состоящий из клеточных и волокнистых структур. Через него проходят проводящие пути, соединяющие головной и спинной мозг. Он контролирует равновесие, мышечный тонус, движения различных участков тела.

5. Продолговатый мозг содержит центры пищеварения, дыхания, сердечной деятельности. Частично прикрыт мозжечком. Отличается от представителей других классов тем, что потоком четвертого желудочка обособляются продольные пучки нервных волокон – задние ножки мозжечка, а на нижней поверхности имеются продольные валики – пирамиды. От головного мозга отходит 12 пар черепно-мозговых нервов (рис. 36 В, рис. 37 Б).

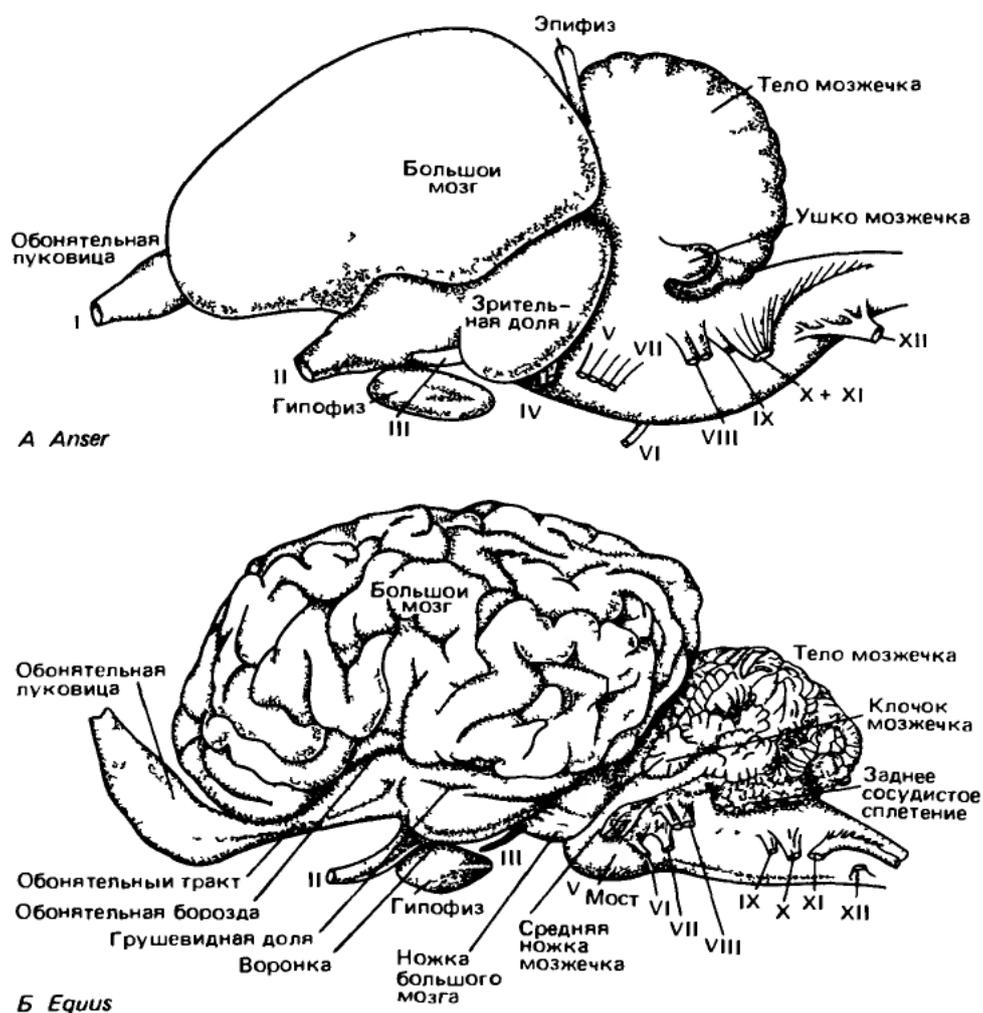


Рис. 37. Мозг птицы (А), млекопитающего (Б), Вид сбоку.

## 2. Головные нервы

У далеких предков позвоночных нервная система предположительно состояла из двух частей, которые лишь слабо соединялись между собой. Первая часть включала слабоорганизованный набор поверхностных структур, воспринимавших внешние раздражители. Вторая представляла собой сеть из клеток и волокон вокруг кишки и других внутренних органов, которая обеспечивала адекватную реакцию этих органов на внутренние раздражители. У позвоночных поверхностная составляющая, дающая начало центральной нервной системе, доминирует и достигает высокого уровня организации URL: <http://emll.ru/request> (дата обращения 12.04.2019).

В голове позвоночных имеется ряд весьма разнородных нервов:

I - Обонятельный нерв: чувствительный, идет от обонятельного эпителия.

II - Зрительный нерв: чувствительный, идет от глаза.

III - Глазодвигательный нерв: иннервирует четыре из шести наружных мышц глаза.

IV - Блоковый нерв: идет к верхней косой мышце глаза (иногда называемой блоковой мышцей).

V - Тройничный нерв: крупный нерв с тремя основными ветвями; обеспечивает главным образом соматическую чувствительность головы, включает двигательные волокна к челюстным мышцам.

VI - Отводящий нерв: идет к задней прямой мышце глаза (которая отводит глаз вбок или назад).

VII - Лицевой нерв: включает и чувствительные волокна, но у млекопитающих в первую очередь иннервирует лицевую мускулатуру.

VIII - Слуховой нерв: чувствительный, идет от внутреннего уха.

IX - Языкоглоточный нерв: у млекопитающих — небольшой нерв, в основном чувствительный, обслуживающий значительную часть языка и глотки.

X - Блуждающий нерв: крупный смешанный нерв, который не ограничивается областью головы, а простирается назад, где иннервирует многие внутренние органы — сердце, желудок и т. д.

XI - Добавочный нерв: двигательный нерв, обособившийся от блуждающего.

XII – подъязычный нерв: двигательный нерв, иннервирующий мускулатуру языка.

Первые два головных нерва уникальны по своей природе. Обонятельный нерв 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 подходит ко дну промежуточного мозга, образуя перекрест (хиазму) у всех, кроме круглоротых. Несколько нервов гомологичны брюшным корешкам. Это чисто соматически-двигательные нервы, подобные по набору функциональных компонентов брюшным корешкам миноги.

Глазодвигательный нерв отходит от дна среднего мозга, иннервирует нижнюю косую и три прямые мышцы глаза (верхнюю, переднюю и нижнюю) URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

Блоковый нерв 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.

От дна продолговатого мозга отходит отводящий нерв, который иннервирует заднюю, наружную прямую мышцу глаза и ретрактор глазного яблока.

Подъязычный нерв у большинства амниот отходит за пределами черепа, а головным он оказывается только у амниот. Иннервирует подъязычную мускулатуру, отходит от вентральной стороны продолговатого мозга.

Система головных нервов тетрапод существенно отличается от описанной выше картины, которая характерна для рыб. От системы латерального нерва у наземных позвоночных остается лишь слуховой нерв (VIII). Вследствие редукции жабер возникает целый ряд изменений: от IX-ого нерва остаются только вкусовые волокна и ветви к мышцам глотки, а также парасимпатический компонент. В X-ом нерве полностью сохраняется мощный парасимпатический ствол, а от жаберных ветвей остались слабые гортанные нервы.

Вслед за крупными преобразованиями висцеральных мышц у млекопитающих появились новые компоненты головных нервов. Их мимическая мускулатура иннервируется несколькими поверхностными ветвями лицевого нерва. Мощное развитие у зверей трапециевидной мышцы повлекло за собой обособление добавочного нерва (XI), который выделился из блуждающего. Он хорошо развит только у млекопитающих URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

### **3. Вегетативная, или автономная, нервная система**

Вегетативная нервная система образована висцерально-двигательными волокнами, идущими к гладкой мускулатуре и железам. В свою очередь, волокна образованы двумя нейронами, первый из которых располагается в центральной нервной системе и имеет длинный отросток — преганглионарное волокно, где передает импульс второму нейрону, посылающему постганглионарное волокно уже непосредственно к эффектору.

Головные и спинномозговые нервы участвуют в образовании вегетативной нервной системы. *Парасимпатическая нервная система* сформирована нервами продолговатого мозга и спинномозговыми нервами крестцового отдела. *Симпатическая система* состоит из нервных узлов спинномозговых нервов шейного, грудного и поясничного отделов.

Симпатическая нервная система обнаружена у позвоночных, начиная с рыб. Симпатические ганглии посылают ветви к внутренним органам. В основном ганглии приближены к позвоночнику, преганглионарные волокна короткие, постганглионарные — длинные. Центры располагаются в спинном мозге, но пограничный ствол продолжается вперед и иннервирует голову.

В парасимпатической нервной системе ганглии приближены к иннервируемым органам либо лежат в их стенках. Из-за этого преганглионарные волокна длинные, а постганглионарные — короткие. Центры располагаются в головном мозге, а у млекопитающих в крестцовых сегментах спинного мозга. У рыб симпатическая и парасимпатическая системы в основном делят между собой органы тела, хотя имеет место и двойная иннервация URL:<https://dlib.rsl.ru> (дата обращения 12.04.2019).

#### **4. Спинной мозг**

Спинной мозг расположен в позвоночном канале и представляет собой толстостенную трубку с узким каналом внутри. Имеет сложное строение и обеспечивает передачу нервных импульсов от головного мозга к периферическим структурам нервной системы, а также осуществляет собственную рефлекторную деятельность.

У низших позвоночных спинной мозг в разрезе имеет овальную или округлую форму, но у высших его боковые части, как правило, симметрично разрастаются. В спинном мозге четко выделяются два слоя — центральная зона серого вещества, окружающего канал спинного мозга, и периферическая зона белого вещества, первый из которых главным образом состоит из тел нейронов, а второй образован бесчисленными миелинизированными волокнами, проходящими вперед и назад в спинном мозге.

#### **Вопросы для контроля:**

1. Черепно-мозговые нервы, их функции.
2. Выделите признаки, характеризующие отличие автономной нервной системы от соматической.
3. В чем примитивность строения ЦНС у низших позвоночных?
4. Какими особенностями обладает нервная система первичноводных животных?
5. Какие признаки в строении ЦНС теплокровных животных указывают на ее усложнение?

## ТЕМА №9. ОРГАНЫ ЧУВСТВ

### Вопросы:

1. Простые органы чувств.
2. Сложные органы чувств.

### Материал и оборудование

- влажные препараты: строения глаза крупного млекопитающего, строение глаза птицы.
- таблицы: строение глаза у птицы и млекопитающего.

### Задания

1. Рассмотреть строение глаз теплокровных животных и отметить особые черты строения по сравнению с первичноводными.
2. Зарисовать: схему разреза глаза у лошади, голубя, лягушки, костистой рыбы, схему строения обонятельного эпителия млекопитающих.
3. Ответить на вопросы.

### 1. Простые органы чувств

У позвоночных известны две категории нервных клеток. *Эпителиально-чувствующие клетки*, располагающиеся на поверхности тела. У позвоночных это обонятельные рецепторы. Тела этих клеток лежат в глубине обонятельного эпителия, а короткие периферические отростки с волосками выходят на его поверхность.

*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.

Также существуют вторичночувствующие клетки, которые генерируют импульсы, но сами их передавать не могут. Для передачи используются периферические отростки нервно-чувствующих клеток. С учетом выше предложенного А. Ромером и Т. Парсонсом (1992) общая классификация органов чувств выглядит следующим образом:

1. Орган с эпителиально-чувствующими клетками, к ним относят органы обоняния (рис. 38).
2. Органы чувств с нервно-чувствующими клетками – свободные нервные окончания и инкапсулированные органы
3. Органы чувств с вторично чувствующими клетками: органы акустиколатеральной системы и органы вкуса.
4. Органы чувств центральной нервной системы: глаза и глазоподобные органы эпиталамуса

[URL:https://dlib.rsl.ru](https://dlib.rsl.ru) (дата обращения 12.04.2019).

Простые чувства – это ответы на физические раздражители. Многие «простые» ощущения воспринимаются мелкими чувствительными структурами, которые могут располагаться практически в любой части тела – в коже, мышцах и внутренних органах. Особенно хорошо они развиты у птиц и млекопитающих. У млекопитающих важную роль в восприятии прикосновений играют сложноизвитые нервные окончания, окружающие основания волос (особенно вибрисс).

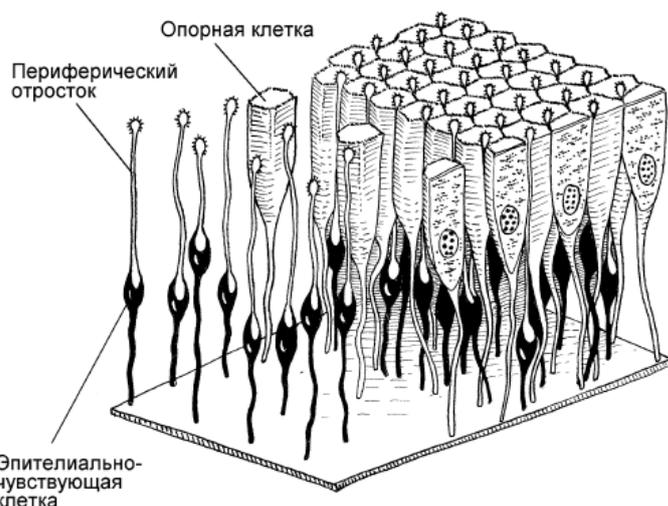


Рис. 38. Схема строения обонятельного эпителия млекопитающих

Чувство вкуса представляет собой ответ на химические раздражители. Рецепторами вкуса служат вкусовые луковицы, погруженные в эпителий. Они располагаются главным образом в ротовой полости и глотке. У млекопитающих они в основном концентрируются на языке, располагаясь в сосочках языка. У пресмыкающихся они расположены в глотке, у рыб и земноводных вкусовые почки могут находиться также в коже.

## 2. Сложные органы чувств

Сложные органы включают орган обоняния, зрения, органы боковой линии и ухо.

Для многи характерна непарная ноздря, которая сформирована в назогипофизарный комплекс, который отделен мягкой стенкой от ротовой полости. Он наподобие пипетки втягивает через ноздрю воду, которая благодаря специальной системе клапанов забрасывается и в носовую полость.

Для рыб характерна двойная ноздря: имеются входное и выходное отверстия, которые обеспечивают омывание носового мешка сквозным потоком при движении рыбы — за счет внешней обтекающей струи. У акул ноздря разделена свободно налегающими друг на друга выступами, у костных рыб они срастаются [URL:https://dlib.rsl.ru](https://dlib.rsl.ru) (дата обращения 12.04.2019).

У многих млекопитающих с хорошо развитым обонянием, обонятельная область носа увеличена за счёт дополнительных раковин костной стенки носовой полости.

У пресмыкающихся и некоторых млекопитающих в перегородке носа, кроме основных, расположен вомероназальный, или яacobсонов орган. У рыб они представлены парными носовыми ямками, или мешками, расположенными на голове в соседстве с ротовым отверстием и включающими многочисленные соединительно-тканые пластинки, покрытые обонятельным эпителием.

У земноводных, в связи с выходом на сушу, органы чувств усложнились: глаза с выпуклой роговицей и линзовидным хрусталиком, имеются три века (верхнее, нижнее, мигательная перепонка в углу глаза), которые защищают органы зрения от высыхания и загрязнения; появилось среднее ухо, в органах обоняния появились наружные и внутренние ноздри.

У пресмыкающихся глаза снабжены также тремя веками, а змеи и гекконы имеют сращенные верхнее и нижнее веки, они становятся прозрачными, органы слуха более приспособлены к восприятию звуковых волн, есть внутреннее и среднее ухо; осязание в виде чувствительных клеток с волосками на чешуйках тела, обоняние и вкус расположены в области ротовой полости, есть орган термического чувства (термолокатор) в виде ямок с чувствительными клетками между глазами и ноздрями у группы гремучих змей.

У птиц, кроме падальщиков, обоняние развито слабо, слух представлен внутренним и средним ухом, а улавливать звук помогают кроющие перья вокруг барабанной перепонки. Глаза птиц прекрасно приспособлены к рассматриванию объектов, острота зрения очень большая (сокол различает добычу на расстоянии более 1000 м.).

Глаза очень велики, у сов они по объему равны глазу взрослого человека и в 5 раз больше массы мозга. У хищных птиц, высматривающих добычу на большом расстоянии, глаза в 3 раза превышают массу мозга - это позволяет получать большие размеры изображения на сетчатке и тем самым яснее различить его детали, защищены тремя веками.

Аккомодация глаза – приспособление глаза к ясному видению предметов, находящихся на различных расстояниях, что осуществляется изменением преломляющей силы его оптической системы, ведущим к фокусировке изображения на сетчатке. У птиц, млекопитающих и человека аккомодация достигается изменением кривизны хрусталика.

Четкость зрительного восприятия определяется наличием фоторецепторов на сетчатке глаза – палочек и колбочек.

На сетчатке хищных птиц имеется два центра острого зрения. Все птицы обладают цветным зрением и могут различать несколько оттенков.

Аккомодация достигается двойным путем:

- 1) изменением формы хрусталика под действием ресничной мышцы;
- 2) изменением расстояния между хрусталиком и сетчаткой под действием кольцевых мышц, окружающих склеру и меняющих форму глазного яблока (т. е. кривизны роговицы).

У большинства птиц монокулярное зрение (каждый глаз видит предметы отдельно), бинокулярным зрением (когда глаза видят одновременно) обладают совы.

У хищников на сетчатке есть участок максимально острого зрения – желтое пятно (ямка). У дневных хищников, цапель, ласточек два желтых пятна, у стрижей только одно, поэтому их способы ловли добычи на лету менее разнообразны. Очень подвижный зрачок предотвращает излишнюю засветку сетчатки при быстрых поворотах (Зингер, 2008).

На первом месте у дневных млекопитающих стоит зрение, а для обитателей открытых пространств, обоняние. Цветное зрение сравнительно с птицами развито слабо. Для зверей дневного образа жизни и обитателей открытых пространств, большая часть информации идет через зрительный канал.

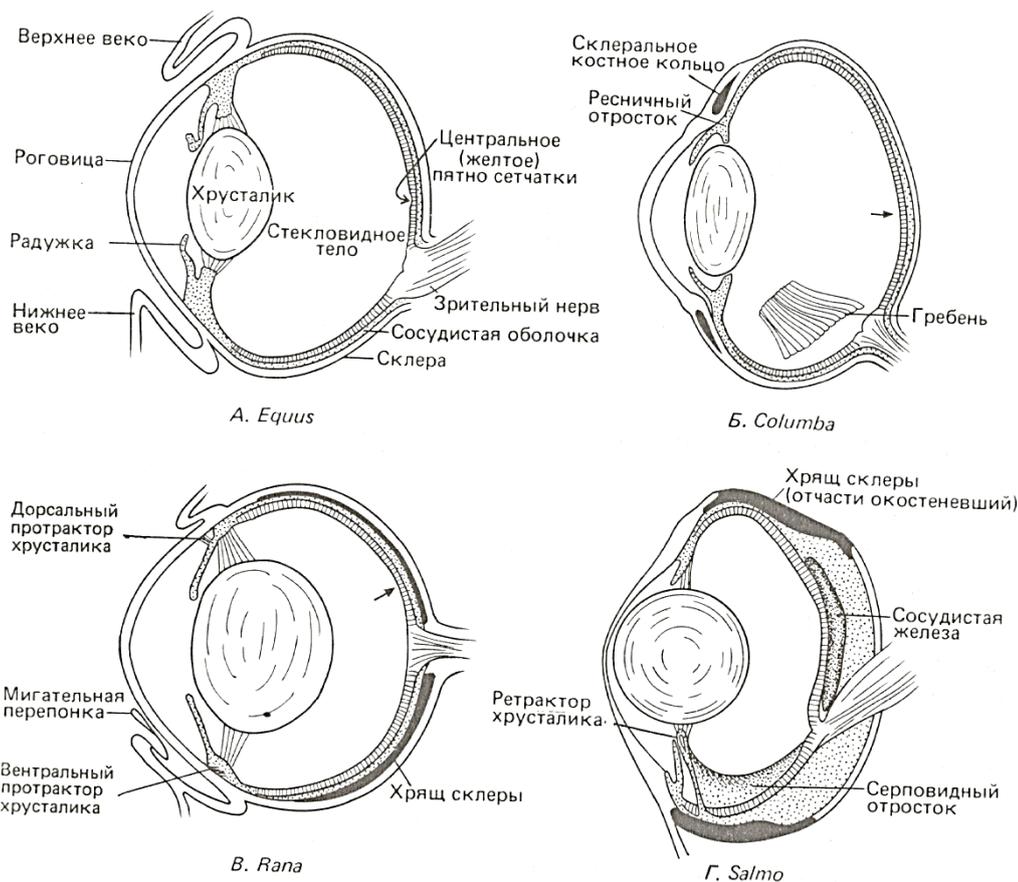


Рис. 39. Схема разреза глаза у лошади (А), голубя (Б), лягушки (В), костистой рыбы (Г).

У кошачьих и копытных между склерой и сосудистой оболочкой есть слой клеток с кристалликами (зеркальце), обуславливающее «свечение» глаз отраженным светом, что улучшает видение ночью (Грин, 1996).

Глазоподобные органы эпиталамуса представлены пинеальным и париетальным органами. У большинства современных рыб и у тетрапод пинеальный орган сохраняется в качестве эндокринной железы – эпифиза. У бесхвостых земноводных он имеет светочувствительный компонент. У гаттерии и многих ящериц (кроме гекконов) помимо эпифиза имеется парапинеальный орган в виде теменного глаза.

Органы боковой линии, присущие рыбам, личинкам земноводных и водным земноводным, составляют высокоразвитую систему. Рецепторами являются скопления сенсорных клеток, именуемых невромастами.

У рыб боковая линия представляет собой длинный канал, проходящий симметрично вдоль всего тела. На голове его продолжает сложная сеть сходных каналов. У многих костных рыб система каналов погружена в толщу костных пластин черепа и чешуй, либо располагаются под чешуями. У современных земноводных невромасты располагаются в коже более или менее изолированно, но линейно.

Невромасты образованы скоплениями клеток, напоминающие вкусовые луковицы. Клетки невромастов удлиненные, и каждая несет вырост, похожий на волосок. Волоски покрыты сверху массой студенистого материала, секретируемого клетками невромастов – это так называемая купула, которая свободно колеблется окружающей водой.

Главным чувством, которое обеспечивал орган «слуха», было чувство равновесия.

Системы слуха и равновесия (вестибулярного анализатора) имеют общие черты. Рецепторы этих двух систем являются волосковыми клетками, т.е. механорецепторами, и располагаются в структурах внутреннего уха.

Внутреннее ухо включает два рецепторных аппарата: слуховой и вестибулярный. Слуховой рецепторный аппарат располагается в структурах улитки, вестибулярный — в структурах вестибулярных мешочков и полукружных каналов. Все части системы внутреннего уха лежат в особых полостях височных костей.

Среднее ухо млекопитающих состоит из барабанной полости, соединенной евстахиевой трубой с полостью глотки. Кроме барабанной перепонки, к нему относят сочлененные между собой три слуховые косточки: молоточек, наковальню и стремечко. Евстахиева труба служит для выравнивания давления воздуха по обе стороны барабанной перепонки (между наружным слуховым проходом и барабанной полостью). Слуховые косточки действуют как рычаги, обеспечивая передачу звуковых колебаний на овальное окно (область контакта стремечка и улитки). Энергия звука, собранная с относительно большой площади барабанной перепонки, через слуховые косточки передается на малую площадь овального окна. В результате происходит рост давления, достаточный для того, чтобы колебания среды с низкой плотностью (воздух) приводили к колебаниям эндолимфы внутри улитки. Система слуховых косточек включает в себя также две маленькие мышцы, одна из которых прикреплена к ручке молоточка, а другая — к стремечку. Сократительная активность этих мышц предотвращает слишком большие колебания, вызываемые громкими звуками. Эта реакция называется акустическим рефлексом, основная функция которого состоит в защите внутреннего уха от повреждающей звуковой стимуляции [URL:https://dlib.rsl.ru](https://dlib.rsl.ru) (дата обращения 12.04.2019).

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, состоящее из ушной раковины и наружного слухового прохода. Форма и рельеф ушной раковины играют значительную роль в восприятии звуков. Нечто близкое имеется и у птиц; это более или менее глубокая ниша на поверхности головы — претимпанальная полость — и прикрывающие ее снаружи особые перья.

#### **Вопросы для контроля:**

1. Что собой представляют простые органы чувств?
2. Какие специфические органы чувств свойственны водным животным?
3. Какие прогрессивные черты характерны для тетрапод, связанные с выходом на сушу?
4. Какие особенности в строении органов чувств характерны для птиц? С чем это связано?
5. Какие органы чувств развиты у млекопитающих? И как это сказывается на поведении?

### Список литературы

1. Гуртовой, Н.Н. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные, пресмыкающиеся / Н. Н. Гуртовой, Б. С. Матвеев, Ф. Я. Держинский. – Москва: Высшая школа, 1978. – 407 с.
2. Гуртовой, Н.Н. Держинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы, млекопитающие / Н. Н. Гуртовой, Ф. Я. Держинский. – Москва: Высшая школа, 1992. – 414 с.
3. Грин, Н. Биология / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор. – Москва: Мир, 1996. – Т. 3.– 376 с.
4. Держинский, Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных: учеб. для студентов вузов / Ф.Я. Держинский. – 2-е изд., испр., перераб. и доп. – Москва: Аспект Пресс, 2005. – 304 с.
5. Зингер, Г.В. Зоология. Хордовые животные: учебно-методическое пособие / Г.В. Зингер, Е.В. Кохонов. – Томск: Изд-во Томского государственного педагогического университета, 2008. – 216 с.
6. Карташев, Н.Н. Практикум по зоологии позвоночных / Н.Н. Карташев, В.Е. Соколов, И.А. Шилов. – 3 е изд., испр. и доп. – Москва: Аспект-Пресс, 2004. – 383 с.
7. Наумов, С.П. Зоология позвоночных: учебник для студ. пед. ин-тов по биол. спец. / С.П. Наумов. – 4-е изд., перераб.- Москва: Просвещение, 1982. – 464 с.
8. Ромер, А. Анатомия позвоночных / А. Ромер, Т. Парсонс. – Москва: Мир, 1992. – Т. 1. – 357 с.; – Т. 2. – 406 с.

### Интернет-ресурсы

1. Основные направления эволюционного преобразования черепа позвоночных [Электронный ресурс]. – Режим доступа <https://mydocx.ru/7-42307.html>. – Дата обращения 12.04.2019.
2. Скелет конечностей позвоночных [Электронный ресурс]. – Режим доступа <http://www.zoofirma.ru/knigi/zoologija-pozvonochnyh/3294-skelet-konechnostej-pozvonochnyh.html>. – Дата обращения 12.04.2019.
3. Эволюция пищеварительной системы позвоночных [Электронный ресурс]. – Режим доступа <http://www.zoofirma.ru/knigi/zoologija-pozvonochnyh/3747-evoljutsija-pischevaritelnoj-sistemy-pozvonochnyh.html>. – Дата обращения 12.04.2019.
4. Савельев С. В. Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных [Электронный ресурс] : учебное пособие. — Москва: Гэотар-Мед, 2001 г. — 271 с. – Режим доступа <http://emll.ru/request>. – Дата обращения 12.04.2019.
5. Эволюция органов чувств [Электронный ресурс]. – Режим доступа [https://xstud.ru/260586/dvigateli/evolyutsiya\\_organov\\_chuvstv\\_pozvonochnyh](https://xstud.ru/260586/dvigateli/evolyutsiya_organov_chuvstv_pozvonochnyh). – Дата обращения 12.04.2019.
6. Переверзева, Э. В. Лабораторные работы по зоологии позвоночных. Часть I. Бесчерепные, рыбы, амфибии, рептилии [Электронный ресурс]: учебное пособие по курсу «Зоология» (в помощь студентам и учителю) / Э. В. Переверзева. — Электрон. текстовые данные. — Москва: Московский городской педагогический университет, 2011. – 216 с. – Режим доступа <http://www.iprbookshop.ru/26512.html>. – Дата обращения 11.04.2019.
7. Переверзева, Э. В. Лабораторные работы по зоологии позвоночных. Часть II. Птицы. Млекопитающие [Электронный ресурс]: учебное пособие по курсу «Зоология» / Э. В. Переверзева. — Электрон. текстовые данные. — Москва: Московский городской педагогический университет, 2013. . – 224 с. . – Режим доступа <http://www.iprbookshop.ru/26513.html>. – Дата обращения 11.04.2019.
8. Шариков А.В., А.А. Мосалов, В.В. Алпатов. Проверочные задания по зоологии. Ч. 2. Позвоночные животные: Учебно-методическое пособие [Электронный ресурс] - Москва: Прометей, 2012. - 96 с. Режим доступа <http://www.studentlibrary.ru/book/ISBN9785704223269.html>. – Дата обращения 11.04.2019.
9. Подтип Позвоночные. Анамнии и амниоты [Электронный ресурс]. – Режим доступа [https://studopedia.su/2\\_52196\\_podtip-pozvonochnie-anamnii-i-amnioti.html](https://studopedia.su/2_52196_podtip-pozvonochnie-anamnii-i-amnioti.html). – Дата обращения 12.04.2019.
10. Принципы строения и функции пищеварительной системы позвоночных животных [Электронный ресурс]. – Режим доступа <https://vseobiology.ru/zoologiya-pozvonochnykh/958-32> – Дата обращения 12.04.2019.
11. Коллекция Российской государственной библиотеки [Электронный ресурс]. – Режим доступа URL:<https://dlib.rsl.ru> .- Дата обращения 12.04.2019.
12. Строение и органы женской и мужской половых систем: [Электронный ресурс]. – Режим доступа <https://www.nazdor.ru/topics/organism/anatomy/current/470206/> .- Дата обращения 22.04.2019.
13. Кожа [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://biouroki.ru/material/human/kozha.html>. - Дата обращения 23.04.2019.

## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	3
Тема № 1. Кожные покровы хордовых.....	4
Тема № 2. Скелет позвоночных животных.....	13
Тема № 3. Мышечная система.....	20
Тема № 4. Пищеварительная система.....	25
Тема № 5. Дыхательная система.....	29
Тема № 6. Кровеносная система.....	32
Тема № 7. Мочеполовая система.....	38
Тема № 8. Нервная система.....	43
Тема № 9. Органы чувств.....	50
Список литературы.....	54
Содержание.....	55

Учебное издание

# **ПРАКТИКУМ ПО ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ**

*Учебно-методическое пособие*

Составитель  
**Куксина Долаана Кызыл-ооловна**

Редактор А.Р. Норбу  
Дизайн обложки К.К. Сарыглар

Сдано в набор: 30.04.2019. Подписано в печать: 20.05.2019.  
Формат бумаги 60×84 <sup>1</sup>/<sub>8</sub>. Бумага офсетная.  
Физ. печ. л. 7,0. Усл. печ. л. 6,5. Заказ № 1511. Тираж 50 экз.

667000, Республика Тыва, г. Кызыл, ул. Ленина, 36  
Тувинский государственный университет  
Издательство ТувГУ