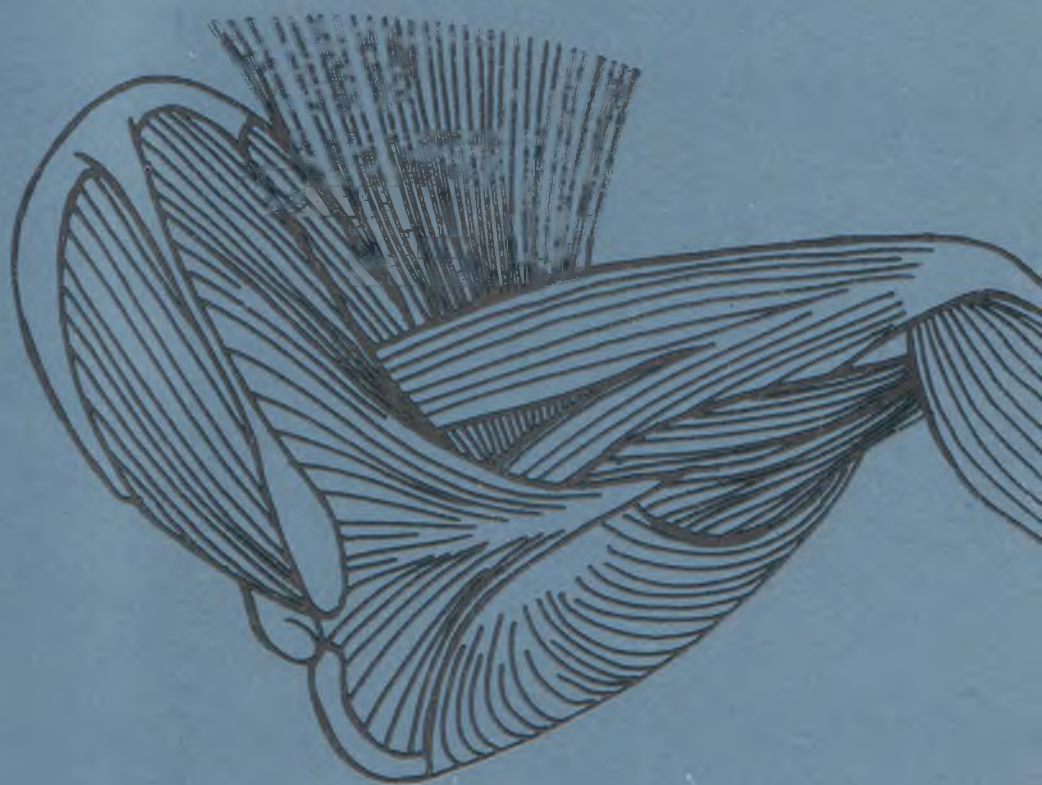


А.Ромер, Т.Парсонс

АНАТОМИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ 2



Издательство «Мир»

АНАТОМИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

THE VERTEBRATE BODY

Sixth Edition

Alfred Sherwood Romer

Late Alexander Agassiz Professor of
Zoology, Emeritus, Harvard University

Thomas S. Parsons

Department of Zoology,
University of Toronto

Saunders College Publishing
Philadelphia New York Chicago
San Francisco Montreal Toronto
London Sydney Tokyo Mexico City
Rio de Janeiro Madrid

А.Ромер, Т.Парсонс

АНАТОМИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

В двух томах

Том 2

Перевод с английского
А. Н. Кузнецова, В. Б. Никитина

под редакцией
канд. биол. наук Ф. Я. Дзержинского



МОСКВА «МИР» 1992

ББК 28.693.3
Р69
УДК 591.471.82

Ромер А., Парсонс Т.

Р69 **Анатомия позвоночных: В 2-х тт. Т. 2: Пер. с англ.— М.: Мир, 1992.— 406 с., ил.**
ISBN 5-03-000292-8

Авторитетное руководство по сравнительной анатомии позвоночных. Первоначально созданное выдающимся морфологом и палеонтологом США А. Ромером, в дальнейшем оно было доработано его учеником и сотрудником Т. Парсонсом. Перевод делается с последнего, 6-го издания. Во втором томе рассматриваются следующие темы: полости тела, рот, глотка и органы дыхания; пищеварительная, выделительная, репродуктивная и нервная системы, кровообращение, органы чувств, эндокринные органы.

Для специалистов и студентов-зоологов, медиков, палеонтологов.

Р $\frac{1901000000-334}{041(01)-92}$ 98—90

ББК 28.693.3

Редакция литературы по биологии

ISBN 5-03-000292-8
ISBN 5-03-000290-1 (русск.)
ISBN 0-03-058446-9 (англ.)

© 1986 by CBS College Publishing. Copyright 1977 by Saunders College Publishing, a division of Holt, Rinehart and Winston, Inc. Copyright 1970, 1962, 1955 and 1949 by W. B. Saunders Company

© перевод на русский язык, Кузнецов А. Н., Никитин В. Б., 1992

Глава 10

ПОЛОСТИ ТЕЛА

У позвоночных, как и у всех высокоорганизованных типов беспозвоночных, большая часть внутренних органов тела не погружена в сплошные ткани или мезенхиму, а располагается внутри полостей тела, или, правильнее, целомических полостей. Это заполненные жидкостью пространства, в которых внутренности относительно слабо закреплены и могут более или менее свободно двигаться в процессе функционирования и легче меняться в размерах и форме в процессе роста. Прежде чем перейти к описанию органов, которые находятся внутри этих полостей и по их стенкам, уместно дать краткий очерк устройства самих полостей.

РАЗВИТИЕ ЦЕЛОМА. Полости тела образуются в мезодерме и выстланы серозным мезодермальным эпителием — **брюшиной** (peritoneum). У ланцетника, как и у иглокожих, целомические полости возникают, по крайней мере частично, из поsegmentно расположенных мешков, отшнуровавшихся от первичной кишки в качестве мезодермальных сомитов (см. рис. 78, 79). Однако позвоночные отказались от этого, по-видимому, примитивного способа формирования целома, и полости тела у них образуются путем расслоения мезодермы, после того как эта ткань обособилась от других зародышевых листков. В сомитах или в нефрогенной ткани могут появляться небольшие целомические полости, однако они эфемерны, и термин целом на всех поздних эмбриональных и взрослой стадиях применяется только к полости в более вентральной части мезодермы — боковой пластинке.

У форм с мезолецитальными яйцами левая и правая боковые пластинки мезодермы на ранней стадии разрастаются вниз по бокам тела и вскоре смыкаются или почти смыкаются на брюхе у средней линии (см. рис. 80). У форм с полилецитальными яйцами боковые пластинки поначалу простираются в стороны поверх желтка и переходят во внезародышевую мезодерму (см. рис. 75); только позже, когда тело принимает нормальную форму, эти листки смыкаются на брюхе. Существенно, что каждая из двух боковых пластинок одина на всем протяжении от головы до заднего конца туловищного отдела и выше уровня миноги никогда не имеет никаких следов сегментации. Вначале каждая пластинка монолитна, но вскоре она расслаивается на наружную и внутреннюю стенки с образованием наполненной жидкостью эмбриональной целомической полости между ними. Эти стенки, помимо того что дают начало соединительным тканям, мышцам и другим структурам, формируют в будущем соответственно париетальный и висцеральный листки брюшины (рис. 219). **Париетальная** (или соматическая) **брюшина** (peritoneum parietale) образует внутреннюю поверхность большой наружной «трубки» тела, называемой у зародыша **соматоплеврой**, в которой вскоре развиваются соматический скелет, соматическая мускулатура,

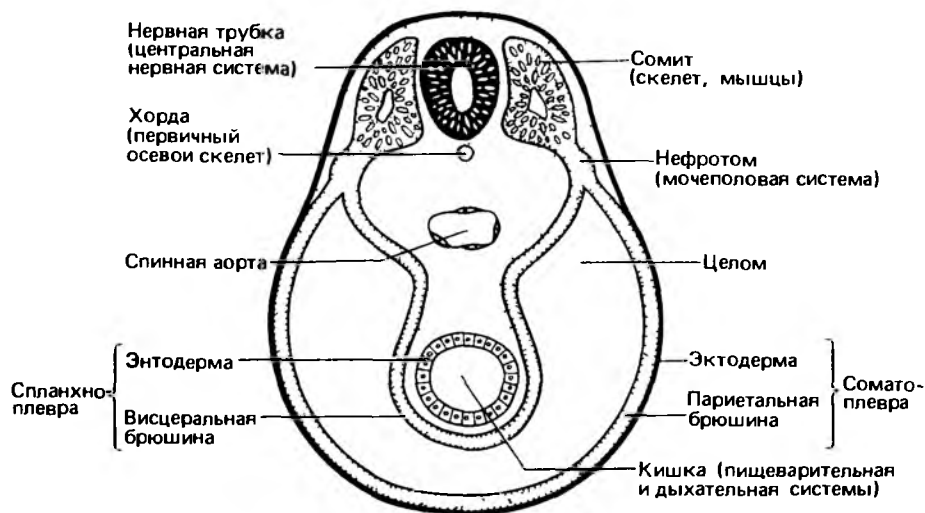


Рис. 219. Схема поперечного разреза зародыша млекопитающего, показывающая компоновку мезодермы. (Из Arey.)

почки и гонады. **Висцеральная (или внутренностная) брюшина** (*peritoneum viscerale*) образует наружное покрытие пищеварительного тракта и его выростов, составляя вместе с ними **спланхноплевру**.

Так формируется пара целомических полостей — по одной с каждой стороны, — между которыми заключена обширная полость кишки. Диаметр кишки позади глоточного отдела в ходе развития становится сравнительно небольшим, и две целомические полости смыкаются друг с другом как над, так и под кишкой (см. рис. 2, Б, Г; 222, Б). На этой стадии правый и левый целомы разделены тонкими продольными листками ткани, покрытыми с обеих сторон брюшиной — это дорсальная и вентральная брыжейки. **Дорсальная брыжейка** (*mesenterium dorsale*) обычно сохраняется на всю жизнь, вмещающая нервы и кровеносные сосуды, обслуживающие кишку. **Вентральная брыжейка** (*mesenterium ventrale*) не столь важна в функциональном отношении во взрослом состоянии и обычно на большей части своей длины исчезает. С ее исчезновением две целомические полости соединяются под кишкой.

У раннего зародыша боковая пластинка мезодермы, вмещающая целомическую полость, тянется вдоль всей кишки (см. рис. 80, В). Область ануса или клоаки является четкой задней границей туловища и, за исключением очень немногих особых случаев, ни целом, ни связанные с ним внутренности не простираются в хвост. Спереди картина усложняется при формировании глоточных жабер. Развивающиеся жаберные щели прорывают боковые пластинки по бокам от глотки, так что в этой части зародыша целом остается только в вентральной части горла, под глоткой (см. рис. 196). У ланцетника выросты этого целома заходят вверх внутрь жаберных перегородок.

У раннего зародыша целом устроен просто. Но у взрослого животного он усложнен вследствие трех обстоятельств: 1) внедрения в целомическую полость органов, не относящихся к пищеварительному тракту, — сердца, гонад, почек и легких; 2) продольной дифференцировки на отделы — в большинстве случаев на полость, окружающую сердце, и главную полость тела, но у мле-

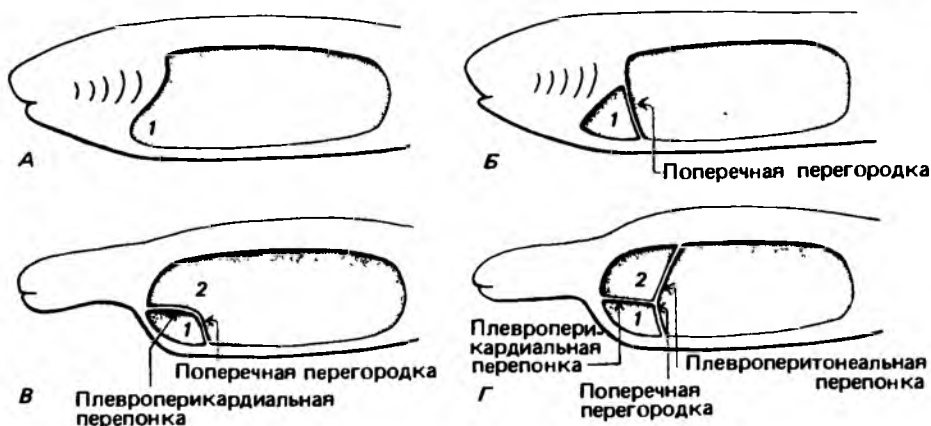


Рис. 220. Схемы продольных разрезов туловища, показывающие эволюцию целомической полости. А. Примитивное строение; весь целом образует единую полость. Б. Строение, типичное для рыб; перикардальная полость отделилась от главной. В. Строение, типичное для амфибий и рептилий; образовались легкие, но полости, в которых они располагаются, сообщаются с главным целомом. Г. Строение, свойственное млекопитающим; сформировалась диафрагма (см. текст). 1 — сердце; 2 — легкие.

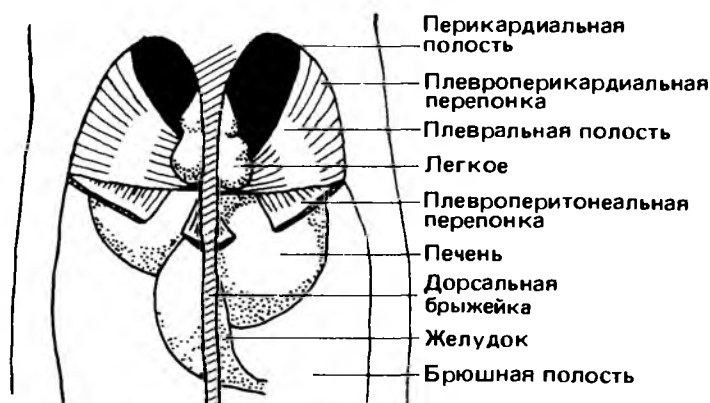


Рис. 221. Схема развивающегося целома млекопитающего, показывающая его деление (в данном случае неполное) на различные части (вид сверху). (По Nelson.)

копитающих и птиц не только на них; 3) дифференцировки и сворачивания кишки и формирования ее вспомогательных выростов — печени и поджелудочной железы — с вытекающим отсюда сложным складыванием брыжеек.

ПЕРИКАРДИАЛЬНАЯ ПОЛОСТЬ (*cavum pericardiale*). Наиболее передняя и вентральная часть эмбрионального целома становится перикардиальной полостью, в которой формируется сердце. Эта его часть, как отмечено выше, первоначально располагается в дне «горла», ниже и несколько позади глотки. У ранних зародышей всех позвоночных перикардиальная полость сзади широко открывается в общую брюшную полость. Однако вскоре на уровне самого заднего отдела сердца — венозного синуса — и входящих в него кардинальных вен образуется поперечная перегородка (*septum transversum*) (рис. 220, А; 221).

Эта перегородка перекрывает нижнюю часть прохода между перикардиальной полостью и главным целомом, но так, что сверху остается проем. У большинства позвоночных этот проем во взрослом состоянии закрыт; но у миксин, пластиножаберных и некоторых низших лучеперых рыб во взрослом состоянии наверху сохраняется небольшое отверстие, соединяющее перикардиальную полость и главный целом. У раннего зародыша зачаток печени, вытягиваясь вперед под кишкой, внедряется в поперечную перегородку и разрастается внутри нее, так что у низших позвоночных печень широко прикрепляется к этой перегородке передней стороной. Такое прикрепление по существу воспроизводится у раннего зародыша млекопитающих (рис. 221). У многих высших форм печень во взрослом состоянии опять оттягивается назад от поперечной перегородки, но продолжает соединяться с ней относительно тонкой **венечной связкой** (*ligamentum coronarium hepatis*).

У большинства групп тетрапод в связи с исчезновением функционирующих жабер и появлением шеи заметно изменилось относительное положение перикардиальной полости. Ее вытолкнуло назад, на дно грудной клетки, где она лежит, прикрытая снаружи коракоидами или грудиной, под скошенным передним концом главной полости тела. Над ней в паре целомических карманов лежат легкие. Полости, вмещающие сердце и легкие, разделяет **плевроперикардиальная перепонка** (*membrana pleuropericardialis*); она покрыта с обеих сторон целомическим эпителием и тянется вперед от верхнего края поперечной перегородки в качестве ее продолжения (рис. 220).

ГЛАВНАЯ ПОЛОСТЬ ТЕЛА. У большинства позвоночных после отделения перикардиальной полости остается единая обширная целомическая полость, занимающая вместе с заключенными в ней органами большую часть туловища. Брыжейки частично подразделяют ее на правую и левую половины.

Мы отмечали, что **вентральная брыжейка** обычно исчезает на большей части своей длины, но она целиком сохраняется у двоякодышащих и некоторых других рыб и присутствует на большей части своей длины у хвостатых амфибий. Короткий задний ее участок иногда сохраняется в виде связки, соединяющей мочевой пузырь с прямой кишкой. Однако впереди всегда сохраняется брыжейка, связанная с печенью, которая формируется в середине первичной вентральной брыжейки. Часть вентральной брыжейки, соединяющая желудок и печень, образует **желудочно-печеночную связку**, или **малый сальник** (*omentum minus*), а часть, которая находится ниже печени,— **серповидную связку** (*ligamentum falciforme hepatis*) (рис. 222).

Дорсальная брыжейка у раннего зародыша представляет собой простой единый продольный листок. Но на более поздних стадиях превращение кишки и ее выростов в систему дифференцированных органов приводит к соответствующему развитию особых отделов брыжейки. Термин **брыжейка** (*mesenterium*) помимо широкого значения, в котором мы им до сих пор пользовались, употребляется также и в узком смысле для обозначения только той части дорсального листка, которая поддерживает тонкую кишку (когда такой отдел кишки развит). Для других частей могут использоваться специальные термины, такие, как *mesocolon*, *mesorectum* и т. д. Особое значение имеет дорсальная брыжейка желудка, или **большой сальник** (*omentum majus*), поддерживающий желудок. Система дорсальных брыжеек изредка бывает сильно редуцирована,

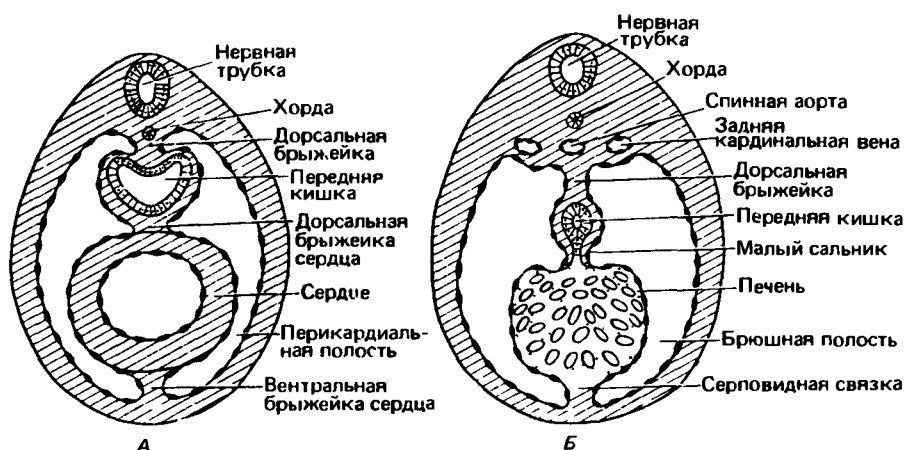


Рис. 222. Схемы поперечных разрезов зародыша амниот в области сердца (А) и печени (Б), на которых показано расположение брыжеек. (Из Agey, по Prentiss.)

однако она имеется у всех позвоночных, поскольку по этим брыжейкам артерии, лимфатические сосуды и нервы спускаются к кишке. У рептилий и млекопитающих дорсальная брыжейка остается непрерывной; однако у птиц и амфибий вдоль ее длины могут иметься бреши; у некоторых групп рыб она разбита на отдельные участки, а у взрослых круглоротых сохраняется лишь малая ее часть. У костистых рыб и тетрапод, у которых сформировалась извитая тонкая кишка, брыжейка, естественно, образует сложные складки, и ее части могут сложным образом сливаться друг с другом и облитерироваться («слипаться» со стенкой тела) (см. рис. 223, 226).

Желудок, присущий большинству групп челюстноротых, отклоняется к левой стороне тела, и та часть дорсальной брыжейки, которая образует большой сальник, отклоняется вместе с ним. В результате правая часть целомической полости в области желудка вторгается на левую половину тела. Это вторжение усиливается — особенно у млекопитающих — за счет того, что большой сальник (в который заключена селезенка), как правило, не спускается напрямик от дорсальной стенки тела к желудку, а провисает вниз слева от него (рис. 223). Естественно, что с вентральной стороны эта складка прикрыта расширенной печенью, связанной с желудком малым сальником. В результате эта часть правого целома по существу становится карманом, открывающимся направо над печенью — сальниковой сумкой (*bursa omentalis*). У многих низших позвоночных она не особенно развита и может широко открываться на правую сторону.

Сверху в полость тела могут вдаваться различные образования, не принадлежащие пищеварительной системе (см. рис. 2, Г; 302). Семенники и яичники, формирующиеся из половых складок зародыша, обычно выпячиваются в полость тела, окруженные ее брюшиной, и могут поддерживаться специальными брыжейками (соответственно *mesorchium* и *mesovarium*). Развивающиеся по бокам гонад почки зародыша тоже выпячиваются в полость тела в виде продольных вздутых складок; во взрослом состоянии почки в разной степени выдаются в целом с дорсальной стороны. Яйцеводы формируются в складках, образуемых почками, и могут в них и оставаться, но часто бывают подвешены на специальной парной брыжейке — *mesosalpinx*, или *mesotubarium*.

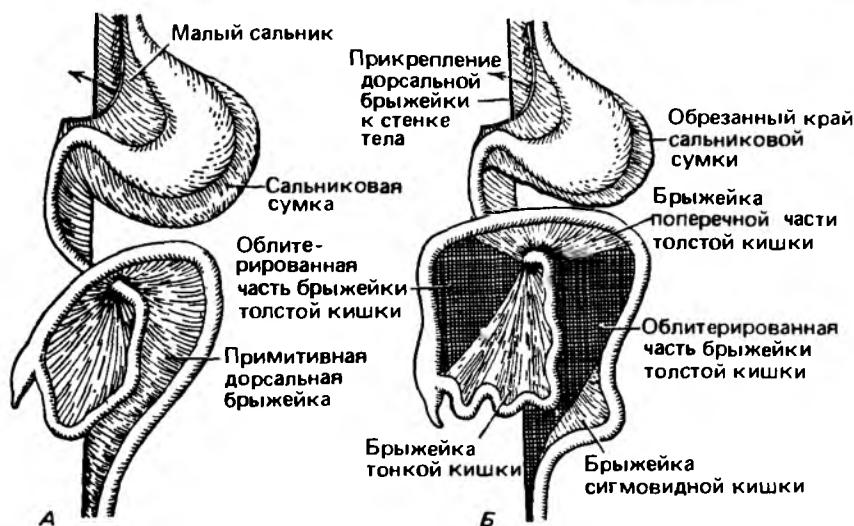


Рис. 223. Схематические изображения кишки и брыжеек млекопитающего (вид снизу). А. Зародыш. Б. Практически взрослое животное. На Б тонкая кишка изображена очень упрощенно. На А показана общая компоновка складок, которые образуют брыжейки из-за асимметричного положения желудка и изгибов кишки. Как показано на Б, эта складчатость может приводить к облитерации или слиянию частей брыжейки. На А сальниковая сумка имеет незначительные размеры; у многих млекопитающих увеличенная сумка должна была бы простирается на Б назад, закрывая значительную часть кишечника, но здесь она изображена коротко отрезанной. Выход из сумки в правую половину целома (сальниковое отверстие) показан стрелкой; двойная линия «над» стрелкой (т. е. вентральнее нее) — это обрезанный край малого сальника, прикрепившийся к печени. Изображения этих же структур сбоку см. на рис. 226. (Из Arey.)

ЛЕГОЧНЫЕ КАРМАНЫ. Легкие, присущие нескольким костным рыбам и тетраподам, выпячиваются из глотки назад вдоль обоих боков пищевода и простираются сзади внутрь полости тела. В ней они лежат над перикардиальной полостью по обе стороны от передней части брыжейки, называемой **дорсальным средостением** (*mediastinum dorsale*) и заключающей в себе пищевод. У низших тетрапод легкие обычно поддерживаются особой парой брыжеек — **легочными складками**, спускающимися вниз до соединения с верхней поверхностью печени слева и справа (рис. 224). Левая складка обычно слабо развита. Однако правая складка хорошо выражена у зародышей всех тетрапод и часто



Рис. 224. Поперечный разрез тела ящерицы в области легких (вид сзади); видны легочные карманы, разделенные брыжейкой, в которой проходит пищевод, и в них легочные складки. Левая легочная складка развита слабо; именно по правой складке задняя полая вена прокладывает себе путь от области задней кардинальной вены вниз к печени (см. т. 2, с. 177). (По Goodrich.)



Рис. 225. Схема поперечного разреза грудной области птицы, на которой показано подразделение целомической полости. Кроме перикардальной полости видны плевральные полости и целомические мешки, расположенные дорсальнее и вентральнее печени, основной целом, окружающий кишку, находится далее сзади и поэтому не попадает в разрез. На разрезе видны также грудные воздушные мешки (заштрихованы, как и полость легких) (По Goodrich)

остается в таком виде во взрослом состоянии. Ее сохранение связано с тем, что задняя полая вена использует ее, чтобы проложить себе кратчайший путь вниз внутрь печени и оттуда к сердцу (см. т. 2, с. 177).

У амфибий и большинства рептилий верхнепередние карманы, которые вмещают легкие, все еще являются частью общей полости тела. У некоторого числа рептилий — особенно у черепах — легкие в большей или меньшей степени погружены в верхнюю стенку тела, слабо выдаваясь или совсем не выдаваясь в целом. У остальных рептилий имеется частичная или даже — у крокодилов, некоторых ящериц и змей — полная перегородка, отделяющая карманы для легких от остального целома с образованием плевральных полостей, почти таких же, как у млекопитающих.

ЦЕЛОМ У ПТИЦ Сильное развитие воздушных мешков у птиц (см. т. 2, с. 61) связано со сложным подразделением полости тела, которое, по-видимому, повышает эффективность дыхательного аппарата (рис. 225). Перикард, конечно, образует отдельную переднюю камеру, а позади еще одна поперечная перегородка отделяет большую полость, вмещающую кишечник, почки и гонады. Между этими двумя отделами лежит область легких, печени и желудка, которая разделена на четыре пары полостей тремя парными перегородками, расположенными более или менее горизонтально. Самая верхняя пара перегородок включает два легких в отдельные плевральные полости; эта пара перегородок до некоторой степени похожа на диафрагму млекопитающих, которая будет описана ниже, но имеет независимое происхождение. Средняя пара перегородок — косые перегородки на рис. 225 — оставляет над собой пару латеральных полостей, в которых находятся соединенные с легкими воздушные мешки (следовательно, они не являются настоящими целомическими полостями). Более вентрально по обе стороны от кишки простирается печень; здесь горизонтальные перегородки, идущие вдоль каждой половины печени, разделяют дорсальные и вентральные по отношению к этому органу целомические полости.

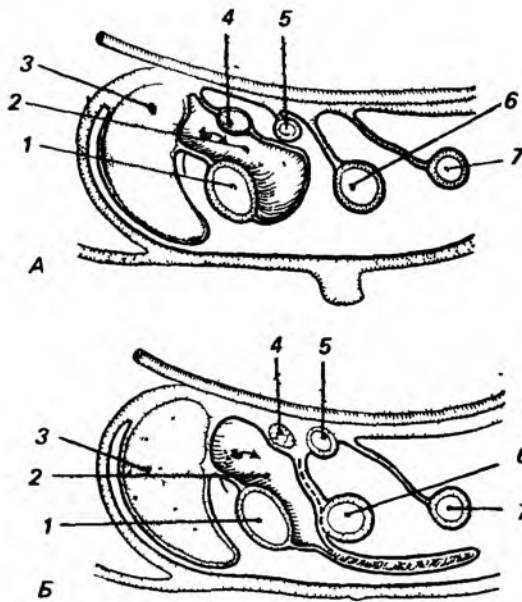


Рис. 226. Схемы строения сальника и его сумки у зародыша млекопитающего (А) и у взрослого млекопитающего (Б); продольные разрезы — вид с левой стороны; головной конец обращен влево. У зародыша сумка мала; вход в нее (сальниковое отверстие) показан стрелкой. У многих млекопитающих во взрослом состоянии (Б) дорсальная брыжейка желудка в качестве большого сальника превратилась в длинную складку. Кроме того, схемы показывают, как брыжейки кишки могут сливаться друг с другом (здесь брыжейка поперечной части толстой кишки сливается с большим сальником) или облитерироваться (как на схеме брыжейка двенадцатиперстной кишки). 1 — желудок; 2 — сальниковая сумка; 3 — печень; 4 — поджелудочная железа; 5 — двенадцатиперстная кишка; 6 — поперечная часть толстой кишки; 7 — тощая кишка. Аналогичные схемы, показывающие вид снизу, см. на рис. 223. (По Агеу.)

ЦЕЛОМИЧЕСКИЕ ПОЛОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ; ДИАФРАГМА (рис. 227). Совершенно иное строение приобрел целом у млекопитающих. Конечно же, у них отсутствуют воздушные мешки, характерные для птиц, и какое бы то ни было сложное подразделение главной полости тела, которое сопутствует их образованию. Основными признаками целома у млекопитающих являются: 1) высокий уровень развития сальниковой сумки и особенно 2) наличие плевральных полостей, отгороженных диафрагмой.

Мы отмечали присутствие у других позвоночных в разной степени развитого кармана правой целомической полости — сальниковой сумки — и связанное с этим видоизменение большого сальника. У млекопитающих этот карман сильно развит; большой сальник становится огромной складкой, простирающейся назад в качестве фартука над значительной частью вентральной поверхности брюшной полости (рис. 226). Вход в сумку (с правой стороны) почти закрыт; остается только маленькое сальниковое отверстие (*foramen epiploicum*), или отверстие Уинслоу (рис. 223).

У млекопитающих легкие заключены в пару плевральных полостей (*cava pleuralia*), находящихся в грудной клетке, и изолированных от главной брюшной (или перитонеальной) полости (*cavum peritoneale*) (см. т. 2, с. 64). Перегородка между грудной и брюшной частями целома называется диафрагмой

(diaphragma); движения этого частично мышечного образования вместе с движениями ребер лежат в основе характерного для млекопитающих механизма дыхания.

У взрослого млекопитающего диафрагма имеет вид относительно простой перегородки — сухожильной в центральной части, но имеющей мышечный слой по всей периферии; она проходит поперек тела позади от грудной клетки и спереди от печени и желудка и отделяет грудной отдел от брюшного. Несмотря на свою внешнюю простоту, диафрагма развивается сложным образом и имеет сложный состав; здесь этот вопрос будет освещен очень кратко.

В связи с формированием перикардиальной полости мы упоминали поперечную перегородку, развивающуюся позади от сердца и впереди от печени и отгораживающую эту полость от главного целома. Она является основным вентральным компонентом диафрагмы. У рептилий легкие находятся дорсальнее сердца, над верхним краем этой перегородки. В отличие от них у млекопитающих обширные карманы для легких разрастаются вниз по обе стороны от сердца. В результате плевральные полости могут смыкаться друг с другом вентрально под сердцем, так что между ними остается только срединный листок ткани — **вентральное средостение** (*mediastinum ventrale*), — соединяющий околосердечную сумку с вентральной стенкой тела (см. рис. 266). Для того чтобы отгородить эти обширные легочные карманы от брюшного целома в качестве плевральных полостей, диафрагме необходимы дополнительные компоненты (рис. 227). Ближе к средней линии проходы в карманы перекрываются мезодермальными складками, растущими вверх от дорсального края поперечной перегородки. От стенок тела врастают внутрь плевроперитонеальные перепонки (*membranae pleuroperitoneales*), которые перекрывают значительную часть проходов с боков, а в ходе дальнейшего разрастания легких сами стенки тела принимают участие в образовании частей диафрагмы, расположенных по периферии от исходных плевроперитонеальных перепонки. С каждой стороны некоторое время сохраняется наверху небольшое отверстие, которое перекрывается в последнюю очередь складкой дорсальной брыжейки или брыжейки, поддерживающей само легкое.

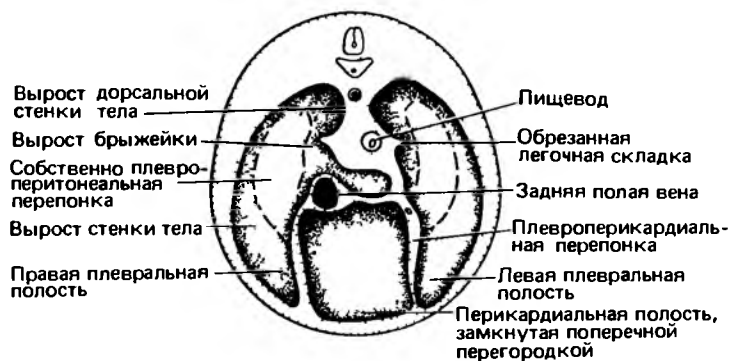


Рис. 227. Поперечный разрез диафрагмальной области зародыша млекопитающего (вид спереди). Сердце и легкие удалены, чтобы были видны задние стенки плевральных и перикардиальной полостей. Показаны различные составные части диафрагмы. На этой стадии перикардиальная полость все еще примыкает к вентральной стенке грудной клетки, тогда как позже между ними внедряются плевральные полости. (По Broman, Goodrich.)

Когда у рептилий, таких, как крокодилы, легочные карманы отделены от главного целома, перегородка состоит только из пленок брюшины и соединительной ткани. Напротив, диафрагма млекопитающих снабжена мышечным слоем, образованным поперечнополосатыми мышечными волокнами, подвластными произвольному управлению; этот мышечный слой, несомненно, является производным осевой мускулатуры (см. т. 1, с. 327), хотя его эмбриональное происхождение и не вполне изучено.

БРЮШНЫЕ ПОРЫ. У предков рыб, по-видимому, имелась пара маленьких брюшных пор (*pori abdominales*), связывающих целом с внешней средой в области клоаки (см. рис. 316). Такие отверстия имеются у большинства пластиножаберных и встречаются у некоторых костных рыб, хотя у большинства костистых рыб они утрачены. У тетрапод этих пор в большинстве случаев нет, но у черепах и крокодилов они сохраняются. У круглоротых пара похожих пор служит в качестве выходов для сперматозоидов и яйцеклеток; однако, поскольку они имеют не такое положение, как брюшные поры челюстноротых форм, их гомология находится под вопросом, и их часто называют половыми порами (*pori genitales*), а не брюшными. У всех челюстноротых функцию транспортировки половых клеток приняли на себя специальные протоки, и единственная функция, которую мы можем предположить для брюшных пор,— это выведение лишней жидкости из целомической полости.

Глава 11

РОТОВАЯ ПОЛОСТЬ И ГЛОТКА; ЗУБЫ, ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ

Пищеварительный тракт с его различными выростами и вспомогательными образованиями и по объему, и по значению занимает важное место в организме. Главные пищеварительные органы, включающие желудок и кишечник, образуют задние отделы этого тракта. В настоящей главе мы рассмотрим ротовой и глоточный отделы — «вводные» части пищеварительной трубки. Если не считать принятия пищи, они играют незначительную роль в питании, но имеют большое значение в других отношениях — в особенности для формирования органов дыхания и важных железистых образований.

РОТОВАЯ ПОЛОСТЬ

У человека ротовая полость выглядит как хорошо очерченный комплекс постоянных элементов, таких, как губы, зубы, язык и слюнные железы. Но при широком обследовании позвоночных оказывается, что эти образования сильно варьируют; каждый из привычных ориентиров может отсутствовать в той или иной группе. Помимо того что ротовая полость (*cavum oris s. buccale*) вворачивается навстречу глотке, о ней можно сделать лишь немного утверждений, справедливых для всех позвоночных.

РАЗВИТИЕ. В эмбриональном развитии отверстие из ротовой полости в глотку появляется поздно. У позвоночных с мезолецитальными яйцами кишка зародыша может рано открываться сзади бластопором, примерно гомологичным анусу взрослого животного, но передний конец первичной кишки всегда долго остается слепым. Этот слепой конец (рис. 228, А; 271) соответствует будущей глотке. Сверху и спереди от глоточного отдела рано появляется расширенный головной мозг и соответственно расширенный головной отдел. Голова загибается вниз над поверхностью наполненного желтком тела или желточного мешка, и под ней образуется складка или карман из эктодермы — первичная ротовая полость, или *стомодеум* (*stomodeum*). Своим дном эта складка примыкает к переднему, или глоточному, концу кишечной трубки. В этом месте долго сохраняется разделяющая их перепонка. В конце концов она разрушается; ротовая полость и глотка соединяются, и пищеварительная трубка приобретает переднее отверстие. Эпителии этих двух отделов соединяются друг с другом, и их трудно или невозможно разделить на более поздних стадиях. Однако в общем ясно, что глотка в основном, если не полностью, выстлана энтодермой, а эпителий ротовой полости представляет собой эктодерму — по существу продолжение эпидермиса кожи.

Зародышевая кишечная полость позвоночных — первичная кишка, или архентерон — давно признана гомологом пищеварительной полости взрослых кишечного-

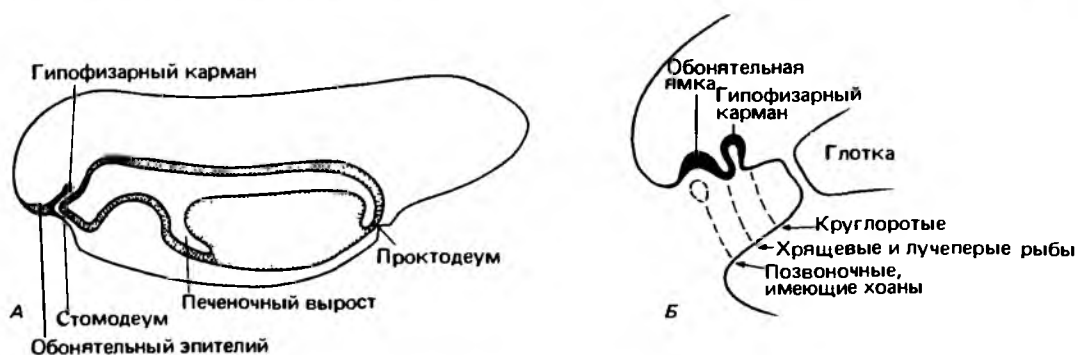


Рис. 228. А. Схема личинки амфибии (примерно на стадии, представленной на рис. 83, Д) в сагиттальном разрезе; на схеме показаны расположение энтодермы (область, покрытая точками) и ее соотношения со структурами ротовой области. Б. Схема, показывающая относительное положение краев рта у разных групп позвоночных (см. текст).

полостных и многих других примитивных типов беспозвоночных животных. У этих форм во взрослом состоянии кишка имеет только одно отверстие, которому у позвоночных обычно приравнивают бластопор зародыша и анус взрослого животного. Но у более высокоорганизованных типов беспозвоночных — кольчатых червей, моллюсков, членистоногих и т. д. — в качестве прогрессивного признака образовалось второе отверстие; онтогенетическое развитие позвоночных показывает, что они, по-видимому, прошли сходный путь эволюции. У иглокожих, как и у позвоночных, это вторичное отверстие является ртом; у других, только что упомянутых групп, наоборот, бластопор становится ртом, а вторичное отверстие — анусом.

ГРАНИЦЫ РОТОВОЙ ПОЛОСТИ. Протяженность ротовой полости у разных групп позвоночных очень различна (рис. 228, Б). Априори можно было бы ожидать, что ротовая полость взрослого животного будет примерно соответствовать по протяженности стомодеуму зародыша, образованному из свернувшейся эктодермы. Задняя граница ротовой полости взрослого животного является по определению границей между стомодеумом и кишкой зародыша, но она может быть неразличимой, и вместо нее могут использоваться условные ориентиры. Однако имеют ли передние, наружные края ротовой полости неизменное положение? Включает ли ротовая полость всегда одинаковую часть ткани стомодеума? Отнюдь нет.

В крыше стомодеума всегда присутствуют два хороших ориентира. Около наружного края этой воронки под увеличивающимся передним мозгом у зародыша находится обонятельная область — пара эктодермальных ямок или утолщений у большинства позвоночных и непарная ямка у круглоротых. Более каудально в крыше потенциальной ротовой полости имеется срединная ямка — гипофизарный карман (карман Ратке); позже он замыкается, и его эпителий формирует главную часть гипофиза, помещающегося под головным мозгом. У взрослых хрящевых и лучеперых рыб обонятельные мешки открываются вне ротовой полости, а участок, из которого развивается гипофизарный карман зародыша, лежит в ней весьма глубоко; таким образом, края челюстей, ограничивающие ротовую полость, находятся между этими двумя ориентирами. У типичных



Рис. 229. Сагиттальный разрез головы личинки миноги. На этой стадии обонятельная ямка и гипофизарный карман все еще имеют вентральное положение (см. рис. 256).

кистеперых (и, возможно, также у двоякодышащих) и всех тетрапод ситуация иная. Края челюстей образуют поперечный мостик под обонятельными мешками, поэтому возникают как наружные, так и внутренние ноздри. Следовательно, ротовая полость у них более обширная, чем у большинства рыб.

Противоположная ситуация наблюдается у круглоротых. Миноги и миксины имеют хорошо выраженную ротовую полость; но данные, полученные при изучении зародышевого развития, показывают, что она соответствует только глубоким частям ротовой полости других позвоночных. У личинки круглоротых (рис. 229) обонятельная ямка и гипофизарный карман находятся в стомодееме, примерно как у других позвоночных. Но в ходе увеличения размеров зародыша дифференциальный рост приводит к перемещению и ноздри, и отверстия кармана (они тесно связаны) вперед и вверх на наружную поверхность головы у миксин (см. рис. 17), а у миног — высоко на дорсальную поверхность, далеко от рта взрослого животного (рис. 256). Большая часть наружной поверхности головы миног, таким образом, покрыта эктодермой, которая у челюстноротых лежит внутри ротовой полости.

У большинства позвоночных края ротовой полости оформлены губами (*labia*) — мягкими и пластичными образованиями из эпидермиса и соединительной ткани. У круглоротых ротовое отверстие круглое (особенность, которой эта группа обязана своим названием); у миксин по краям его располагаются чувствительные щупальцы, а у миног его кольцевой край образует присоску, при помощи которой животное прикрепляется к своей добыче (рис. 256). У многих костистых рыб у краев рта находятся чувствительные усики, но губы у рыб, амфибий и рептилий обычно представляют собой небольшие и мало значимые кожные складки, находящиеся снаружи от зубов и челюстей. Отложения кератина в эпителии могут превращать губы в роговой клюв, как у черепах, птиц и некоторых млекопитающих (и еще некоторых вымерших групп). У типичных млекопитающих губы сильно развиты, отделены глубокими канавками от краев челюстей и приобрели подвижность благодаря появлению лицевой мускулатуры, свойственной только этому классу. Задний конец ротовой щели между верхней и нижней губами у млекопитающих (в отличие от многих нижестоящих позвоночных) обычно находится заметно впереди от челюстного сустава, за счет чего образуется покрытая кожей щека (*bucca*), также содержащая лицевые мышцы; сходные мышечные щеки, по-видимому, также присутствовали у многих птицеподобных динозавров. У некоторых грызунов и обезьян Старого Света емкости, находящиеся под щеками, расширились, образовав защечные мешки, пригодные для запасаания пищи. У гоферовых (*Geomys* и др.) в этой области развились огромные мешки, которые, однако, являются наружными карманами — они выстланы волосами и открываются на поверхность, а не в ротовую полость.



Рис. 230. Крыша ротовой полости у хвостатой амфибии (А), ящерицы (Б) и млекопитающего (собаки) (В); показано, в частности, положение хоан.

НЁБО. У типичных рыб крыша ротовой полости является довольно плоской и в ней не имеется никаких отверстий (после того, как закрылся гипофизарный карман зародыша). Однако у некоторых мясистолапастных и у амфибий около переднебоковых краев крыши имеется пара отверстий — хоаны (choanae), или **внутренние ноздри**. У амфибий (рис. 230, А) нёбо почти плоское, но у рептилий (рис. 230, Б) и птиц для более независимого прохождения воздуха оно образует свод и имеет пару продольных нёбных складок, ограничивающих снизу ход, ведущий от хоан через ротовую полость, над языком назад, в глотку. У крокодилов и млекопитающих (рис. 181, 191, В; 230, В; 231) этот воздушный проход полностью изолирован от ротовой полости благодаря образованию костного вторичного нёба, упомянутого при обсуждении черепа; это «твёрдое нёбо» у млекопитающих переходит сзади в толстое мягкое нёбо (*palatum molle*) (рис. 230, В; 231). У некоторых рептилий вомероназальные органы (см. т. 2, с. 209) стали открываться на нёбе независимо от хоан; эти органы сохраняются у большинства млекопитающих и у некоторых из них открываются в ротовую полость сквозь вторичное нёбо посредством передних нёбных (или резцовых) отверстий.

Нёбо и ротовая полость вообще обычно выстланы многослойным плоским эпителием. У современных амфибий этот эпителий ресничный; непосредственно под ним располагается густая сеть капилляров, поэтому он часто функционирует в качестве важного дыхательного органа. У костных рыб, амфибий и рептилий часто имеются нёбные зубы. У млекопитающих на нёбе нередко находятся поперечные гребни ороговевшего эпителия, которые помогают манипулировать пищей; они сильно развиты у большинства копытных и хищных. У не имеющих зубов усатых китов (*Mysticeti*) эти гребни превратились в длинные параллельные пластины рогового «китового уса», свисающие в ротовую полость; с помощью бахромы на краях этих пластин киты отфильтровывают из морской воды мелкие организмы, которые и составляют пищу этих гигантских млекопитающих (рис. 232).

ЯЗЫК. У рыб нижние концы жаберных дуг вместе с их мускулатурой идут вперед между ветвями нижней челюсти в дно ротовой полости. У многих костистых рыб эти части дуг несут зубы, которые работают в паре с нёбными;



Рис. 231. Сагиттальный разрез головы и шеи макака-резуса (По Geist)

однако у других рыб дно ротовой полости относительно гладкое. Движения жаберного аппарата могут поднимать и опускать его, но у рыб редко имеется какая-либо структура, сравнимая с языком. У миног это название дано выдвигаемому ротовому органу, несущему роговые «зубы», которыми животное соскабливает плоть своей добычи (рис. 256), но он, конечно, не гомологичен настоящему языку, а развился параллельно.

В воде манипулировать пищей во рту относительно просто; на суше с пищевыми объектами обращаться труднее. С редукцией жабер у тетрапод появилась возможность по-другому использовать жаберные дуги и их мышцы и развился подвижный язык, характерный для большинства наземных позвоночных. Мускулатура языка, как мы отмечали, происходит из гипобранхиальной мускулатуры; у своего основания язык укреплен скелетом — подъязычным аппаратом — образованным из ряда видоизмененных элементов жаберных дуг (не только гиоидной — подъязычной — дуги).

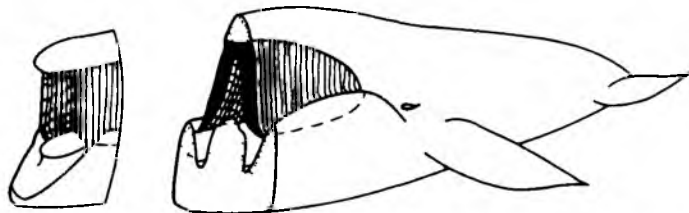


Рис. 232 Усатый кит, у которого передняя часть морды отделена, чтобы был виден «китовый ус» — роговые пластины, свисающие с крыши ротовой полости Китовый ус эластичен и отгибается назад, когда рот закрыт, таким образом, насколько бы он ни был открыт, эти пластины располагаются так, что позволяют отцеживать из воды мелкие организмы (На основании различных рисунков, сделанных Pivovunas)

Помимо того что язык обычно используется для манипулирования пищей, он имеет различные второстепенные функции: у млекопитающих он является главным носителем вкусовых луковиц; у человека — органом речи; у собак и других хищных со слабо развитыми потовыми железами язык играет важную роль в терморегуляции. У многих групп язык удлиняется и служит органом, помогающим активно собирать пищу, особенно насекомых. Некоторые бесхвостые амфибии лишены языка, однако у распространенных видов лягушек и жаб имеется длинный язык (закрепленный спереди и свободный сзади) с липким кончиком; выбрасывая такой язык, эти животные эффективно ловят пролетающих мимо насекомых. Хамелеон может молниеносно выстреливать и втягивать свой язык для той же цели. Среди млекопитающих несколько форм, питающихся термитами, и муравьеды имеют длинный липкий язык; их язык во многом видоизменился, в частности приобрел мышцу *m. sternoglossus*, идущую в него напрямую от грудины. Язык хорошо развит у змей и некоторых ящериц и может использоваться ими (о чем будет сказано ниже) как вспомогательный обонятельный орган; вместе с тем он слабо развит у черепах и крокодилов. У дятлов язык чрезвычайно удлинен. В некоторых случаях медленное расширение или высовывание языка может осуществляться путем наполнения кровеносных синусов или лимфатических мешков, но быстрое вытягивание языка может выполняться только мышцами. У птиц вытягивание языка (очень длинного у колибри и особенно у дятлов) осуществляется посредством выдвигания чрезвычайно удлиненных рожков, образованных I жаберной дугой, при сокращении мышц этой дуги. При движении назад эти гибкие стержни огибают череп сзади и сверху, заходя концами в предглазничную область.

РОТОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ. У рыб и круглоротых во рту имеются многочисленные клетки, секретирующие слизь. Однако оформленные ротовые железы встречаются у них редко. Одним из немногих исключений является особая железа миноги, секрет которой препятствует свертыванию крови ее добычи.

У водных животных в основном сама вода помогает смачивать и заглатывать пищу. У тетрапод, живущих на суше, появляются слюнные железы (однако они вторично редуцируются в тех группах, которые вернулись к водному образу жизни). Такие железы обычно секретируют муцин и более жидкое вещество, составляющие слюну.

У амфибий на языке, как правило, находятся слизистые железы, а в передней части нёба в норме имеется крупная срединная межчелюстная железа (*glandula intermaxillaris*). Рептилии имеют ряд маленьких слизистых желез вдоль губ, на нёбе, на языке и под ним. Ядовитые железы змей и ядозубов (единственного рода ядовитых ящериц) представляют собой видоизмененные слюнные железы; выходное отверстие такой железы находится у основания ядовитого зуба, и яд из нее проходит в рану через канал или желобок в этом зубе. Такие железы нужны для овладения жертвой, а их использование в качестве средства защиты, несомненно, является вторичным. Многие птицы, особенно питающиеся в воде, почти лишены ротовых желез, но у других птиц может иметься множество слизистых желез, и в некоторых случаях слизь используется при постройке гнезд. Сильно развитые слюнные железы характерны для млекопитающих; наиболее крупными являются околоушная (*glandula parotis*), нижнечелюстная (*glandula submandibularis*) и подъязычная (*glandula sublingualis*)

железы, лежащие в щечной области и открывающиеся в ротовую полость сверху и снизу посредством длинных протоков. Некоторые землеройки, подобно многим змеям, используют слюнные железы как ядовитые. В большинстве случаев слюнные железы не выделяют химически активных веществ; но у некоторых бесхвостых земноводных, многих птиц и большого числа млекопитающих (включая человека) в слюне содержится фермент **птиалин**, начинающий переваривание крахмала. В ней могут также содержаться незначительные количества других ферментов, но настоящее пищеварение у низших позвоночных, по-видимому, приурочено только к более задним отделам пищеварительной трубки.

ЗУБНАЯ СИСТЕМА

Зубы (*dentes*) в действительности являются видоизмененными частями покровных скелетных образований, однако их уместно обсудить здесь, потому что они «обитают» в ротовой полости. Зубы неизвестны у низших хордовых и бесчелюстных, как современных, так и ископаемых (круглоротые, как и личинки бесхвостых амфибий, имеют роговые, похожие на зубы образования, но они отличаются от настоящих зубов и по строению, и по происхождению). По-видимому, зубы образовались одновременно с появлением челюстей из зубчиков покровных пластин, расположенных по краям рта. Наличие зубов сделало челюсти пригодными для кусания; этот новый тип аппарата питания предопределил современный расцвет челюстноротых.

СТРОЕНИЕ ЗУБА (рис. 233). В своем простейшем виде зубы являются коническими образованиями; такие зубы можно видеть у многих рыб и рептилий и в передней части зубного набора млекопитающих. Однако часто зубы приобретают более сложную форму; особенно примечательны зубы, у которых вершина более или менее уплощена и образует **коронку** (*corona dentis*) для раздавливания и пережевывания пищевых объектов. Внутри зуба находится **пульпарная полость**, заполненная мягким материалом, в котором находятся мелкие кровеносные сосуды и нервы. Зуб может иметь один или несколько **корней** (*radices dentis*) — отростков, с помощью которых он прочно укрепляется в челюсти. У млекопитающих выход в основании зуба из пульпарной полости обычно бывает сужен в виде **канала корня** (*canalis radialis dentis*), через который проходят кровеносные сосуды и нервы.

Основными материалами, из которых построен зуб, являются эмаль (или эмалеподобное вещество) и дентин. **Эмаль** (*enamelum*) в том виде, в каком она представлена у млекопитающих, — это исключительно твердый, блестящий материал, обычно покрывающий тонким слоем поверхность выступающей части зуба. Она почти полностью лишена органического вещества. У млекопитающих две трети ее объема составляют длинные призмы фосфата кальция, ориентированные своими длинными осями перпендикулярно поверхности; остальная ее часть в основном представлена сходным материалом, заполняющим промежутки между призмами. **Дентин** (*dentinum*) образует толщу зуба. По химическому составу он почти идентичен кости; около двух третей его вещества — это отложения разновидности фосфата кальция в волокнистом матриксе. Однако по строению дентин млекопитающих заметно отличается от кости. В толще типичного денти-

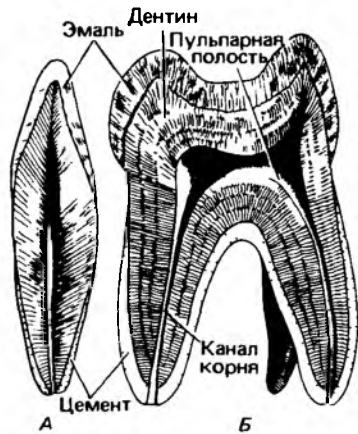


Рис. 233. Разрезы резца (А) и коренного зуба (Б) млекопитающего. (По Weber.)

на клеточные тела отсутствуют; вместо этого клетки — **одонтобласты** — подстилают дентин со стороны пульпарной полости. От них наружу сквозь дентин идут длинные тонкие параллельные отростки. У млекопитающих зубы сидят в глубоких ячейках (альвеолах) и прочно прикреплены к костям челюстей губчатым костеподобным материалом — **цементом** (cementum).

В строении зуба существует множество вариантов, отличающихся от описанного, типичного для млекопитающих. У многих млекопитающих эмаль не образует сплошной поверхностный слой, а пронизана канальцами, достигающими поверхности зуба; у рептилий она не имеет призматического строения. Далее, многие исследователи считают, что твердый блестящий материал, почти всегда покрывающий зубы низших позвоночных, не является настоящей эмалью. Настоящая эмаль формируется эктодермальными клетками; процесс этот будет описан ниже в этом разделе. Но у рыб и некоторых земноводных, по утверждению ряда авторов, наружный блестящий слой, как и дентин, формируется мезодермой, поэтому его описывают просто как твердый наружный слой последнего — **витродентин**. Однако окончательно этот вопрос не решен. У некоторых форм питательные вещества дентину поставляют капилляры, а не отростки одонтобластов, лежащих в пульпарной полости; одонтобласты могут находиться в толще дентина. Эти и другие различные типы дентина имеют свои названия, например **вазодентин**, **остеодентин** и т. д. У некоторых низших позвоночных зубы, как и у млекопитающих, сидят в глубоких ячейках, но почти никогда не имеют по несколько корней, присущих щечным зубам млекопитающих; такое прикрепление называется **текодонтным** (рис. 234). Однако чаще ячейка бывает неглубокой, и зуб с костью челюсти связывает материал, подобный цементу. У некоторых форм (гаттерии и большей части костистых рыб) зубы крепятся к наружной поверхности или к кромке челюсти — это так называемый **акродонтный** тип прикрепления. Третьим вариантом является распространенное у ящериц **плевродонтное** прикрепление, при котором зуб крепится одним боком к внутренней поверхности челюсти. У акул в отсутствие костной тка-



Рис. 234. Схемы разрезов нижних челюстей рептилий, показывающие различия между текодонтным (А), плевродонтным (Б) и акродонтным (В) типами прикрепления зуба.

ни зубы прикреплены к хрящам челюстей связками; связочное прикрепление наблюдается также у некоторых костистых рыб, а также у ящериц и змей.

РАСПОЛОЖЕНИЕ ЗУБОВ. Среди позвоночных, имеющих зубы, у двух полярных групп — млекопитающих, стоящих наверху эволюционной лестницы, и у акул, стоящих у ее основания, — функционирующие зубы расположены только вдоль краев верхней и нижней челюсти. Такие краевые зубы можно найти по крайней мере у некоторых представителей каждого класса челюстноротых, и они обычно являются наиболее важными элементами зубной системы.

Однако следует отметить, что во многих группах зубы никоим образом не ограничены в своем расположении краями челюстей. Где бы ни находилась эктодерма (или даже энтодерма, как будет отмечено ниже), везде можно найти зубы или зубоподобные кожные образования¹. Ротовая полость выстлана эпидермисом, происходящим из кожной эктодермы, и у большого числа костных рыб, амфибий и рептилий в ротовой полости имеются зубы внутри от краевого ряда. У многих представителей этих групп зубы располагаются на костных элементах нёба, на парасфеноиде, лежащем в основании мозговой коробки, и на внутренней поверхности нижней челюсти. У многих рыб и амфибий некоторые зубы, расположенные на нёбе, имеют большие размеры и могут образовывать ряд, параллельный краевым зубам (см. рис. 167, Б; 168, Г). Мы уже отмечали тот факт (см. т. 1, с. 275), что верхняя челюсть акул не гомологична краевым костям верхней челюсти костных рыб и тетрапод, а соответствует элементам нёба. Это позволяет предположить, что краевые зубы акул на самом деле не сопоставимы с краевыми зубами вышестоящих позвоночных, а гомологичны нёбному ряду зубов других групп. У костистых рыб верхнечелюстная кость не имеет зубов, а иногда исчезают и все краевые зубы. Взамен сильно развиваются зубы во внутренних частях ротовой полости, а также глоточные зубы, расположенные на различных элементах висцеральных дуг.

РАЗВИТИЕ И СМЕНА ЗУБОВ. Закладка зубов в эмбриогенезе начинается с впячивания эктодермы. В случае краевых зубов (на которых было сделано большинство эмбриологических исследований, причем фактически почти все наши знания в этой области основаны на данных по свиньям) это впячивание представляет собой непрерывную складку вдоль всей челюсти — зубную пластинку, в которой развиваются отдельные зубные зачатки (рис. 235). На более поздних стадиях развития зубная пластинка редуцируется и теряет связь с поверхностью ротовой полости. Однако в глубине челюсти обычно сохраняется тяж ткани, соединяющий расположенные друг за другом вдоль челюсти зубные зачатки. Как вскоре станет ясно, это продольное соединение зубных зачатков имеет важное значение для смены зубов. Если предстоит непрерывная смена зубов в течение всей жизни, что наблюдается у большинства низших позвоночных, то материал зачатков не используется в формировании зубов сразу. В этом случае зубные зачатки остаются спрятанными весьма глубоко от поверх-

¹ Вне ротовой полости зубы (или, в известном смысле, крупные зубоподобные плакоидные чешуи — такие чешуи и зубы фактически идентичны) имеются у рыбы-пилы (*Pristis*) и пилоносной акулы (*Pristiophorus*) — пластиножаберных с длинным, тонким, выступающим вперед рострумом, который и несет на обоих краях по длинному ряду зубов. Вместе с тем на значительной части внутренней поверхности ротовой полости у пластиножаберных могут располагаться очень мелкие чешуи или зубы.

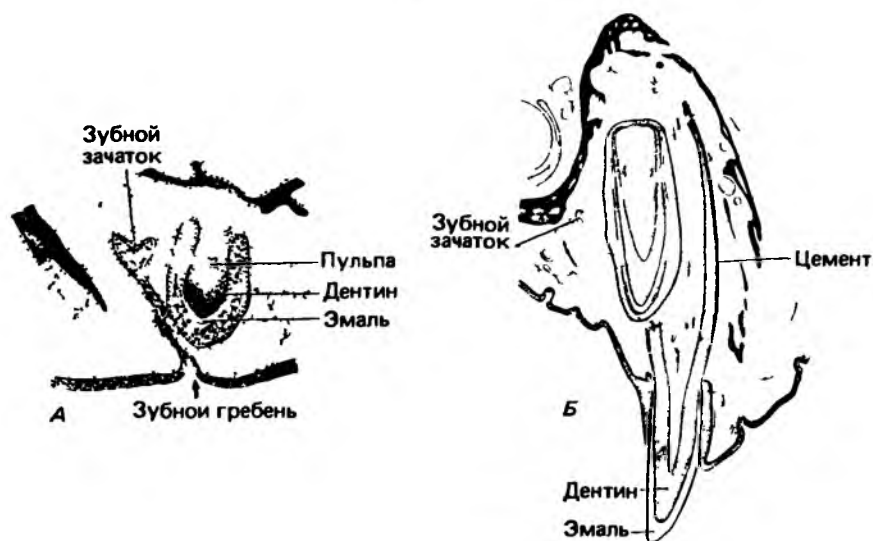


Рис. 235 Два разреза верхней челюсти крокодила, показывающие развитие зуба у низших тетрапод. А Зародыш, развивается первый зуб, а материал зачатка остается в резерве на свободном крае зубного гребня. Б Взрослое животное, зуб функционирует, но происходит резорбция внутренней стороны его корня, где уже идет формирование следующего, сменяющего зуба. Сохраняется зачатковый материал для последующих зубов (По Rose)

ности челюсти, а сменяющие друг друга зубы образуются из фрагментов ткани, которые отпочковываются от зачатков и постепенно перемещаются к поверхности. Эти эктодермальные зубные почки обычно имеют форму колпачка или чашечки, открытой в сторону основания и намечающей форму коронки будущего зуба. На вогнутой поверхности расположены особые клетки — амелобласты, которые по крайней мере у высших позвоночных секретируют эмаль; по этой причине зубную почку часто называют эмалевым органом. Едва ли это удачный термин, потому что образование эмали является в лучшем случае второстепенной функцией эктодермальной зубной почки. Внутри углубления почки скапливаются мезенхимные клетки — одонтобласты, которые происходят из нервного гребня. Они образуют пульпу эмбрионального зуба — зубной сосочек (*papilla dentis*), — с которой приобретают связь мелкие кровеносные сосуды и нервы. По-видимому, под воздействием эмалевого органа одонтобласты приступают к отложению дентина. В конце развития они становятся клетками пульпарной полости. Когда зуб принимает окончательную форму, он проталкивается к поверхности и прорезается, приобретая рабочее положение. У форм с непрерывной сменой зубов каждый зуб в конце концов подвергается резорбции у своего основания и выпадает. Тем временем одна или несколько следующих почек уже сформировались из материала того же зачатка и проталкиваются наружу для замены выпавшего зуба.

Определяющее значение эктодермы и нервного гребня на ранних стадиях развития зуба согласуется с нашими общими представлениями о филогенетическом происхождении зубов. Давно было замечено, что зубы и кожные зубчики акул (см. рис. 112) в сущности сходны по своей природе и, следовательно, эти структуры, по-видимому, гомологичны. Выстилка ротовой полости и кожа, покрывающая тело, имеют сходное происхождение — обе они формируются из

эктодермы и скапливающейся под ней соединительной ткани. Следовательно, можно ожидать, что в них могут возникать гомологичные образования.

Когда-то считали, что зубы произошли непосредственно от обособленных кожных зубчиков, которые у предков рыб располагались на краях рта поверх формирующихся челюстей. Наши современные представления, согласно которым примитивные рыбы обладали наружным панцирем, требуют, чтобы эта гипотеза была пересмотрена. Выше отмечалось, что поверхность пластин, защищавших тело примитивных рыб (рис. 111, А), часто была орнаментирована бугорками, похожими как на зубчики акул, так и на примитивные зубы. Кожные зубчики современных акул, о чем уже говорилось, по-видимому, являются последними остатками этих пластин; более глубокие слои, если можно так сказать, растаяли в ходе эволюции. Когда у предков рыб формировались челюсти, вдоль их краев располагались покровные пластины. Имевшиеся на этих челюстных пластинах зубчики стали зубами. Таким образом, зубы и кожные зубчики в современных концепциях по-прежнему считаются гомологичными. Однако зубы не происходят из обособленных зубчиков; и те, и другие являются видоизмененными производными бугорков, находившихся на покровных пластинах законченных в панцирь предковых позвоночных.

Одонтобласты и костные клетки сходны по своим свойствам и формируют сходные твердые скелетные ткани с той разницей, что в типичных случаях костные клетки помещаются внутри ткани, которую они формируют, тогда как одонтобласты располагаются по поверхности. Но у древних бесчелюстных и рыб клетки, формирующие дентин, часто бывают заключены в его толще, а у некоторых рыб кость не имеет замурованных клеток. По-видимому, филогенетически дентин возник как специализированный тип костной ткани; одонтобласты представляют собой специализированный тип костных клеток, являясь, как и многие остециты, производными нервного гребня зародыша.

Хорошо известно, что у млекопитающих смена зубов состоит только в появлении «постоянных» зубов вместо «молочных» в передней части рта. У большинства других позвоночных ситуация сильно отличается. О смене зубов, находящихся на нёбе и внутренней стороне нижней челюсти у многих костных рыб, амфибий и рептилий, известно мало. А имеющиеся у различных рыб и рептилий крупные зубные пластинки если и сменяются, то смена их выражена слабо. Однако главные, краевые зубы у большинства рыб, амфибий и рептилий сменяются в течение всей жизни. Зубы постоянно формируются в глубине тканей из зубных зачатков; они увеличиваются в размерах, прорезаются, функционируют и вскоре в результате резорбции их оснований или разрыхления их соединения с челюстью отваливаются и замещаются новым поколением зубов.

У многих рыб, амфибий и рептилий зубной ряд внешне выглядит беспорядочным — старые, зрелые и молодые, недавно прорезавшиеся зубы разбросаны вдоль челюсти как-будто случайным образом (рис. 236). На самом деле в этом кажущемся хаосе существует порядок. Смена происходит любопытным способом, который гарантирует непрерывное функционирование зубной системы вопреки частой замене отдельных изношенных зубов. Зубы и зубные зачатки в каждом зубном ряду как бы организованы в две группы — «четных» и «нечетных». Можно найти такую стадию, на которой в данной части челюсти функционируют, например, нечетные зубы; между ними на месте четных зубов нахо-

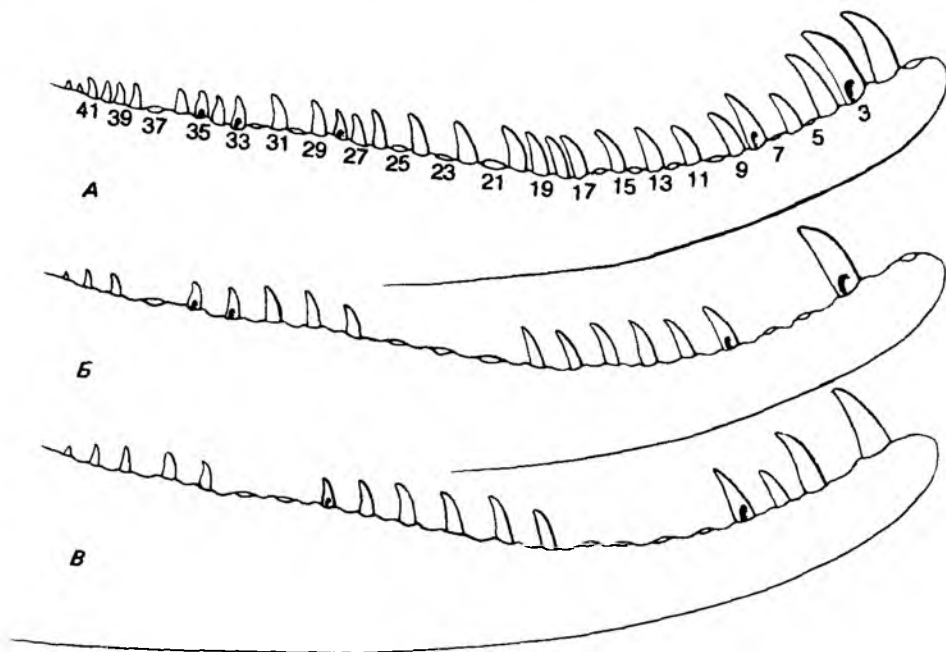


Рис. 236. Нижняя челюсть примитивной ископаемой рептилии (*Ophiacodon*) с внутренней стороны, иллюстрирующая чередование в смене зубов нечетного и четного рядов. Пропуски в зубном ряду на первый взгляд кажутся случайными (А); однако при отдельном рассмотрении этих двух рядов (см. Б и В) становится понятно, что в пределах каждого из них укладывается несколько волн замещения, которые правильно чередуются. У некоторых зубов — 3, 8, 28, 33, 35 — наблюдается резорбция корня, и им вскоре предстоит выпасть.

дятся ячейки, под которыми происходит формирование новых зубов. Позже этот участок будет иметь состояние, при котором оба набора зубов присутствуют одновременно, но нечетный набор имеет следы старения и износа. Еще чуть позже нечетные зубы выпадут, оставив четный набор функционировать, и т. д. Этот отлаженный механизм гарантирует, что на любом участке в любой момент времени будут функционировать по крайней мере некоторые зубы.

Такое замещение происходит как бы волнами, проходящими вдоль ветвей челюстей — в данный момент времени на одних участках ветви может функционировать «четный» набор, а на других — «нечетный». Еще больше запутывает картину тот факт, что на таком участке челюсти с «нечетными» или «четными» зубами самые старые в группе зубы часто находятся сзади, а самые молодые — спереди. Это наводит на мысль, что волна формирования зубов проходит сзади вперед. Но в справедливость этого трудно поверить: обычно развитие образований любого типа у позвоночных распространяется спереди назад, что, безусловно, относится и к зубам млекопитающих. Как разрешить эту загадку? В чем состоит реальный принцип управления этой планомерной сменой? Одна из разумных гипотез такова: смена зубов является результатом наложения волн стимуляции, которые распространяются (как и положено) от переднего конца зубного ряда к заднему, а чередование в появлении «нечетных» и «четных» зубов обусловлено просто величиной интервалов между следующими друг за другом волнами.

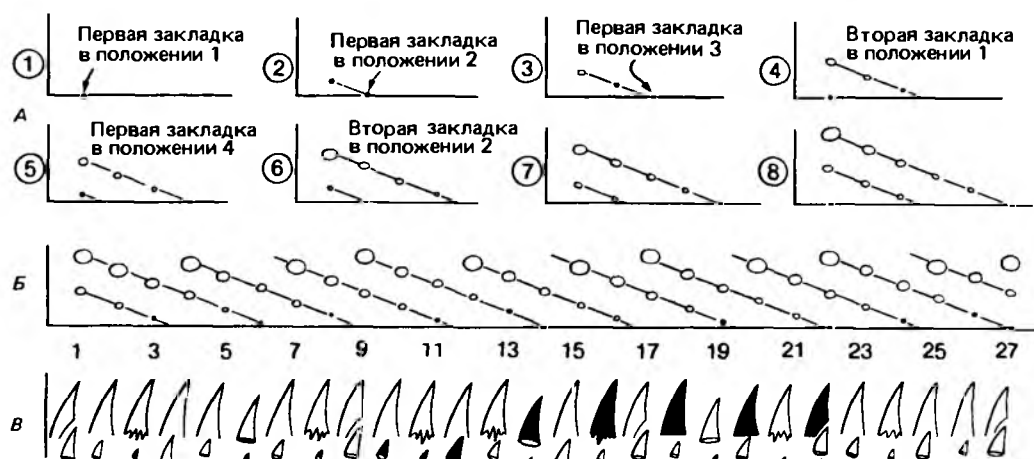


Рис. 237. Схемы (обсуждаются в тексте), показывающие последовательность смены зубов у типичных низших позвоночных. (По Edmund.)

Такая ситуация схематически показана на рис. 237. На А и Б горизонтальными отрезками изображен сохраняющийся у многих позвоночных тяж ткани, который соединяет расположенные друг за другом зубные зачатки, а вертикальными отрезками показано расстояние от горизонта зубных зачатков до поверхности челюсти. На А1 импульс к формированию зубов возник в положении самого переднего зачатка и образовалась закладка зуба (схематически изображенная черной точкой). На А2 импульс дошел до положения следующего зачатка и заложился второй зуб; тем временем первый зародившийся зуб в положении 1 (изображенный маленьким кружком) несколько вырос и немножко сдвинулся вверх в направлении поверхности ротовой полости. Этот первый импульс продолжает перемещаться назад, вызывая закладку зубов в последовательных положениях; на схеме А8 под его воздействием образовался ряд зубов, из которых первый (изображенный большим кружком) уже достиг зрелого состояния. Но к этому моменту последовал второй импульс, отстающий от первого несколько больше, чем на два зубных зачатка, а третий в этот момент возник.

Если бы этот процесс продолжался, дефинитивная челюсть, очевидно, имела бы строение, показанное на Б, и выглядела бы сбоку, как на В. Здесь расположение старых, зрелых и молодых зубов и зубных закладок различных размеров на первый взгляд кажется беспорядочным; но, как мы только что видели, лежащий в основе принцип прост и четок. В только что разобранном примере мнимая последовательность в «нечетной» и «четной» группах (как в группе, выделенной черным цветом на В) направлена сзади вперед — обратно истинному процессу. Такая картина обусловлена (это может показаться парадоксом) тем, что интервал между импульсами по условию несколько превышал два промежутка между зубными зачатками. Если бы интервал составлял ровно два промежутка, нечетная и четная группы сменяли бы друг друга одновременно на всей челюсти. А если (боже упаси!) читатель захочет построить необходимые схемы, то он увидит, что, когда интервал между импульсами несколько меньше двух промежутков, в обеих группах получаются мнимые волны, проходящие спереди назад. Многие исследователи считают, что этот относительно простой механизм отражает действитель-

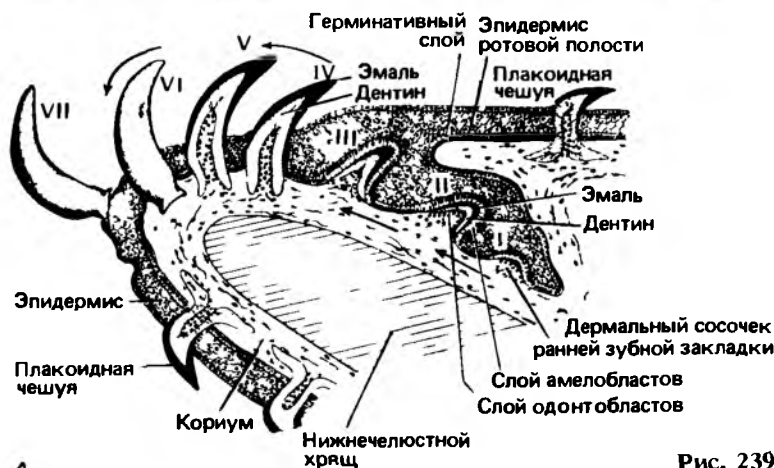


Рис. 238. Нижняя челюсть примитивной современной акулы *Heterodontus* (*Cestracion*) — разнозубой акулы Порт-Джексона из Тихого океана. Передние и задние зубы сильно различаются. Ряды сменяющих друг друга зубов формируются внутри тканей, лежащих на внутренней поверхности половин челюсти. (Из Dean.)

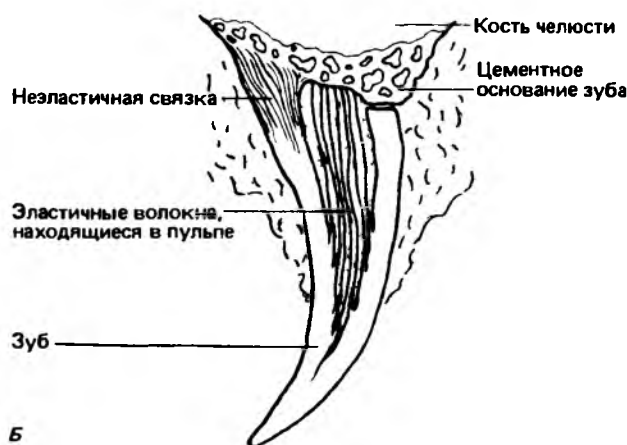
ное положение вещей; однако другие ученые разработали математические модели, которые объясняют наблюдаемые явления другими способами.

ЗУБЫ У РЫБ У низших хордовых и бесчелюстных позвоночных нет никаких зубов. Ранние ископаемые щитковые, по-видимому, добывали пищу путем фильтрации частиц из потока воды, проходящего через их жабры, или питались мягкими кормами; зубы не были нужны и не могли функционировать в отсутствие челюстей. Личинка миноги также является фильтратором. Взрослые миноги нападают на рыб и имеют вместо челюстей скребущий «язык». Он вооружен (как и ротовая воронка) коническими, острыми зубоподобными образованиями. Последние, однако, не являются настоящими зубами, а построены из ороговевшего эпителия. У вымерших панцирных рыб появились и зубы, и челюсти: у артродир иногда наблюдаются приросшие к челюстям зубы. Но, как правило, эти древние рыбы использовали для кусания острые режущие края самих костных челюстей.

Наиболее генерализованный тип зуба — это простой конус. У акул иногда встречаются зубы такого типа, но обычно они снабжены добавочными вершинами спереди и сзади. Однако часто зубы имеют вытянутое спереди назад основание и, таким образом, приобретают треугольную форму; передняя и задняя кромки могут быть острыми и зазубренными. У таких форм, как разнозубая акула Порт-Джексона (рис. 238), для раздавливания добычи с твердым панцирем развились уплощенные зубы, а у многих скатов образовалась состоящая из таких зубов дробящая батарея. У акул (рис. 239, А) зубы развиваются в мягких тканях на внутренней поверхности челюстей, и у высушенных экземпляров обычно можно целиком увидеть ряды сменяющих зубов (рис. 238); каждый зуб (обычно нечетные и четные привычным образом чередуются) постепенно сдвигается на край челюсти и в конечном счете выпадает. У многих скатов ускоренное развитие новых зубов используется для включения их в расширенную дробящую батарею, служащую для питания моллюсками. У химер, также в основном поедающих добычу с панцирем, зубная система, напротив, редуцирована до пары больших дробящих пластинок в верхней и в нижней (рис. 240, А) челюсти и второстепенной пары маленьких пластинок в верхней. Аналогичные образования имеются у двоякодышащих рыб (рис. 240, Б); краевые зубы утрачены, и зубная система состоит из четырех веерообразных составных зубных пластинок (и второстепенной верхней пары). У ныне живущего *Neoceratodus* из Австралии зубные пластинки имеют систему пологих радиальных гребней; и эмбриональное, и филогенетическое развитие показывают,



А



Б

Рис. 239. Прикрепление зубов у рыб. А. Разрез челюсти акулы, показывающий последовательные стадии (I—VII) развития зуба, включая стадию функционирования и кончая моментом, предшествующим выпадению (VII). Для сравнения показаны находящиеся по соседству плакоидные чешуи (зубчики). (Из Rand, The Chordates, The Blakiston Company.). Б. Разрез зуба, который может отгибаться на связке назад, внутрь ротовой полости; зубы такого типа имеются у многих костистых рыб. (Из Scott, Symons, Introduction to Dental Anatomy, Williams & Wilkins.)

что каждый гребень построен из сросшегося ряда изначально обособленных конических зубов. Для лучеперых коническая форма зубов первична. У костистых рыб подобный цементу материал, соединяющий зуб и челюсть, может образовывать массивное основание для зуба — по существу самостоятельный элемент (рис. 239, Б). Во многих случаях большие «клыки» бывают прикреплены к челюсти подвижно; они отгибаются внутрь, пропуская добычу в рот, но не дают ей вырваться. У высших лучеперых верхнечелюстная кость утрачивает зубы, а у некоторых костистых рыб краевые зубы исчезают полностью; ставка делается на нёбные и глоточные зубы. Эти зубы могут становиться уплощенными и многочисленными, образуя эффективный жевательный аппарат; считается, что у одного вида сомов имеется 9000 таких зубов. У многих древних кистеперых на зубах находились продольные канавки; они представляют собой складки эмалевого поверхностного слоя, часто имеющие сложное строение и придающие зубу на поперечном срезе сходство с лабиринтом (рис. 240, В, Г).

Выше было отмечено, что пока еще неясно, построена ли поверхность зубов у разных низших позвоночных из настоящей эмали (формируемой эктодермой кожи) или из витродентина (продукта клеток, происходящих из нервного гребня).

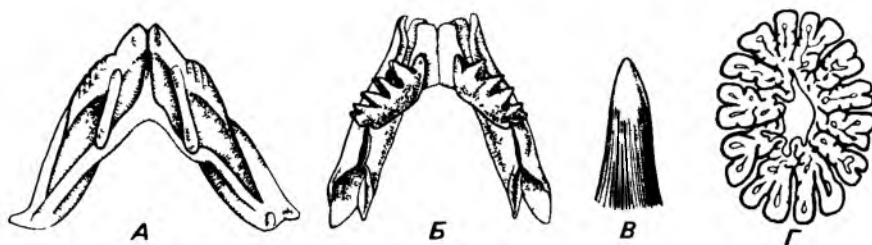


Рис. 240. А. Вид нижней челюсти химеры сверху; видна пара больших зубных пластинок сложной формы, которые покрывают большую часть поверхности челюсти. Б. Костные элементы нижней челюсти двоякодышащей рыбы *Neoceratodus* в такой же проекции; видна пара веерообразных зубных пластинок. В. Внешний вид канавчатого лабиринтового зуба, характерного для кистеперых рыб и предковых тетрапод. Г. Поперечный разрез такого зуба; видна сложная складчатость эмалевого слоя (показан жирной линией). (А — по Dean; Б — по Watson; В и Г — по Быстрову.)

Зубы акул и скатов до сих пор являются предметом дискуссии. У многих костных рыб на поверхности одного и того же зуба может присутствовать и настоящая эмаль, и витродентин.

ЗУБЫ У ТЕТРАПОД. Свойственный кистеперым тип зубов встречается также у многих из древнейших амфибий; это является столь примечательной чертой их строения, что предковая группа амфибий названа лабиринтодонтами. Краевые зубы были обычно сильно развиты и вдобавок имелись мощные нёбные «клыки». У современных амфибий, которые питаются мелкими и мягкими объектами, зубы малы и имеют простое строение; у бесхвостых амфибий они часто располагаются только на верхней челюсти и полностью отсутствуют у некоторых жаб. Любопытной особенностью зубов почти всех современных амфибий и по крайней мере некоторых лабиринтодонтов является присутствие около их оснований зоны слабого обызвествления, из-за чего на отпрепарированных скелетах сохраняются только пеньки зубов.

У большинства рептилий зубы по существу имеют простой конический тип строения, но у некоторых ящериц (рис. 241, А) и крокодилов наблюдаются несколько уплощенные зубы, а у некоторых ископаемых форм (рис. 241, Б) — плоские зубные пластинки. Нёбные зубы имелись у предковых рептилий и сохранились у гаттерии (*Sphenodon*), змей и ящериц; у крокодилов такие зубы отсутствуют. Черепахи утратили зубы и используют вместо них роговой клюв. Зубы предковых рептилий обычно сидели в неглубоких ячейках, а у крокодилов наблюдаются типичные текодонтные зубы. Однако большинство ящериц имеет плевродонтный тип прикрепления зубов, а некоторые ящерицы (в том числе хамелеоны) и гаттерия — акродонтный. Зубы змей прикрепляются связками; у большинства ядовитых змей некоторые зубы становятся крупными ядовитыми зубами, служащими как бы инъекционными иглами для подкожного введения яда (рис. 241, В). Примитивная птица археоптерикс имела зубы, но у всех послемезозойских птиц клюв (и камни в мускульном желудке) функционально заменил зубную систему.

У ископаемых зверообразных рептилий наблюдаются начальные этапы становления свойственного млекопитающим типа зубной системы. У наиболее древних членов этого ряда — пеликозавров — в качестве орудия нападения развились крупные верхние зубы, сравнимые с клыками млекопитающих и отделяющие находящиеся спереди резцы от ряда щечных зубов (рис. 178, А); у различных терап-

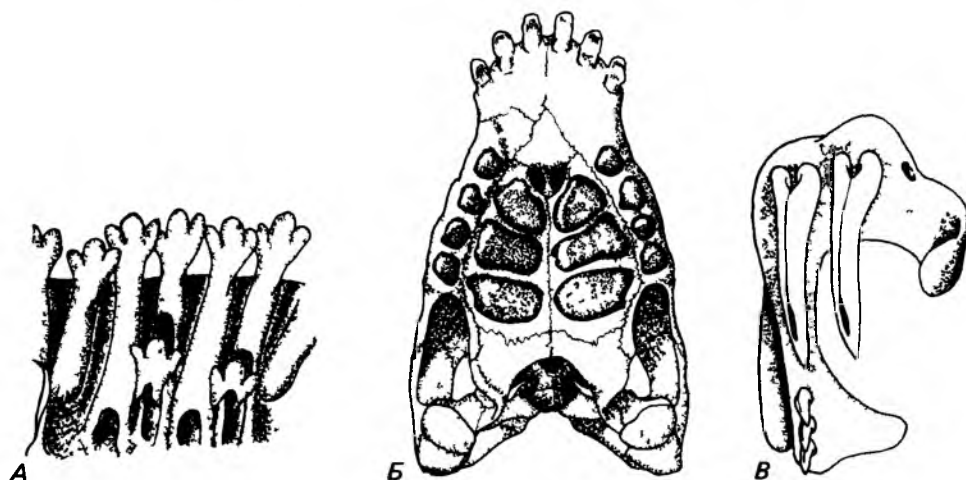


Рис. 241. Зубы различных рептилий. А Ящерица *Amblyrhynchus*, у многих травоядных ящериц зубы представляют собой не простые конические образования, а имеют по несколько вершин. Б Вымерший плакодонт *Placodus*; передние зубы формировали скребок для сбора моллюсков, а более задние зубы, включая нёбные, функционировали как плоские жернова для раздавливания твердых раковин. В. Ядовитые зубы на верхнечелюстной кости у королевской кобры (*Ophiophagus*); эти зубы представляют собой полые инъекционные иглы, служащие для введения яда в тело жертвы. (По Edmund.)

сид (см. рис. 178, Б, В) наблюдаются дальнейшие этапы эволюции зубной системы в направлении млекопитающих.

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ЗУБОВ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ. У млекопитающих остались только короткие краевые ряды зубов на каждой половине верхней и нижней челюсти. У генерализованных представителей класса во взрослом состоянии можно различить четыре типа зубов, расположенные спереди назад в следующем порядке (рис. 242, А). Самыми передними являются **резцы** (*incisivi*) — откусывающие зубы, имеющие простую коническую или долотовидную форму. За ними в каждом ряду следует одиночный **клык** (*caninus*) — первоначально длинный, мощный зуб, имеющий глубоко входящий корень, коническую форму и острый конец и используемый хищниками при нападении на жертву. Следом за клыком находится ряд **предкоренных зубов** (*premolars*) (в стоматологии называемых «двулопастными»), у которых на коронке часто бывает до некоторой степени выражена

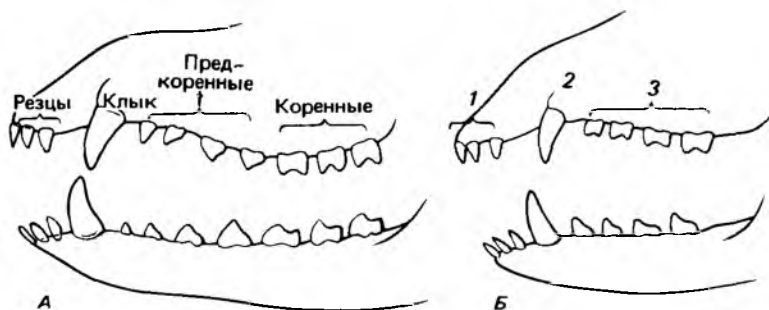


Рис. 242. Зубная система генерализованного плацентарного млекопитающего (вид с левой стороны). А. Постоянные зубы Б. Выпадающие зубы: 1 — выпадающие резцы; 2 — выпадающий клык; 3 — «молочные коренные» (выпадающие предкоренные)

жевательная поверхность; и наконец, имеется ряд коренных зубов (molares), которые обычно принимают на себя жевательную функцию и характеризуются сложным строением коронки.

По-видимому, у ископаемых млекопитающих число зубов в этих группах (кроме клыков) несколько варьировало, а их общее число было выше, чем у современных форм. Однако у примитивных плацентарных установился набор, в котором на половине каждой челюсти имелись три резца, один клык, четыре предкоренных и три коренных. На сегодняшний день лишь немногие звери сохраняют в точности такой набор. Но несмотря на то, что в одной или нескольких группах зубов часто происходит их редукция, прибавление каких-либо дополнительных зубов к первоначальному набору наблюдается редко (некоторые киты и дельфины составляют заметное исключение). Сумчатые могут иметь большее число резцов, и часто имеют по четыре коренных, но зато всего по три предкоренных.

Для обозначения зубов плацентарных млекопитающих изобретена простая «стенография», а для выражения числа зубов, имеющих у любого млекопитающего предложена особая формула. Буквы I, C, P и M, после которых сверху или снизу стоит цифра, обозначают любой зуб, если исходить из первоначальной формулы плацентарных: например, I¹ относится к самому переднему верхнему резцу, а M₃ — к последнему нижнему коренному. Число зубов каждого типа, располагающихся сверху и снизу в зубной системе любого млекопитающего, можно выразить краткой формулой. Зубная формула $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$ показывает, что на каждой половине верхней и нижней челюсти присутствует первичное для плацентарных число зубов (четыре последовательные цифры соответствуют числу резцов, клыков, предкоренных и коренных). Общее число зубов, имеющих во рту такого животного — 44. Зубная формула человека $\frac{2.1.2.3}{2.1.2.3}$; т. е. из первичного набора плацентарных мы в каждой половине обеих челюстей утратили резец и два предкоренных, и общее число зубов у нас уменьшилось до 32.

Резцы, полезные почти при любом образе жизни, сохраняются у большинства групп млекопитающих. Однако различные травоядные выработали для щипания специальные приспособления, и резцы у них видоизменены или утрачены. Жвачные, такие, как коровы, бараны и олени, утратили, например, верхние резцы, но сохранили нижние (рис. 243, Б); бивни слонов — это сильно удлинненные верхние резцы. У грызунов по паре верхних и нижних резцов предназначено для грызения; они приобрели форму стамесок и постоянно, в течение всей жизни растут своей корневой частью, тогда как их концы стираются. Зайцеобразные, некоторые примитивные приматы, различные сумчатые и другие млекопитающие приобрели параллельно грызунам в разной степени развитый грызущий аппарат.

Клыки исходно являлись мощным режущим и колющим оружием и в этом качестве особенно развиты у хищников; максимального размера они достигли у ныне вымерших саблезубых тигров (рис. 243, А). У других млекопитающих клыки иногда тоже бывают крупными и используются для обороны или, у самцов, для брачных турниров. Однако чаще они редуцированы (как у человека); у большинства травоядных они похожи на резцы или отсутствуют.

Щечные зубы — предкоренные и коренные — строение которых обсуждается

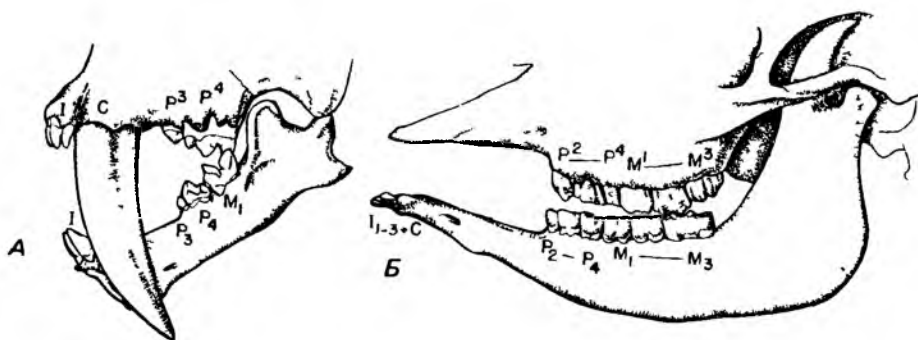


Рис. 243. Два типа специализации зубной системы млекопитающих. А. Представитель кошачьих. Б. Корова. В качестве представителя кошачьих показан крайне специализированный вымерший саблезубый тигр. У кошачьих зубная система сильно редуцирована: имеются небольшие резцы, небольшой нижний клык (закрытый на рисунке) и являющийся орудием нападения верхний клык; в щечной области мало что остается, кроме хищных зубов $\frac{(P^4)}{(M_1)}$ (маленький M^1 присутствует, но на рисунке его закрывает P^4). У жвачных щечные зубы превратились в мощную жевательную батарею; они отделены диастемой от зубов, используемых для щипания и здесь представленных только нижними резцами и клыком, работающими в паре с роговой подушкой на верхней челюсти.

ниже, имеют различную судьбу. У травоядных форм, таких, как копытные, эти зубы обычно сохраняются (не считая часто утрачиваемых первых предкоренных) и получают такие зубные формулы, как $\frac{3.1.3.3}{3.1.3.3}$ у лошадей (по крайней мере, у жеребцов; кобылы обычно не имеют клыков) и $\frac{0.0.3.3}{3.1.3.3}$ у полорогих. У них щечные зубы обычно бывают сомкнуты в эффективную жевательную батарею, которая (например, у лошадей и коров) и пространственно, и функционально отделена от зубов, служащих для щипания, разрывом в зубном ряду — диастемой (diastema) (рис. 243, Б). У хищников, которые пережевывают пищу в лучшем случае слабо, число щечных зубов обычно уменьшено — особенно сильно у саблезубых тигров, зубная формула которых $\frac{3.1.2.1}{3.1.2.1}$. Однако эти зубы, как будет отмечено ниже, имеют важное значение для расчленения пищи.

СТРОЕНИЕ КОРЕННЫХ ЗУБОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ. У млекопитающих щечные зубы, особенно коренные, обычно образуют широкую коронку с разнообразным и сложным рельефом из выступающих бугров (вершин) — это конструктивное приспособление, по-видимому, играет основную роль в пережевывании и перетирании пищи. Вариации этого рельефа имеют диагностическое значение и очень полезны систематикам, палеонтологам и антропологам, так как по одному-единственному коренному зубу часто бывает можно точно определить род или даже вид животного, которому он принадлежал. Этот рельеф подробно изучен, но здесь мы его рассмотрим только в общих чертах (рис. 244—246).

Используемая терминология в своей основе проста. Каждый бугор называется кон. Названия конкретных бугров образуются добавлением приставок прото-, пара-, мета-, гипо-, энто-; суффикс -юль обозначает второстепенные бугорки. Термин цингулюм (пояс) применяется к дополнительным гребням эмали,

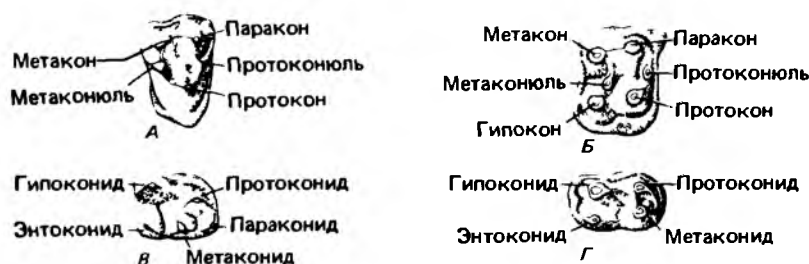


Рис. 244. Схемы рельефа коренных зубов плацентарных млекопитающих. На всех изображениях наружный край зуба обращен вверх, а передний край — вправо. *А.* Правый верхний коренной примитивной формы. *Б.* Правый верхний коренной, приобретший прямоугольные очертания благодаря добавлению гипокона на задне-внутреннем углу. *В.* Левый нижний коренной примитивной формы, имеющий пять бугров. *Г.* Левый нижний коренной, приобретший прямоугольные очертания благодаря утрате параконида.

расположенным по периметру коронки, термин **стиль** — к вертикальным шипам на этом пояске, термин **лоф** — к гребням между буграми, а различные другие термины — к второстепенным деталям рельефа. Суффикс **-ид** обозначает образования на нижних зубах: конид, конюлид, стилид и т. д.

Опуская некоторые варианты рельефа у ранних ископаемых млекопитающих и у сумчатых, мы обнаруживаем, что у самых ранних и наиболее примитивных плацентарных коронки верхних коренных имеют общие очертания прямоугольного треугольника, две вершины которого находятся на внешнем крае зубного ряда, а прямым является передне-наружный угол. Из трех главных бугров — **протокон** располагается у внутренней вершины, а **паракон** и **метакон** — на наружной стороне. Между протоконом и наружными буграми обычно находятся два бугорка (протоконюль и метаконюль). Медиально сзади может присутствовать четвертый бугор — **гипокон** (см. ниже).

В примитивном состоянии главной частью нижнего коренного зуба является высокая, хорошо развитая треугольная площадка — **тригонид** — которая похожа на верхний коренной, но имеет обратную ориентацию: наружу обращена одна ее вершина, несущая **протоконид**, а внутрь — две, несущие **параконид** и **метаконид**. Когда верхние и нижние зубы правильно сомкнуты, т. е. приведены в положение окклюзии (рис. 245, *Б*), каждый тригонид (который находится несколько внутри и спереди от соответствующего верхнего зуба) входит между соседними верхними зубами, а не встречается с ними. Но коронка каждого нижнего коренного имеет сзади вторую часть — **талонид** (пятку) — первоначально более низкую и меньшую по размерам, чем передняя часть зуба, и несущую два дополнительных бугра — **гипоконид** (снаружи) и **энтоконид** (внутри). Протокон верхнего зуба попадает в углубление талонида, осуществляя настоящую окклюзию. Таким образом, в генерализованном примитивном состоянии щечные зубы имеют три главных бугра в верхней челюсти и пять — в нижней. Полный набор бугров имеется у коренных. В ряду предкоренных к переднему концу рельеф становится все более упрощенным и приближается, по сути дела, к конической форме клыка и резцов.

Происхождение таких зубов из простых конических, наблюдаемых у большинства рептилий, остается предметом больших споров. Некоторые ранние исследователи полагали, что коренные зубы млекопитающих возникли путем слияния

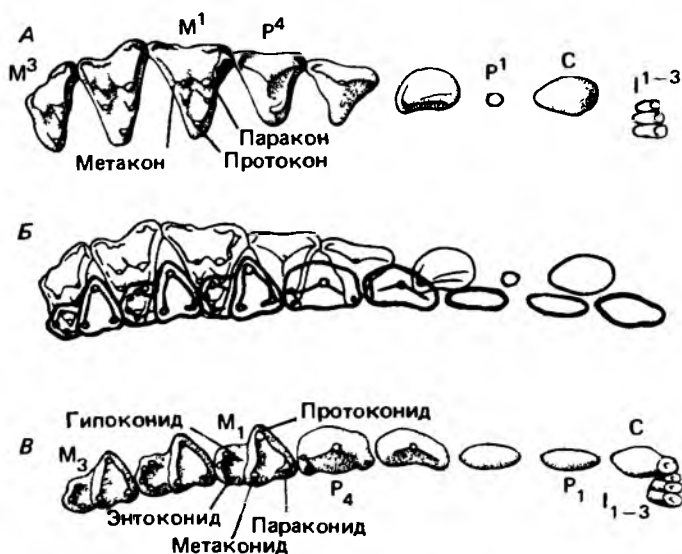


Рис. 245. Схемы зубной системы примитивного плацентарного млекопитающего (за основу взято эоценовое насекомоядное *Didelphodus*). А. Правые верхние зубы со стороны коронок. В. Левые нижние зубы со стороны коронок; на среднем рисунке (Б) эти зубы изображены в положении окклюзии — контуры нижних зубов (показаны жирными линиями) наложены на контуры верхних. (По Gregory.)

нескольких простых зубов, но в настоящее время все сходятся во мнении, что это не так; «дополнительные» вершины (бугры) возникли путем дифференцировки внутри зуба. Классическая теория, предложенная Э. Копом и развитая Г. Осборном и поэтому называемая теорией Копы—Осборна, в общих чертах показана для нижних коренных на рис. 246. Вначале спереди и сзади от исходной вершины зуба рептилий, или протокониды (используемые здесь названия базируются на теории Копы—Осборна), возникают маленькие вершины. Затем эти добавочные вершины — параконид и метаконид — увеличиваются и смещаются медиально¹ с образованием треугольного зуба, соответствующего тригониду более поздних форм. И наконец, сзади дополнительно развивается талонид. Все эти стадии можно наблюдать у различных мезозойских млекопитающих; они более или менее соответствуют формам коронок животных, называемых триконодонтами, симметродонтами и пантотериями. Теория Копы—Осборна постулирует для верхних зубов аналогичную последовательность преобразований, с той разницей, что добавочные вершины смещаются латерально, а не медиально, а задняя часть (талон) — если она появляется — обычно развивается слабее, чем талонид.

По мере того как обнаруживалось и изучалось все большее число ископаемых форм, возникали многочисленные новые проблемы и предлагались другие теории и новые варианты классической теории. К сожалению, попутно с новыми гипо-

¹ Мы здесь пользуемся обычными прилагательными — передний, задний, латеральный и медиальный — хотя они не точны, потому что зубы расположены дугой по краю челюсти; так, то, что является передним на самых задних зубах, на самых передних является медиальным. Более удачные названия: соответственно «срединный», т. е. обращенный к середине всей дуги зубов; «дистальный», т. е. противоположный, обращенный к заднему концу зубного ряда; «щечный», т. е. обращенный к щекам или изо рта; «язычный», т. е. противоположный, обращенный к языку или внутрь ротовой полости.

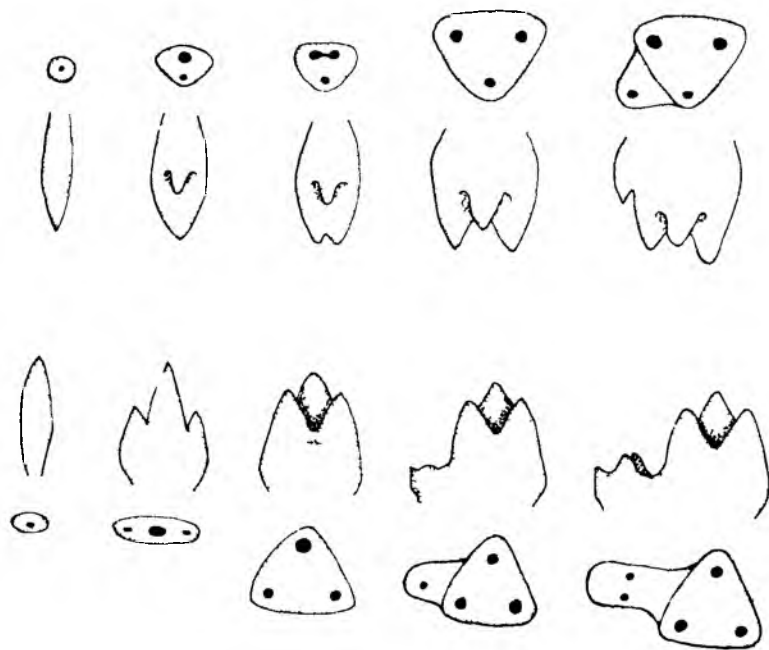


Рис. 246. Схемы, иллюстрирующие эволюционное развитие структурных особенностей коренных зубов млекопитающих. В верхнем и нижнем рядах зубы показаны с окклюзионной стороны; основные вершины обозначены черными точками, на всех этих изображениях латеральный (щечный) край обращен вверх, а передний (срединный) — вправо. В двух средних рядах эти же зубы показаны с медиальной стороны, они тоже обращены передней стороной вправо. Эти эволюционные ряды следует читать слева направо. В нижних зубах вначале к первичной, свойственной рептилиям, единственной вершине (протокониду) прибавляются передняя и задняя вершины (параконид и метакоид), затем зуб становится треугольным и, наконец, сзади добавляется пятка (талонид) с двумя дополнительными вершинами (гипоконидом и энтоконидом); этот ряд был построен Копом и Осборном. Верхние зубы здесь изменяются в соответствии с другой теорией — теорией амфикона. У них первичная вершина (эокон) разделяется на паракон и метакон; протокон является новообразованием, а пятка мала или отсутствует.

тезами вводились новые названия для всех бугров. Мы опустим почти все эти названия и будем придерживаться относительно привычных, несмотря на то, что, согласно некоторым представлениям, они далеки от адекватности. Одна из новых теорий, часто называемая теорией амфикона, относится к верхним коренным (рис. 246). В соответствии с этой теорией на простом коническом зубе рептилий вначале появляется маленькая дополнительная вершина с медиальной стороны. Затем исходная вершина, или эокон, начинает разделяться на переднюю и заднюю вершины; наполовину раздвоившаяся вершина — это **амфикон**, от которого данная теория и получила свое название. Дальнейшее расщепление амфикона и сильное увеличение добавочной вершины (протокона по системе Коп—Осборна) приводят к образованию тригона. Теория амфикона базируется на данных о строении верхних зубов различных вымерших форм, включая некоторых продвинутых цинодонтов.

Обе эти теории изложены здесь в чрезвычайно упрощенном виде — мы опустили важные бугорки, шипы и пояски, которые, возможно, имели отношение к образованию вершин, и множество других сложных моментов. Как было отмечено,

эти теории также не являются и единственно возможными. Хотя эволюция коренных еще не вполне ясна, ее наиболее вероятный путь является несколько неожиданным и очень «неудобным» для исследователя. Нижние коренные, по-видимому, эволюционировали приблизительно так, как предполагали Коп и Осборн, что показано на рис. 246. Верхние, вероятно, формировались другим путем — постулируемым в теории амфикона, что тоже изображено на рис. 246. Таким образом, теория Копы—Осборна одновременно правильна и ошибочна; поэтому нельзя создать адекватную терминологию для всех бугров, если не пользоваться разными системами названий для верхних и нижних коренных.

У примитивных плацентарных млекопитающих бугры были остроконечными; разрезание осуществлялось краями зубов, а раздавливание происходило между протоконами и талонидами. Такие зубы хорошо приспособлены для питания насекомыми и другими им подобными пищевыми объектами, и некоторые современные насекомоядные по-прежнему имеют зубы такого типа. Однако большинство современных млекопитающих далеко ушло в строении зубов от этого первичного состояния и выработало множество разных типов зубов, которые здесь можно обсудить только вкратце. У хищных, у которых, как правило, уменьшается число щечных зубов, оставшиеся зубы обычно сохраняют простое архаичное строение. Правда, среди них выделяются два увеличенных, имеющих острые гребни хищных зуба — последний верхний предкоренной и первый нижний коренной, которые, работая в паре как ножницы, разрубают сухожилия и кости (рис. 243, А).

Предкоренные обычно сохраняют более простое строение коронки, чем коренные. Однако у некоторых травоядных они «моляризовались», т. е. по строению коронки стали похожими на коренные; примером этому служат зубы лошади. Обычно у травоядных коренные приобретают прямоугольную форму путем изменения набора бугров (рис. 244, Б, Г). В первоначально треугольных верхних коренных зубах для превращения их в прямоугольные в качестве четвертого угла часто добавляется задневнутренний бугор — гипокон. Внизу прямоугольная форма может достигаться несколькими способами, например путем утраты параконида на переднем крае тригонида.

У млекопитающих со смешанной диетой (таких, как человек и свиньи) бугры, как правило, становятся низкими и округлыми, образуя на коронке маленькие холмики — этот тип строения коронки называется **бунодонтным**. У многих копытных, которые перешли к травоядному образу жизни, строение коронки усложняется; например, каждый бугор может принимать серповидную форму — это **селенодонтное** строение, или бугры могут соединяться с образованием гребней — это **лофодонтное** строение (рис. 247).

Питание травой ставит перед копытными серьезную проблему, потому что трава является жестким, грубым материалом, который быстро стирает жевательную поверхность щечных зубов. Если бы свойственные примитивным млекопитающим зубы с низкой коронкой сохранялись у крупных травоядных млекопитающих, они бы быстро снашивались до корней. В связи с этим у таких копытных млекопитающих, как лошади и крупный рогатый скот, развились зубы призматической формы с высокой коронкой — это **гипсодонтный** тип строения зуба (рис. 248); противоположное более примитивное состояние называют **брахиодонтным**. Можно было бы представить себе образование гипсодонтного зуба посредством удлинения наполненного дентином тела зуба с сохранением первоначальной фор-



Рис. 247. Варианты строения коренных зубов; жевательная поверхность коренных зубов носорога (А), лошади (Б) и быка (В). Белые участки — это стертые поверхности, где обнажился дентин; черные линии, окаймляющие эти белые участки, — это обрыв эмали; участки, выделенные точками, — это покрытие из цемента или не стертая поверхность. А — простой лофодонтный зуб, имеющий наружный гребень (на рисунке — сверху) и два поперечных гребня; легко прослеживается образование такой конструкции путем соединения бугров, показанных на рис. 244. Б. У лошади (Б) эта же конструкция приобрела более сложный вид, так что первичное лофодонтное строение замаскировано. На В показано селенодонтное строение, характерное для жвачных; каждый из четырех главных бугров принимает серповидную форму.

мы бугров на жевательной поверхности. Этот тип гипсодонтичного зуба действительно сформировался у некоторых ранних ископаемых млекопитающих, но оказался неудачным. После того как эмалевая поверхность стирается, основная нагрузка ложится на относительно мягкий и легко стирающийся дентин; прочная эмаль остается только в качестве тонкого ободка. Преуспевающие гипсодонтичные формы имеют зубы, построенные совсем по другой схеме. Высота коронки увеличивается посредством роста каждого бугра или гребня на зубе наподобие небоскреба; эти тонкие пики сращены воедино цементом, распространившимся по поверхности всего зуба перед прорезанием. По мере изнашивания зуба происходит стирание всего комплекса его твердых слоев: эмали, дентина и цемента. Другой способ компенсировать чрезмерный износ зубов — это сохранение открытого корня и непрерывный рост в течение всей жизни животного; резцы грызунов являют собой превосходный пример этого приспособления.

У плацентарных млекопитающих процесс смены изношенных зубов сильно редуцирован (о чем сожалеют все, кроме зубных врачей); имеется только один сменяющийся набор, и тот не полный, потому что самые задние зубы — коренные — не имеют преемников. Мы привыкли думать, что зубная система млекопитающих состоит из набора молочных выпадающих зубов (*dentes decidui*), в который не

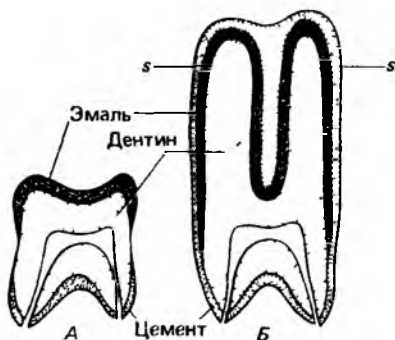


Рис. 248. Схемы, показывающие способ образования гипсодонтичного зуба. А. Обычный брахиодонтный зуб (см. рис. 233). Б. Гипсодонтный зуб, имеющий очень высокие бугры и гребни и целиком покрытый цементом. При любой степени стирания коронки такого зуба, например до уровня s—s, на жевательной поверхности будет представлено не менее девяти следующих друг за другом слоев цемента, эмали и дентина

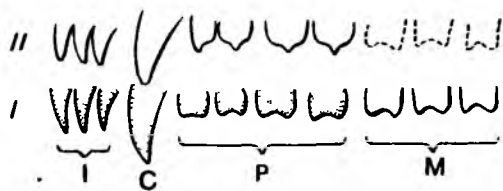


Рис. 249. Схема, показывающая состав «постоянного» набора зубов млекопитающих. левые верхние зубы генерализованного плацентарного млекопитающего. В онтогенезе формируется один полный набор зубов (I), начиная с резцов и кончая коренными. Однако все они, за исключением коренных, выпадают (эти зубы обозначены точками). На их месте формируется вторая генерация зубов (II), но в ней никогда не бывает коренных. Следовательно, «постоянный» набор зубов включает участки и двух зубных рядов (см. рис. 242).

входят коренные, и полного постоянного набора (*dentes permanentes*) (см. рис. 242). Однако при рассмотрении развития зубов создается другое представление (рис. 249). Молочные зубы у типичных млекопитающих (человек является характерным представителем) обычно развиваются последовательно один за другим спереди назад — от резцов до молочных предкоренных, или «молочных коренных» (клыки с длинными корнями могут прорезаться с задержкой). После появления последнего «молочного коренного» начинается последовательное прорезание трех коренных зубов. Тем временем еще до окончания этой первой волны передние зубы по очереди заменяются вплоть до предкоренных включительно. Но этот процесс дальше не продолжается, и коренные не заменяются. Отсюда ясно, что имеется один полный набор и второй неполный; коренные, хотя они и постоянные, принадлежат к тому же поколению, что и молочные зубы. Вот почему наши собственные первые коренные прорезались задолго до того, как сменился хоть один предкоренной (у человека первый коренной из постоянных зубов появляется первым).

Таким образом, у взрослых млекопитающих во рту имеются части двух зубных рядов; коренные принадлежат к первому ряду, а более передние зубы — ко второму ряду. Это представление объясняет различные странные факты вроде того, что (как хорошо известно палеонтологам и антропологам) коренные во многих случаях имеют значительно большее сходство с недолговечными «молочными коренными», чем с постоянными предкоренными, с которыми они соседствуют в течение большей части жизни. Процесс смены зубов может быть сильно видоизменен (например, он необычно происходит у слонов) или значительно редуцирован, как у сумчатых, которые фактически имеют один набор зубов, из которых заменяются только один или два.

ЖАБРЫ

У высших классов позвоночных глотка (*pharynx*) является коротким и не имеющим большого значения отрезком пищеварительного тракта, соединяющим ротовую полость и пищевод; снизу в нее открывается гортанная щель (*glottis*), ведущая в легочный аппарат, а сверху — парные **евстахиевы трубы** (*tubae auditivae*), ведущие в полости среднего уха (рис. 231). У млекопитающих она является просто местом, где взаимно пересекаются проходы для воздуха и пищи и где имеются скопления лимфоидной ткани — **миндалины** (*tonsillae*). Но и с филогенетической, и с онтогенетической точки зрения глотка является крайне важным обра-

зованием; в ней развиваются жаберные карманы, являющиеся конструктивной основой дыхательных аппаратов у низших классов позвоночных и сохраняющие важное значение в эмбриональном развитии у всех высших групп; кроме того, из нее берут начало легкие.

Клетки тела постоянно требуют для своей метаболической активности кислород и столь же постоянно должны освобождаться от двуокиси углерода, которая (вместе с метаболической водой) является главным конечным продуктом окисления. Внутренний транспорт этих газов к клеткам и от них осуществляется кровеносной системой. Источником кислорода является окружающая среда (куда вместо кислорода возвращается двуокись углерода) — вода или, у высших групп, воздух. Газообмен — процесс дыхания или точнее вентиляция — происходит путем диффузии сквозь влажные, хорошо васкуляризованные поверхности.

У многих мелких водных беспозвоночных газообмен происходит через общую поверхность тела; это, по-видимому, в значительной степени относится даже к ланцетнику, у которого жаберные щели не представляются необходимыми для дыхания, хотя они и могут иметь важное значение, особенно когда животное зарыто в песок. Такой поверхностный газообмен может сохранять свое значение и у позвоночных, среди которых кожное дыхание встречается мозаично у настолько сильно удаленных друг от друга форм, как угри и современные амфибии; у последних оно часто играет основную роль. Однако позвоночные и большинство многоклеточных беспозвоночных обычно приобретают специальные дыхательные органы. Кожа часто бывает слишком толстой или плотной и слишком бедной сосудами, чтобы эффективно участвовать в дыхании, а у животных скольконибудь значительного размера, даже когда поверхность тела способна работать как орган газообмена, обычно вступают в действие соотношения поверхности и объема. У разных групп водных животных появляются **жабры** (*branchiae*) того или иного типа — образования с влажной, тонкой поверхностной оболочкой, богато снабженные кровеносными сосудами и сложноскладчатые для увеличения площади поверхности для газообмена.

У беспозвоночных такие жабры обычно бывают расположены снаружи тела и называются **наружными**. Иногда аналогичные образования наблюдаются и у позвоночных — это, например, наружные жабры личинок рыб и амфибий (описанные ниже), торчащие жаберные нити личинок других рыб и волосовидные дыхательные выросты на тонких брюшных плавниках самца южноамериканской двоякодышащей рыбы и на тазовых конечностях самца «волосатой» лягушки из Африки (*Astylosternus*). Но типичными дыхательными образованиями низших позвоночных — воистину самой существенной отличительной чертой всех хордовых — являются **внутренние жабры**, выстилающие ряд щелей или мешков, ведущих из глотки к наружной поверхности тела. У низших классов позвоночных глотка как место образования жаберных щелей¹ хорошо развита и представляет собой очень важную часть пищеварительной трубки.

ЖАБЕРНАЯ СИСТЕМА У АКУЛ. Типично развитую жаберную систему позвоночных можно наблюдать у акулотипных рыб — *Chondrichthyes* — и более высокостоящих костных рыб. Конструкция жабр у этих двух групп в некоторых важных деталях отличается, но принципиальное строение одинаково.

¹ Часто вместо прилагательного «жаберный» используется прилагательное **бранхиальный** с латинским корнем.

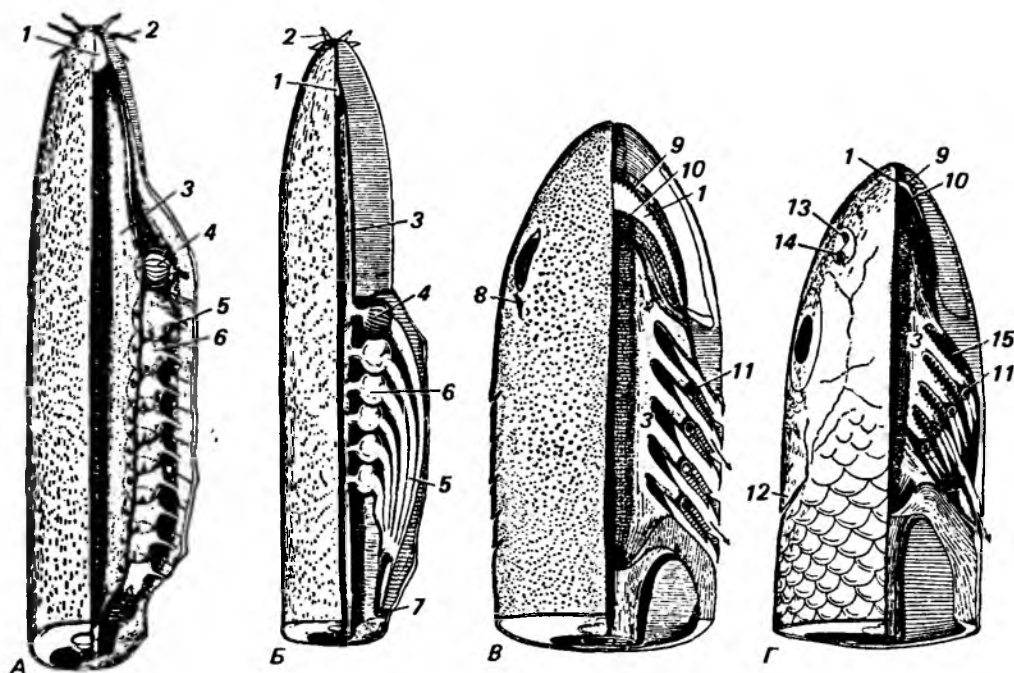


Рис. 250. Головы различных круглоротых и рыб; показано строение жаберного аппарата. А. Пиявкоротая миксина *Bdellostoma*. Б. Обыкновенная миксина *Muxine*. В. Акула. Г. Костистая рыба. У каждой из них правая половина вырезана, так что виден горизонтальный разрез глотки. 1 — рот; 2 — усики вокруг рта; 3 — кишка (глотка); 4 — разрезанные жаберные мешки (внутри них видны складки жаберной поверхности); 5 — выходные каналы жаберных мешков; 6 — целые жаберные мешки; 7 — общее наружное отверстие каналов жаберных мешков; 8 — брызгальце; 9, 10 — верхняя и нижняя челюсти; 11 — перерезанная жаберная дуга; 12 — жаберная крышка; 13, 14 — переднее и заднее отверстия носовой полости; 15 — жаберные тычинки. (Из Dean.)

У акул (рис. 250, В) глотка является длинным, широким каналом, продолжающим назад без резкой границы ротовую полость и оканчивающимся сзади сужением, от которого короткий и узкий пищевод ведет дальше, в желудок и кишку. С каждого бока из нее к поверхности тела ведет ряд отверстий. Спереди в нем обычно присутствует маленькое и специализированное отверстие — брызгальце, описанное ниже. Каудальнее находятся типичные жаберные щели (*rimae branchiales*) — у большинства акул с каждого бока их по пять, но у нескольких особых форм — по шесть или семь. В этих щелях располагаются дыхательные органы — сами жабры. Обычно вода набирается в глотку через рот и выходит наружу через жаберные щели; при ее прохождении мимо поверхности жабр происходит дыхательный газообмен. К совокупности образований, расположенных между следующими друг за другом отверстиями, применяется термин **жаберная перегородка**¹. Область между ртом и брызгальцем — это челюстная перегородка;

¹ Здесь существует источник путаницы, потому что термин «дуга» (*arcus*) часто употребляется в связи с жаберной областью в трех различных значениях. Как отмечено в гл. 7, он может относиться к ряду стерженьков, которые образуют скелет каждого жаберного сегмента. Это слово также употребляется для обозначения артериального кровеносного сосуда (артериальной дуги), который проходит по каждой жабре (ср. гл. 14). Наконец, оно применяется в более широком смысле для обозначения всего образования, расположенного между двумя последовательными жаберными щелями. Для уменьшения путаницы мы для последнего из трех образований предпочитаем пользоваться словом «перегородка», а не дуга.

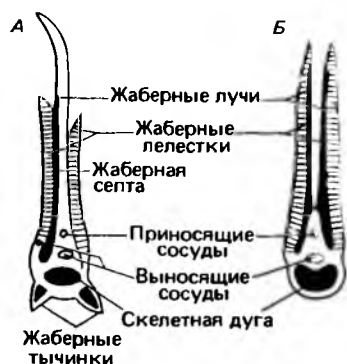


Рис. 251. Горизонтальные разрезы жаберной перегородки акулы (А) и костистой рыбы (Б). Край, обращенный наружу, — вверх; край, обращенный в глотку, — вниз. Хрящи и кости показаны черным цветом. У акул имеется выступающая за лепестки септа, утраченная костистыми рыбами.

между брызгальцем и первой нормальной жаберной щелью находится подъязычная (гиоидная) перегородка; более задние жаберные перегородки обычно обозначаются номерами. Как и в случае со скелетными дугами, здесь можно встретиться с различной нумерацией. Одни исследователи обозначают первым номером подъязычную дугу, другие — челюстную дугу, а некоторые — даже гипотетический предчелюстной элемент; мы будем нумеровать только жаберные (постгиоидные) образования, а для более передних использовать названия.

Типичные дыхательные движения акул сочетают всасывание и нагнетание и выполняются при помощи жаберных мышц, описанных ранее. При открытом рте и закрытых наружных жаберных отверстиях глотка расширяется и набирает воду через рот; затем глотка сжимается и выталкивает воду наружу через щели. При расширении наружные части щелей могут подсасывать воду из глотки, так что она течет мимо жабер вполне равномерно, а не короткими толчками.

Каждая из жаберных перегородок включает ряд характерных образований (рис. 251, А). Близко к стенке глотки сверху вниз проходят опорные элементы — скелетная жаберная дуга перегородки; от них внутрь полости глотки могут выступать жаберные тычинки, не пропускающие пищевые частицы к жабрам и отводящие их назад к пищеводу; наружу, к поверхности тела простираются жаберные лучи (*radii branchiales*), укрепляющие жаберы. У зародышей в каждой перегородке имеется направленный вверх пальцевидный вырост целомической полости (рис. 196); у взрослых он исчезает, но из его мезодермальных стенок образуется жаберная мускулатура перегородки (рис. 213). Каждая жаберная перегородка имеет систему артериальных сосудов, приносящих кровь от сердца к жабре и выносящих ее оттуда, после насыщения кислородом, в спинную аорту (см. т. 2, с. 159—162). Вниз по каждой перегородке проходит ствол или ветвь особого черепного нерва (см. рис. 405). Посередине каждой перегородки в широком смысле наружу простирается собственно жаберная перегородка, или септа (*septum branchiale*), — вертикальная пластина соединительной ткани.

Жаберные проходы пластиножаберных — это щели, ориентированные вертикально; первоначально они, возможно, широко открывались и в глотку, и наружу, но у большинства форм эти входы и выходы уменьшены до состояния относительно коротких щелей. У акул наружные отверстия расположены на боках; у скатов, имеющих распластанное тело, наружные отверстия находятся на вентральной поверхности под расширенными грудными плавниками. У пластиножаберных каждая жаберная септа, покрытая эпителием, продолжается наружу до поверхности тела в качестве складки кожи, которая накрывает и защищает следующую, находящуюся позади нее жаберу.

Сама жабра представляет собой сложноскладчатое и богато снабженное сосудами образование, покрытое тонким эпителием. Жаберная поверхность представлена в виде многочисленных параллельных **жаберных лепестков** (*lamellae s. filae branchiales*), которые сильно увеличивают эффективную поверхность для газообмена. Внутри них проходят капилляры, соединенные одним концом с приносящими сосудами, несущими кровь от сердца, а другим — с выносящими сосудами, по которым кровь идет в спинную аорту, а оттуда в голову и туловище. Кровь течет по жабре в переднемедиальном направлении, тогда как вода проходит по щели в заднелатеральном; такая противоточная система позволяет извлечь из воды максимально возможное количество кислорода. У пластиножаберных жаберные лепестки на большей части своей длины плотно прикреплены к септе; однако на своих наружных концах они могут иметь короткий свободный участок.

Такая жабра может формироваться в виде вертикальной серии лепестков как на передней, так и на задней сторонах жаберной щели, или, говоря иначе, на каждой поверхности жаберной перегородки (рис. 252, А). В большинстве случаев перегородка несет жабры на обеих поверхностях; такая жаберная перегородка называется «полной» или **целой жаброй** (*holobranchia*). Иногда жабра формируется только на одной поверхности жаберной перегородки; в этом случае используется термин **полужабра** (*hemibranchia*). Позади последней жаберной щели артериальная дуга отсутствует, поэтому на задней поверхности этой щели жабра почти никогда не бывает сколько-нибудь развита. Однако все остальные типичные щели у акул несут жабры на обеих сторонах; если рассматривать именно жабры, а не щели, то у этих животных имеются четыре целые жабры. На задней стороне брызгальца жаберные лепестки не развиты; следовательно, находящаяся позади него гиоидная перегородка является полужаброй.

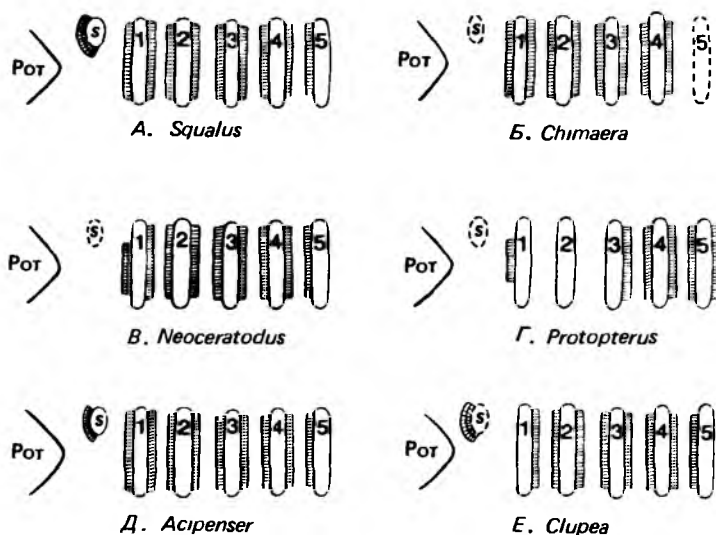


Рис. 252. Схемы, показывающие расположение жабер. А. Акула. Б. Химера. В. Австралийская двоякодышащая рыба. Г. Африканская двоякодышащая рыба. Д. Осетр. Е. Костистая рыба (сельдь). Штриховыми контурами обозначены заросшие щели. За штрихованными полосками, примыкающими к щелям, обозначены ряды жаберных лепестков; вертикальной линией поперек штриховки выделена ложная жабра. Жабра на задней стороне последней щели присутствует только у *Protopterus*. Постспиракулярные щели пронумерованы; s — брызгальце (*spiraculum*).

Брызгальце (*spiraculum*) — это жаберное отверстие, расположенное между челюстной и подъязычной перегородками. По-видимому, в эволюции челюстноротых позвоночных оно рано приобрело свою специфику. Мы отмечали, что у рыб входящее в гиоидную дугу гиомандибуляре приобрело связь с челюстным суставом, дав надежную опору челюстям. Не исключено, что предковые позвоночные имели между челюстной и подъязычной дугами полностью развитую жаберную щель. Но когда гиомандибуляре пересекло этот промежуток, щель неизбежно нарушилась и осталось только дорсальное отверстие, ведущее из глотки наружу (рис. 165, В).

Хотя дорсальное положение брызгальца, возможно, и обусловлено преобразованиями скелета, для акул подобное отверстие оказалось полезным. Среди самих акул брызгальце у многих форм малое, а у некоторых более активных, быстро плавающих родов — отсутствует. Напротив, некоторые из более медлительных акул, которые проводят много времени на дне, имеют сильно увеличенное брызгальце, а у сплюснутых, обитающих на дне скатов оно представляет собой огромное отверстие на дорсальной поверхности позади глаза (см. рис. 24, Г). У этих донных пластиножаберных рот — обычное входное отверстие для потока воды — может быть в той или иной степени погружен в ил или песок; в такой ситуации для притока чистой воды к жабрам служат дорсально расположенные брызгальца.

Полагают, что спиракулярная щель первоначально, когда она была полностью развита, несла типичную пару жабер. Даже на передней стороне оставшегося от нее брызгальца, т. е. на задней поверхности челюстной перегородки, обычно имеется маленькая жабра. Однако эта жабра имеет особую природу. Каждая настоящая жабра получает кровь для обогащения кислородом прямо от сердца через одну из артериальных дуг. Но хотя у зародыша акулы такой артериальный сосуд и идет к челюстной дуге, он исчезает до того, как достигается взрослое состояние, и эта маленькая спиракулярная жабра снабжается кровью, которая уже обновилась, пройдя через лежащие позади жаберы (см. рис. 335, Б). Таким образом, она является суррогатом жаберы — **ложной жаброй** (*pseudobranchia*). Правда, она, видимо, приносит пользу, поскольку кровь от этой жаберы идет у акулы к глазу и головному мозгу, снабжение которых дважды обогащенной кислородом кровью, вероятно, имеет большое значение.

Химеры, хотя и родственны акулам и скатам, имеют некоторые заметные отличия (см. рис. 25, Б; 26; 252, Б). Брызгальце у них исчезло, а последняя жаберная щель закрылась. Основное отличие заключается в системе защиты жабер. Выше было отмечено, что у акул каждая жаберная перегородка формирует кожную складку. У химер, напротив, имеется только одна большая складка кожи, которая простирается от гиоидной дуги назад и покрывает весь ряд жабер; на более задних дугах кожные складки редуцировались. Это защитное приспособление называют **жаберной крышкой** (*operculum*); с ее образованием на каждом боку тела остается только одно наружное жаберное отверстие у заднего конца жаберного отдела. Сходные образования имеются как у вышестоящих, так и у нижестоящих форм.

РАЗВИТИЕ ЖАБЕР (рис. 253). У пластиножаберных жаберные щели формируются в эмбриогенезе характерным для всех позвоночных образом. На ранней стадии эмбрионального развития из энтодермальной выстилки переднего конца

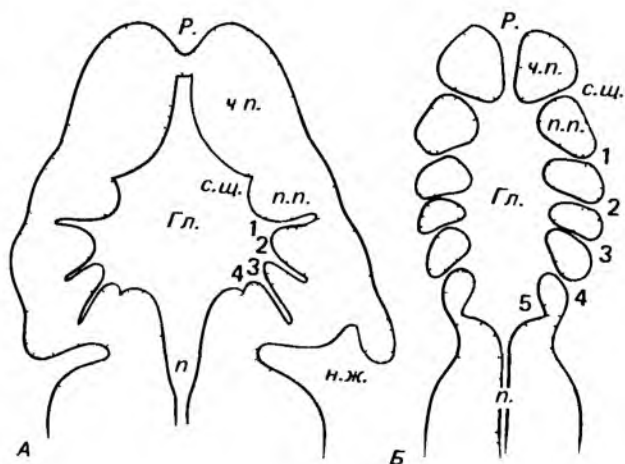


Рис. 253. Горизонтальные разрезы головы и глотки зародышей лягушки (*Rana*, А) и пластиножаберного (Б), иллюстрирующие развитие жаберных карманов. На А карманы формируются в виде узких щелей, которые здесь еще не открылись на поверхность. Рот также не прорвался. На Б все щели, кроме последней, открылись. п.— пища; н. ж.— формирующаяся наружная жабра; п. п.— подъязычная перегородка; Р— рот; ч. п.— челюстная перегородка; Гл.— глотка; с. щ.— спиракулярная щель; 1—5 — постспиракулярные жаберные щели.

зародышевой кишки выпячиваются парные карманы. Вытягиваясь в направлении поверхности тела, они прободают переднюю часть мезодермальных боковых пластинок и смыкаются с выпячиваниями поверхностной эктодермы. Вскоре замыкающие пластинки прорываются, и эктодерма сливается с энтодермой, образуя единую выстилку жаберных щелей. После этого из выстилки щелей развиваются жаберные лепестки.

И у хрящевых, и у костных рыб жаберы, по-видимому, формируются из эктодермальной части эпителия щелей. Есть основания считать, что у круглоротых в порядке исключения лепестки формируются из энтодермы (но факты, говорящие в пользу этого, вызывают сомнение). Некоторые исследователи утверждали, что если жаберы круглоротых имеют энтодермальное происхождение, то они не могут являться истинными гомологами жабер рыб. Однако эту точку зрения, которая основана на вере в священность зародышевых листков, не нужно принимать слишком безапелляционно. Выстилка жаберных проходов как у круглоротых, так и у рыб включает и эктодерму, и энтодерму, которые полностью слились и, по-видимому, имеют сходные свойства. Формирование жаберы происходит, вероятно, благодаря воздействию на этот эпителий морфогенетических сил. Очевидно, и эктодерма, и энтодерма, находясь на месте формирования жаберы, подвержены влиянию этих сил.

Жаберные карманы образуют пару продольных рядов, и многие исследователи пытались соотнести жаберные перегородки с сегментарным расположением миомеров и связанных с ними скелетных образований и нервов. Однако существование какой бы то ни было реальной связи между этими двумя системами окончательно не доказано (см. рис. 196 и т. 2, с. 275). «Сегментация» жабер базируется на энтодермальных карманах; сегментация соматических мышц и связанных с ними образований базируется на мезодермальных сомитах; эти две системы образований представляются совершенно независимыми.

ЖАБРЫ У КОСТНЫХ РЫБ. Жаберы костных рыб (рис. 250, Г) имеют тот же принципиальный план строения, что и у акулотипных форм; однако наличие жаберной крышки обуславливает весьма существенные различия. В принципе она сравнима с недавно упоминавшейся крышкой химер, так как развивается в виде складки на гиоидной дуге. Правда, жаберная крышка костных рыб представляет собой костное образование в виде парной пластины панциря, распола-

гающей между головой и плечевым поясом (рис. 123, 170, 172). Межаберной крышкой и жабрами может находиться обширная оперкулярная полость. Наружное жаберное отверстие первоначально являлось большой серповидной щелью, выгнутой назад и расположенной непосредственно перед кровным плечевым поясом. Однако у некоторых специализированных костистых рыб это отверстие сильно уменьшается и приобретает округлое очертание.

У большинства костных рыб механизм дыхания похож на механизм дыхания акул, если не считать того, что здесь заменено расширение и сжатие отдельных жаберных щелей движениями жаберной крышки. При расширении оперкулярной полости и глотки закрывается наружное жаберное отверстие позади жаберной крышки, и вода входит в них через рот. Во время обратного движения (сжатия) находящиеся во рту складки закрывают рот, и вода выталкивается через щель за жаберной крышкой. Активное расширение оперкулярной полости, подсасывающее воду из глотки, обычно обеспечивает здесь относительно плавный, равномерный поток воды мимо жабер более эффективно, чем это доступно акулам. Некоторые костистые рыбы с негнувшимся телом используют поток воды через жабры как средство передвижения наподобие реактивного двигателя; такие формы, как скумбрия, наоборот, для создания потока воды через жабры используют быстрое плавание, держа при этом на ходу рот открытым. Отдельные жаберные септы не нужны костным рыбам в качестве защитных образований, и они не проступают (как у акул) наружу за пределы жаберных лепестков. У двоякодышащих рыб и многопера септы в умеренной степени развиты; между ними у костистых рыб редукция зашла так далеко, что на жаберных дугах исчезли септы между двумя слоями лепестков, и теперь эти слои простираются наружу без какой бы то ни было посторонней поддержки в качестве двух лопастей V-образной в сечении целой жабры (рис. 251, Б). Как и у акул, часто имеются жаберные тычинки; имеются также и жаберные лучи, но в отличие от пластиножаберных эти лучи на каждой дуге образуют два ряда, а не один, укрепляющие нежные жаберные лепестки.

У костных рыб, как и у типичных пластиножаберных, число нормальных жаберных щелей почти всегда равно пяти парам (рис. 252, В—Е). Однако многопер (как химеры) утратил последнюю пару щелей; отклонения от нормы также наблюдаются у некоторых костистых рыб. Распределение жабер по щелям подвержено различного рода модификациям. У лучеперых, за исключением некоторых примитивных форм (осетров, веслоноса, панцирников), утрачена жабра на передней поверхности первой щели; это и понятно, потому что первая щель, близко примыкающая к основанию жаберной крышки, находится в положении, неблагоприятном для создания потока воды. Австралийская двоякодышащая рыба *Neoceratodus* имеет полный комплект жабер, но та из них, которая расположена на передней стороне первой щели, не имеет кровоснабжения непосредственно от брюшной аорты и, следовательно, является ложной жаброй. У других двоякодышащих наблюдается дальнейшая редукция жабер; эти формы в значительной степени используют для дыхания вместо жабер легкие и фактически облигатно дышат воздухом. У *Lepidosiren* первая щель закрыта, но три целые жабры сохраняются. У *Protopterus* жабры редуцированы и уменьшены в размерах, и в числе. Все нормальные жаберные щели открыты, и имеется настоя-

щая, хотя и маленькая, жабра на передней поверхности первой щели, но две жаберные перегородки позади этой щели вообще не имеют жабер.

О том, что у костных рыб брызгальце имелось первоначально, свидетельствует его сохранение у выжившего целаканта и у трех современных групп костнохрящевых рыб. У всех остальных современных костных рыб оно утрачено, хотя у нескольких лучеперых на его прежнем месте находится слепой внутренний карман. Любопытно, однако, что у большинства лучеперых, несмотря на утрату брызгальца, сохранилась ложная жабра, которая была с ним связана. Спрятанная под краем жаберной крышки или по соседству, под основанием черепа, она иногда остается похожей на жабру; иногда же она образует небольшое скопление ткани в глубине от поверхности. Возможно, эта бывшая жабра выполняет сенсорную или эндокринную функцию, но характер этой функции неизвестен.

У морских костистых рыб и миног жаберы помимо дыхания выполняют и другую важную функцию. Как будет указано ниже (см. т. 2, с. 97—100), эти животные живут во внешней среде, имеющей большую концентрацию солей, чем их собственная «внутренняя среда». Осмотические процессы постоянно стремятся увеличить концентрацию солей внутри тела до летального уровня, и почки не способны полностью противодействовать этому. У миног и по крайней мере у некоторых морских костистых рыб клетки жаберного эпителия имеют способность извлекать лишнюю соль из крови и выделять ее в воду, текущую через жаберы (рис. 254). Более того, у пресноводных костистых рыб эти клетки могут активно поглощать соль. Жаберы костистых рыб функционально сходны с почками еще и в том отношении, что у них имеются железистые элементы, способные выделять конечные продукты азотистого обмена, такие, как аммиак.

У предковых костных рыб, по-видимому, легкие использовались в качестве дополнительных дыхательных органов, однако почти у всех лучеперых они позже

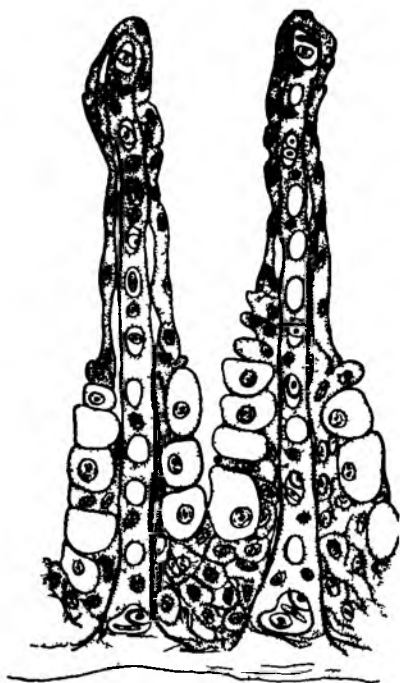


Рис 254 Два лепестка из жабры угря, крупные клетки в основании лепестков являются соль-секретирующими. Круглые просветы в среднем слое лепестков — это капилляры жабры (По Keys, Willmer)

преобразовались в гидростатический воздушный мешок (см. ниже), очень часто имеющий небольшое значение для дыхания или не имеющий его совсем. Тем не менее ряд современных костистых рыб живет в наши дни в условиях, при которых дыхание воздухом может стать необходимостью. Некоторые из них являются более или менее амфибиотическими, проводя часть жизни на суше; другие живут в загрязненной среде, где вода часто превращается в такую густую кашу, что использовать жабры для дыхания становится крайне затруднительно.

Большинство же таких рыб живет в тропических и субтропических областях, для которых характерны сезоны засухи. В сухой (и жаркий) сезон вода испаряется и площадь зеркала водоемов уменьшается; это означает, что число рыб на единицу объема воды увеличивается. Но чем выше температура воды, тем меньшее количество кислорода может раствориться в единице ее объема, а каждая рыба при интенсификации метаболизма, происходящей в результате повышения температуры, нуждается в большем количестве кислорода.

У ряда костистых рыб некоторое значение для дыхания имеет воздух, заглатываемый в пищеварительный тракт; при этом функцию газообмена выполняет эпителий плавательного пузыря или кишки, а у электрического угря (*Electrophorus*) фактически весь дыхательный газообмен происходит через богатые сосудами сосочки выстилки ротовой полости. У почти лишенных чешуи угрей кожа может осуществлять водное и воздушное «дыхание». Однако гораздо чаще в оперкулярных полостях или из них формируются структуры, заменяющие легкие; под жаберной крышкой эти структуры остаются влажными. Например, у различных сомов и лазающего по деревьям ползуна (*Anabas*) из

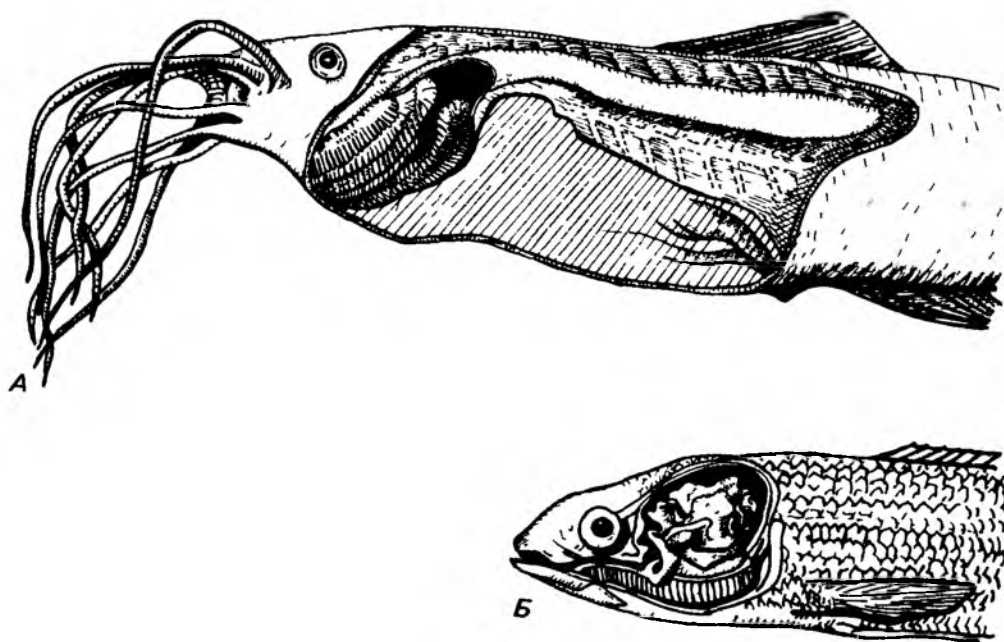


Рис. 255. Вспомогательные дыхательные органы костистых рыб. А. *Saccobranchius* — тропический сом; из оперкулярной полости назад тянется мешок, в некоторой степени похожий на легкое. Б. *Anabas* — ползун; оперкулярную полость занимает сложное складчатое образование — лабиринтовый орган. (По Giersberg, Rietschel.)

Ост-Индии, хорошо знакомого по научно-популярной литературе, в оперкулярных полостях позади жабер или над ними образовались розетки или ветвящиеся нити из обильно снабженного сосудами эпителия (рис. 255). В нескольких случаях сами эти полости образуют пару напоминающих легкие удлинненных мешков, которые тянутся назад внутрь туловища и выстланы дыхательным эпителием.

ЖАБРЫ У БЕСЧЕЛЮСТНЫХ Вернувшись к бесчелюстным, мы обнаруживаем, что у миног и миксин (рис. 250, А, Б) жабры так же хорошо развиты, как у челюстноротых, но устроены несколько иначе. Жаберные проходы имеют форму не щелей, а сферических мешков, соединенных узкими отверстиями с глоткой с одной стороны и внешней средой — с другой. У личинок миног жаберный аппарат представлен полужабрами на передней и задней поверхностях каждого мешка; у взрослых круглоротых жаберные лепестки опоясывают каждый мешок по всему периметру. Жаберный скелет образует латеральное кольцо из цельной, но упругую решетку (рис. 119; 163, А). Хорошо развитая мускулатура, управляющая этими образованиями, может сжимать мешки, благодаря чему достигается эффект насоса; вода выталкивается наружу через наружные отверстия мешков и через них же может всасываться, что позволяет продолжать дышать даже тогда, когда в процессе потребления пищи блокируется передний вход для воды в глотку.

У разных представителей этой группы вода поступает спереди различными путями. У личинок миног, как и у личинок миксин, ротовая полость ведет в нормально устроенную глотку, которая в свою очередь соединяется сзади с пищеводом. Однако в процессе метаморфоза в глотке происходят радикальные преобразования. Она расщепляется на две отдельные трубки (рис. 256). Верхний проход ведет назад, будучи ничем не отделен от ротовой полости, и обычно именуется пищеводом, хотя он, как мы только что отметили, происходит из глотки. Ниже находится широкая трубка, с которой связаны жаберные мешки; она оканчивается на заднем конце слепо, является чисто дыхательной частью

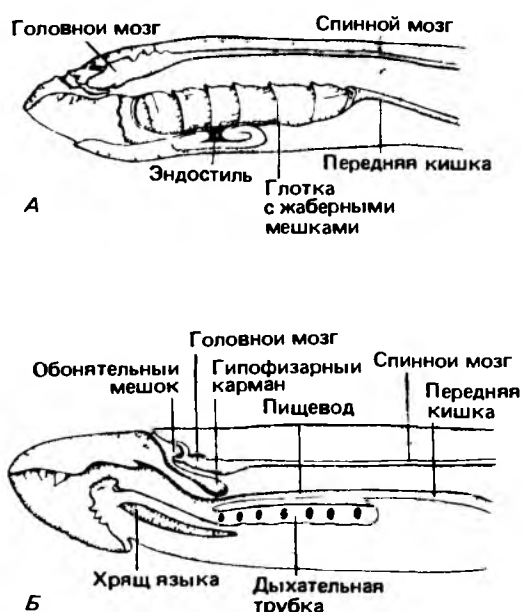


Рис 256 Сагиттальные разрезы личинки миноги — пескоройки (А) и взрослой миноги (Б), особое внимание следует обратить на то, что во взрослом состоянии глотка разделена на две части. Эндостиль личинки у взрослого животного превращается в щитовидную железу (не показана) (По Goodrich)

глотки и именуется поэтому **дыхательной трубкой** (*tuba respiratoria*). Вход в эту трубку загораживает специальный клапан — **парус** (*velum*); он позволяет полностью изолировать ее от пищеварительного тракта в то время, когда животное принимает пищу. У миксин такое подразделение глотки отсутствует, но имеется другое, столь же своеобразное приспособление: гипофизарный карман, открывающийся вместе с ноздрей, прорывается на другом конце в крышу глотки (см. рис. 17).

В отличие от обычного для челюстноротых набора из пяти нормальных щелей и брызгальца у большинства круглоротых наблюдается большее число жаберных мешков. Минога *Petromyzon* имеет семь пар мешков; у миксин их число варьирует от шести до четырнадцати. Кроме того, все миксины имеют на левом боку дополнительный непарный, лишенный жаберный проход, расположенный обычно позади ряда мешков и ведущий из глотки наружу. Число мешков у круглоротых и других бесчелюстных наводит на мысль, что у примитивных позвоночных число жабер было несколько выше, чем у современных рыб.

У круглоротых наблюдаются вариации в расположении напоминающих поры наружных отверстий жаберных мешков. У миног и пиявкоротой миксины *Bdellostoma* каждый жаберный мешок открывается отдельным отверстием. У другой миксины (*Paramyxine*) проходы мешков хотя и открываются отдельно, но на каждой из сторон тела сгруппированы очень тесно, а у обыкновенной миксины (*Myxine*) на каждой из сторон тела весь ряд проходов сливается у поверхности с образованием единого наружного отверстия (рис. 250, Б). Таким образом, здесь сформировалась конструкция, похожая в какой-то степени на конструкцию у рыб, имеющих жаберную крышку. Если у большинства позвоночных, и даже у миног, жаберы расположены близко к черепу, то у миксин они отодвинуты на некоторое расстояние назад. По-видимому, эти особенности являются адаптацией к их полупаразитическому образу жизни: даже когда голова полностью погружена в тело жертвы, жаберные отверстия остаются снаружи.

Личинка *Petromyzon*, пескоройка, проводит жизнь, наполовину зарывшись в дно ручья или пруда и питаясь микроскопическими, пищевыми частицами. Жаберная система образует аппарат для сбора пищи. Частицы, содержащиеся во входящем в рот потоке воды, отфильтровываются при прохождении через глотку и уносятся дальше по пищеварительному тракту системой мерцательных каналов, похожих на каналы у ланцетника и оболочников (т. 1, с. 32—36).

Очевидно, что эта функция сбора пищи является для жабер пескоройки не только не второстепенной, но даже более важной в данном случае, чем функция дыхания, которая могла бы в значительной степени выполняться кожей этого маленького мягкотелого животного. Это наводит на мысль, что у предков позвоночных собирание пищи было первостепенной функцией системы внутренних жабер, а дыхание, по-видимому, было первоначально лишь ее второстепенной функцией — настоящие жаберные лепестки, вероятно, появились в жаберных проходах позднее. То обстоятельство, что низшие хордовые также обеспечивают себя пищей посредством процеживания воды сквозь сильно развитую систему глоточных жаберных щелей, подтверждает это представление.

Дополнительные данные, свидетельствующие в пользу этого представления, можно получить при изучении самых древних бесчелюстных позвоночных — ископаемых щитковых (см. рис. 18, 19, 21). Мы располагаем многочислен-

ными данными о строении жаберной области этих палеозойских форм. Жаберный аппарат и глотка у них были сильно развиты. У одних — разнощитковых — жаберные мешки с каждой стороны тела открывались наружу общим отверстием, примерно как у миксин; у других — костнощитковых и бесщитковых — на боках или на брюшной поверхности тела располагался парный ряд круглых отверстий, что напоминает строение миног. Число жаберных мешков несколько варьировало, но ни одно до сих пор исследованное щитковое не имело их более двенадцати пар, что превышает число щелей у рыб, но не выходит за пределы изменчивости числа мешков у современных круглоротых. Внутреннее строение жаберного аппарата часто остается неизвестным или известно плохо, но в некоторых случаях он так хорошо сохранился, что его можно совершенно точно реконструировать (см. рис. 20, А). Вероятно, жабры щитковых отчасти служили для дыхания, поскольку твердый панцирь делал кожу мало пригодной для выполнения этой функции, но огромный относительный размер жаберного аппарата у форм, подобных изображенной на упомянутом рисунке, убеждает, что фильтрация пищи была у щитковых его главной функцией.

Эти данные по щитковым вместе с приведенными ранее данными по низшим хордовым с несомненностью позволяют сделать вывод, что эволюция глотки и жаберных щелей началась с их появления в качестве аппарата питания — этой функции отвечает их включение (в противном случае неуместное) в начальную часть пищеварительного тракта. Прохождение через этот аппарат непрерывного потока воды, из которого можно было легко получать кислород, по-видимому, благоприятствовало появлению в этом месте дыхательных структур; у предковых позвоночных этот аппарат выполнял двойную функцию, что мы наблюдаем в наши дни у личинки миноги. С образованием челюстей (или их аналогов у круглоротых) жаберная система в основном утратила функцию питания (правда, некоторые рыбы вторично вновь стали использовать фильтрацию через жаберные щели в качестве способа питания). Однако у типичных рыб глотка и жаберный аппарат, хотя и несколько уменьшились в относительном размере, по-прежнему остаются сильно развитыми и незаменимыми для дыхания структурами.

ГЛОТКА И ЖАБРЫ У ТЕТРАПОД. С появлением легких и последовавшим переходом позвоночных к наземному существованию произошло дальнейшее уменьшение размеров и значения глотки и жабер. У земноводных наблюдается переходная стадия. У обитающих в воде личинок этой группы по-прежнему имеются глоточные жаберные щели, но они сильно редуцированы. Костная жаберная крышка рыб-предков отсутствует; у бесхвостых амфибий формируется мешковидная оперкулярная полость, но она, вероятно, является новым личиночным приспособлением. Прежнее брызгальце редко открывается наружу и обычно бывает включено в слуховой аппарат. Из пяти типичных жаберных щелей у личинок хвостатых амфибий открыты три, а у личинок бесхвостых — четыре. Но в стенках этих щелей типичные внутренние жабры никогда не развиваются. Жаберные отверстия исчезают с окончанием личиночного периода развития: только у тех хвостатых земноводных, которые не проходят полный метаморфоз, сохраняются некоторые из щелей (от одной до трех). Функция щелей у личинок амфибий, по-видимому, состоит просто в формировании потока воды около наружных жабер (они будут описаны ниже), в которых у них происходит основной газообмен.

У зародышей всех амниот из глотки тоже выпячиваются наружу жаберные карманы, а внутрь, навстречу им, втягивается поверхность тела; но щели открываются лишь ненадолго у зародышей рептилий и птиц и лишь изредка — если это вообще происходит — у млекопитающих. У амниот жабры никогда не выполняют дыхательную функцию. У зародыша амниот консервативно воспроизводятся эмбриональные процессы бесчисленных поколений предков, но никогда не происходит настоящего онтогенетического повторения филогенеза, т. е. образования полноценно развитой жаберной системы, наблюдаемой у рыб-предков.

У взрослых амниот глотка едва ли сохраняет и остатки своего прежнего значения. Она сильно укоротилась, уступив место позади черепа для образования шеи — суженного отдела тела, внутри которого располагается удлинившийся пищевод. Легкие возникли у рыб из глотки, и вход в них по-прежнему находится в ее дне. Брызгальце сохраняется в измененном виде в связи с органом слуха; остальные жаберные щели во взрослом состоянии полностью исчезают.

НАРУЖНЫЕ ЖАБРЫ. У личинок амфибий и некоторых костных рыб имеются дополнительные дыхательные структуры в форме наружных жабер. Среди рыб они наблюдаются только у многопера и у африканских и южноамериканской двоякодышащих. У двоякодышащих они представлены четырьмя перистыми выростами с каждой стороны «шеи» над жаберными отверстиями. При жизни они имеют красноватый цвет благодаря обильному кровоснабжению, причем кровь поступает в них из артериальных дуг. У многопера (рис. 257) имеются сходные выросты, но их всего одна пара. Наружные жабры у рыб появляются на ранней стадии эмбриогенеза перед образованием жаберной крышки; они формируются из верхних концов следующих друг за другом жаберных перегородок. Вероятно, это древние специализированные производные системы внутренних жабер.

Климатические условия, которые (как мы отметили ранее) делают предпочтительным наличие легких, у тех же самых животных, очевидно, определяют и наличие наружных жабер. Дефицит кислорода в застоявшейся воде особенно неблагоприятен для молодых и растущих рыб, у которых интенсивность обмена веществ очень высока. Наружные жабры значительно увеличивают дыхательную поверхность и дают личинке возможность лучше использовать те бедные запасы кислорода, которые имеются в ее распоряжении. У лучеперых рыб наружные жабры столь же редки, как и легкие. Однако, поскольку они имеются у некоторых представителей обеих основных групп костных рыб, есть основание предположить, что (как и легкие) они имелись у предковых костных рыб и утрачены позже более продвинутыми лучеперыми и некоторыми мясистолапастными. Было бы чрезвычайно интересно узнать, имели ли акантодии какие-либо образования подобного рода; к сожалению, такие данные совершенно отсутствуют.

От настоящих наружных жабер следует отличать нити, тянущиеся наружу от внутренних жабер у различных рыб. Такие наружные нити наблюдаются на ранних стадиях у всех пластиножаберных. Они взвешены в белковой жидкости внутри оболочки яйца и, по-видимому, служат не только для дыхания, но и для всасывания питательных веществ; к моменту вылупления они исчезают. Довольно сходные с ними, но чисто дыхательные нити имеются у осетров и веслоносов, а также, как было отмечено ранее, у некоторых костистых рыб.

Наружные жабры хвостатых амфибий похожи на таковые их двоякодышащих родичей и представлены перистыми, кораллового цвета выростами, распола-

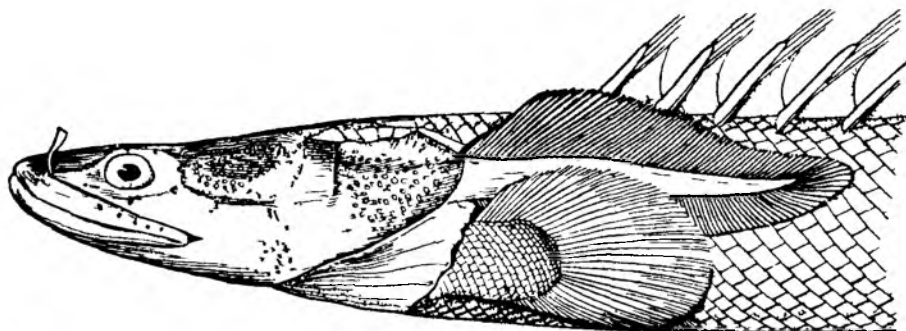


Рис. 257. Личинка примитивной африканской лучеперой рыбы многопера (*Polypterus*); большая наружная жабра начинается от верхней части подъязычной перегородки и тянется назад над грудным плавником. (Из Dean.)

гающимися над жаберными щелями личинки, обычно в количестве трех пар (см. рис. 83, Д, Е), формирующихся из третьей, четвертой и пятой перегородок. Вероятно, они имелись и у личинок типичных кистеперых рыб. Некоторые хвостатые амфибии остаются на стадии водных личинок в течение всей жизни; сохранение наружных жабр является диагностическим признаком этих форм. У гимнофион также развиваются наружные жабры, похожие на наружные жабы рыб и хвостатых амфибий. Бесхвостые имеют специфическую личиночную жаберную систему. На стадии раннего головастика у типичных лягушек и жаб прорываются четыре пары жаберных щелей. Однако их наружные отверстия прикрыты своеобразной оперкулярной складкой, не вполне гомологичной жаберной крышке рыб (у хвостатых амфибий может присутствовать небольшая оперкулярная складка). Она столь обширна, что покрывает нижнюю поверхность шеи и даже развивающиеся передние конечности; у большинства бесхвостых амфибий окруженная ею полость имеет только одно отверстие наружу, обычно находящееся на левой стороне. Эта обширная полость заполнена массой снабженных сосудами нитей. По крайней мере часть этой «жаберной ткани» происходит из наружных жабр, которые закладываются над жаберными щелями на ранней стадии до образования оперкулярной складки. Однако позже формируются дополнительные нити, которые начинаются между щелями более вентрально. Они, по-видимому, являются видоизмененными частями внутренних жабр; более того, очень вероятно, что вся система наружных жабр, и не только у бесхвостых земноводных, но также и у других амфибий и у рыб, первично образовалась в филогенезе из элементов внутренних жабр.

Многие представители всех трех отрядов амфибий развиваются не в водоемах, а в иных условиях, в которых им приходится дышать воздухом, начиная с ранней стадии развития. В этих случаях формируется множество различных типов дыхательных приспособлений; часто в качестве зародышевых или личиночных легких функционируют преобразованные наружные жабры.

У амниот наружные жабры исчезли без следа.

ПЛАВАТЕЛЬНЫЙ ПУЗЫРЬ

Для большинства лучеперых рыб характерно наличие плавательного (или воздушного) пузыря (*vesica pneumatica s. natatoria*) — вытянутого мешка, возни-

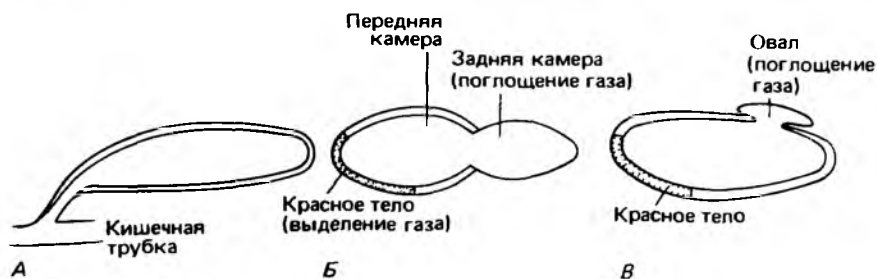


Рис. 258. Схемы продольных разрезов плавательного пузыря различных костистых рыб. А. Пузырь primitivного типа, открывающийся в кишку Б и В Пузыри закрытого типа, имеющие выделяющее газ красное тело и зону, поглощающую газ

кающего в виде дорсального выроста передней части пищеварительной трубки (рис. 258; 259, А—В; 261, В). Плавательный пузырь растяжим и наполнен воздухом или другими газами; его главная функция — это функция гидростатического органа. Удельный вес тканей рыбы (и любого позвоночного) немного больше, чем удельный вес морской воды. Наполнение и опустошение плавательного пузыря изменяет удельный вес рыбы в целом, сообщая ей нейтральную плавучесть и тем самым помогая держаться в воде на различной глубине в соответствии с ее потребностями. Таким образом, ясно, что этот орган в высшей степени полезен для форм, живущих в океане или в других глубоководных водоемах.

Среди лучеперых самая primitivная форма — многопер — не имеет плавательного пузыря как такового, а имеет вместо него парные вентральные легкие. Однако у других современных низших лучеперых рыб присутствует типичный дорсальный плавательный пузырь; он сохраняется и у большинства костистых рыб. Нет его, например, у обитающих на дне камбал, для которых гидростатический орган просто-напросто бесполезен, но даже у них он имеется в эмбриогенезе. Представляется несомненным, что дорсальный плавательный пузырь сформировался рано в эволюции лучеперых рыб; возможно, он указывает на то, что она проходила в море (легкие в море бесполезны). Его нет ни у какой другой группы рыб.

У primitivных костистых рыб и низших лучеперых в плавательный пузырь из пищеварительного тракта вверх по дорсальной брыжейке ведет воздушный канал (*ductus pneumaticus*). У низших лучеперых этот канал короткий и широкий и может начинаться от заднего конца глотки. Но у костистых рыб он становится узкой и зачастую длинной трубкой, обычно начинающейся от пищевода, а в некоторых случаях даже от более задних частей кишки. Наконец, у большого числа продвинутых костистых рыб эта связь с пищеварительным трактом полностью утрачена; такое состояние называется «закрытопузырным».

Плавательный пузырь обычно имеет вид вытянутого овального мешка, лежащего над целомической выстилкой брюшной полости и под спинной аортой и позвоночным столбом. Его форма изменчива; часто он бывает подразделен перегородкой на переднюю и заднюю части. Окружающая его эластичная соединительная ткань позволяет ему расширяться, а гладкие и поперечнополосатые мышечные волокна осуществляют его сжатие.

У некоторых primitivных мелководных рыб воздух поступает в пузырь через

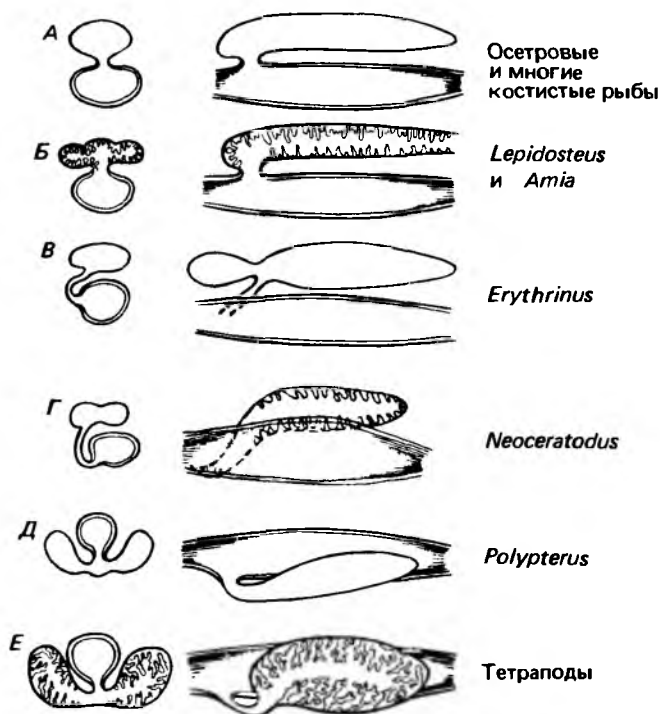


Рис. 259. Схемы поперечных и продольных разрезов плавательного пузыря или легких различных рыб и тетрапод. А. Типичный дорсальный плавательный пузырь лучеперых. Б. Пузырь костных ганоидов со складчатой внутренней поверхностью, способной в некоторой степени выполнять дыхательную функцию. В. Необычный пузырь одной костистой рыбы — он открывается в кишку сбоку, напоминая переходную стадию от легкого к дорсальному пузырю. Г. Двухлопастное легкое австралийской двоякодышащей рыбы — оно переместилось дорсально, но по-прежнему открывается в кишечную трубку снизу. Д. Вентральное легкое архаичной лучеперой рыбы многопера; это, по-видимому, первичный тип строения, предшествовавший всем другим типам легких и плавательных пузырей. Е. Легкие наземных позвоночных со сложным внутренним строением. Поперечные разрезы показаны спереди, а продольные — с левой стороны. (По Dean.)

воздушный канал. Но даже у многих форм, у которых канал имеется, он служит только для удаления газа, а в большинстве случаев и для пополнения, и для удаления газообразного содержимого плавательного пузыря служат его собственные внутренние механизмы. В передней части пузыря большинства костистых рыб находится красное тело (*corpus rubrum*), которое обязано своим названием помещающейся в нем чудесной сети из капилляров — *rete mirabile*. Оно является выделяющим газ органом (газовой железой), которому часто приходится работать против значительного давления; для того чтобы этот орган мог справляться со своей задачей, капилляры сети образуют противоточные обменники. Выделяемый им газ, как и воздух, состоит из азота, кислорода и двуокиси углерода, но в других соотношениях. В задней части пузыря (или в задней камере, когда их две) находится ткань, поглощающая газ. У примитивных форм она представлена обширной зоной тонкого эпителия на основной поверхности пузыря. Но у продвинутых форм поглощающая ткань сосредоточена в овале — потайном кармане, который может закрываться при помощи сфинктера.

Плавательный пузырь используется костистыми рыбами в основном как гидростатический орган, однако в некоторых случаях он может иметь и другие функции. Как будет отмечено ниже (см. т. 2, с. 236), у некоторых групп костистых рыб он участвует в проведении звука к внутреннему уху. В других случаях он имеет противоположную функцию — издает звуки, вибрируя под действием прикрепляющихся к нему мышц. Кроме того, иногда он является дополнительным, воздушным органом дыхания. Эта его функция хорошо развита у панцирников и ильной рыбы — примитивных пресноводных лучеперых, а также наблюдается у нескольких пресноводных относительно примитивных костистых рыб. У этих рыб внутренняя поверхность пузыря имеет выраженное ячеистое строение (рис. 259, Б), напоминая легкие и резко отличаясь от гладкой выстилки, характерной для большинства костистых рыб.

По своему дорсальному положению и непарности плавательный пузырь сильно отличается от легких. Однако большинство анатомов полагает, что эти органы являются в некотором роде и до некоторой степени гомологичными образованиями. Мы обсудим это подробнее после рассмотрения ранней эволюции легких.

ЛЕГКИЕ

У типичных позвоночных с воздушным дыханием жабры заменяются легкими — органом, с помощью которого кислород поступает в кровь и затем в ткани. Функциональное сходство легких и жабер дополняется сходством происхождения, поскольку и те, и другие — производные глотки, хотя легкие структурно обособлены от жабер. У большинства тетрапод аппарат воздушного дыхания имеет характерное строение, которое мы коротко обрисуем в этом разделе (рис. 260). Вход в эту систему образован срединным отверстием в дне глотки — гортанной щелью (glottis). Сразу за гортанной щелью проход расширяется в камеру — гортань (larynx); от нее тянется назад вентральнее пищевода непарная трубка — трахея (trachea), разделяющаяся затем на два главных бронха (bronchi principales) — по одному к каждому легкому. Первоначально расположенные вентрально парные легкие (pulmones) могут разрастаться и занимать латеральное или даже дорсальное положение в передней части целомических полостей.

В эмбриогенезе легкие вначале возникают в виде вентрального выпячивания дна глотки, срединного по положению, но во многих случаях отчетливо двухло-



Рис. 260. Дыхательная система человека (вид с вентральной стороны). Легкие вскрыты, чтобы были видны бронхи. (По Toldt.)

пастного уже на ранней стадии. Разрастаясь назад, этот энтодермальный карман разделяется на пару выростов, из которых формируются легкие; к нему прилежит ткань мезенхимного происхождения, которая укрепляет его стенки и дает скелетные элементы гортани, трахеи и бронхов.

СТРОЕНИЕ ЛЕГКОГО. Внутренняя поверхность легкого и его отделений выстлана эпителием энтодермального происхождения; над кровеносными капиллярами он может быть крайне тонким. Наружная поверхность, обращенная к главной полости тела или ее отделению, покрыта целомическим эпителием. В стенке легкого содержится то или иное количество соединительной ткани, гладкие мышечные волокна и множество кровеносных сосудов. У многих рептилий и у млекопитающих легкое представляет собой губчатое образование с воздушными ходами — бронхами и расходящимися от них бронхиолами (bronchioli) — и маленькими концевыми мешочками — альвеолами (alveoli), через стенки которых происходит обмен двуокиси углерода на кислород (рис. 260, 262). Легкое богато снабжено кровеносными капиллярами, которые ответвляются от специальной легочной артерии, идущей от артериальной дуги последней жаберной перегородки или (у высших тетрапод) от самого сердца (см. т. 2, с. 165). Из легкого кровь возвращается по легочной вене в сердце. Между кровью и полостью легочных альвеол находятся только тонкие мембраны, сквозь которые легко может происходить диффузия газов.

Легкие рыб, которые ими обладают, и амфибий имеют относительно простое внутреннее строение. Естественно, что эффективность легкого в основном зависит от площади поверхности, служащей для газообмена. У продвинутых тетрапод, для которых свойственна более высокая активность и большая потребность в кислороде, площадь дыхательной поверхности увеличивается не столько за счет увеличения размера легких, сколько за счет усложнения их внутренней дифференцировки. Здесь, как обычно, стоит проблема соотношения поверхности и объема; у крупных животных легкие должны непропорционально увеличиваться в размерах или приобретать более сложную дифференцировку, чтобы увеличение площади их поверхности соответствовало росту объема тканей, нуждающихся в кислороде.

Для воздушного дыхания у тетрапод в норме имеются легкие, однако они порой отсутствуют у амфибий, и у многих наземных представителей этого класса процесс «дыхания» в значительной степени осуществляется другими образованиями. Обмен кислородом и двуокисью углерода с воздухом может происходить на поверхности любой влажной слизистой оболочки, имеющей необходимое кровоснабжение. Хотя лягушки и жабы обладают легкими, у многих из этих животных они играют сравнительно небольшую роль. Наблюдая за лягушкой, можно заметить, что дно ротовой полости у нее периодически опускается и поднимается. За счет этих движений ротовая полость расширяется и сжимается, втягивая и выталкивая воздух через ноздри; влажный эпителий ротовой полости работает вместо легких. У многих современных амфибий влажная кожа имеет даже большее значение как дыхательный орган, чем ротовая полость. Кожа в данном случае сильно васкуляризована и оказывается столь эффективной, что у некоторых хвостатых амфибий удовлетворительно справляется с дыханием при полном отсутствии легких.

ЛЕГКИЕ У РЫБ. Наиболее типичное строение легких мы наблюдаем у тетрапод,

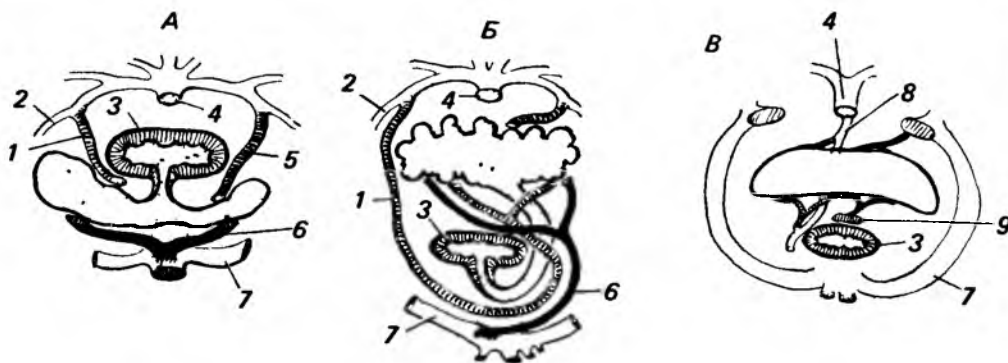


Рис. 261. Схемы поперечных разрезов тела костных рыб (фрагменты, вид сзади), показывающие расположение легкого или плавательного пузыря и связанных с ними кровеносных сосудов. А. Прimitивная лучеперая рыба *Polypterus* с вентральным раздвоенным легким. Б. Двоякодышащая рыба *Neoceratodus* с единым легким, дорсальным по положению, но открывающимся в кишечную трубку снизу. В. Костистая рыба с плавательным пузырем (канал утрачен). Легкие снабжаются артериями от последней пары артериальных дуг; на Б сосуд, идущий от левой дуги, огибает кишку снизу, показывая путь перемещения легкого в дорсальное положение. У костистой рыбы плавательный пузырь снабжается артериями от спинной аорты (через чревную артерию). Из легких кровь возвращается по венам прямо в сердце. У *Neoceratodus* вены аналогично артериям проходят асимметрично. Из плавательного пузыря кровь возвращается в сердце нормальным для внутренних органов путем. 1 — левая легочная артерия; 2 — шестая артериальная дуга; 3 — пищевод; 4 — спинная аорта; 5 — правая легочная артерия; 6 — легочная вена; 7 — общая кардинальная вена (кьювьеров проток); 8 — чревная артерия, посылающая у костистых рыб ветви к плавательному пузырю; 9 — воротная вена печени, обслуживающая у костистых рыб часть плавательного пузыря. (Из Goodrich.)

хотя на самом деле эти органы филогенетически являются более древними образованиями. Легкие имеются у двоякодышащих рыб, которые благодаря им получили свое название, и, по-видимому, имелись у их близких родичей — древних кистеперых, — от которых, вероятно, произошли тетраподы. Кроме того, легкие имеются у многопера — самого примитивного современного представителя лучеперых костных рыб.

Легкие рыб имеют простое строение. У многопера (рис. 259, Д; 261, А) отверстие (со сфинктером) в дне глотки ведет в раздвоенный мешок; его доли тянутся назад по обеим сторонам от пищевода, а правая доля, гораздо более длинная, продолжается назад и вверх, внедряясь в брыжейку над кишкой. Внутри легкого образуется лишь небольшое число складок. Если не считать удлиненности правой доли, то этот тип легких, по-видимому, следует рассматривать как первичный, близкий к простым легким амфибий (рис. 259, Е).

У двоякодышащих рыб этот общий план строения видоизменен (рис. 259, Г; 261, Б). Вход, как всегда, расположен в дне глотки. Однако система отличается асимметрией: длинный и неразветвленный входной канал огибает пищевод сбоку и ведет вверх к дорсально расположенному легкому или легким. Легкое является более совершенным, чем у многопера, потому что оно в некоторой степени подразделено изнутри на карманы и альвеолы. У австралийской двоякодышащей рыбы легкое представляет собой единое, хотя и двухлопастное, образование, но у африканского и южноамериканского родов оно явственно парное.

Прохождение канала наводит на мысль, что дорсальное положение легких двоякодышащих вторично; это — результат заворачивания всей системы вверх вокруг правой стороны кишки. Веским доводом в пользу этого предположения служит кровоснабжение легкого (рис. 261, Б). Если бы дорсальное положение было первичным, следовало бы ожидать, что артериальное кровоснабжение будет выполняться близлежащими сосудами достаточно простым способом. Однако на самом деле артерия левой стороны тела по пути к легким огибает пищевод снизу и затем проходит вверх справа от него; ее маршрут указывает путь миграции легких в филогенезе.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЛЕГКИХ. Хотя у рыб, имеющих легкие, имеются также и жаберы, легкие все же являются важным дыхательным органом; действительно, если африканская двоякодышащая рыба не будет иметь доступа к воздуху, то она задохнется и утонет. Выше уже говорилось (см. т. 1, с. 70) о климатических условиях с засушливыми периодами, при которых легкие приобретают большое значение для выживания тех немногих современных тропических рыб, которые их имеют, и о том, что такие условия были, вероятно, широко распространены в девонском периоде, когда появились костные рыбы. О наличии легких в качестве вспомогательных дыхательных органов у всех групп ранних костных рыб свидетельствует тот факт, что они характерны не только для мясистолапастных, но также и для самой примитивной из современных лучеперых рыб. Быть может, легкие появились еще раньше в эволюции позвоночных. У современных хрящевых рыб они полностью отсутствуют, но палеонтологические данные указывают на присутствие у девонского представителя панцирных рыб пары вентральных глоточных карманов, которые, возможно, являлись недоразвитыми легкими; если это и в самом деле легкие, то не исключено, что они были характерны для всех примитивных челюстноротых.

Каким образом легкие появились в филогенезе, не совсем ясно. Однако, как мы отмечали, дыхание воздухом может осуществляться через любую влажную и проницаемую поверхность, и, возможно, у некоторых древних рыб эту функцию выполняла выстилка ротовой полости и глотки, примерно так, как у амфибий в наши дни. Любой карманообразный вырост глотки, увеличивающий дыхательную поверхность, конечно, был бы выгоден. У амфибий легкие иногда появляются на ранних стадиях эмбриогенеза в виде выростов, которые выглядят как дополнительная пара жаберных карманов. Вполне вероятно, что древнейшие легкие и представляли собой видоизмененную заднюю пару глоточных карманов. Вместе с тем они могли быть и новой парой выростов глотки, подобных выростам, наблюдаемым у некоторых современных костистых рыб (см. рис. 255, А).

ЧТО ПЕРВИЧНО — ЛЕГКИЕ ИЛИ ПЛАВАТЕЛЬНЫЙ ПУЗЫРЬ? Если согласиться с большинством исследователей этого вопроса, что легкие и плавательный пузырь гомологичны, то которая из этих структур первична? Ранние авторы как само собой разумеющееся считали, что плавательный пузырь предшествовал легким, поскольку плавательный пузырь — это орган рыб, а легкие характерны для тетрапод. Но анализ доступных ныне данных убеждает в том, что, несмотря на кажущуюся обоснованность старой теории, имеет место обратное: легкие древнее. Плавательный пузырь присущ только одной группе костных рыб — лучеперым, — тогда как самый примитивный представитель этой группы, а также представители мясистолапастных имеют легкие. Таким образом, плавательный пузырь должен

был, по-видимому, сформироваться в ходе эволюции лучеперых из более древнего и широко распространенного образования, подобного легким.

Переход у лучеперых от легких к плавательному пузырю можно связать с их историей. Легкие были адаптацией раннедевонских костных рыб для выживания во время сезонов засухи. Легкие по-прежнему дают преимущество немногим обладающим ими рыбам, живущим в тропических районах, в которых сходные условия существуют в наши дни. Большинству же лучеперых легкие стали не нужны. Находясь вентрально, легкие делают рыбу неустойчивой; если бы могло произойти смещение этих воздушных мешков вверх, в положение плавательного пузыря, то была бы достигнута большая устойчивость; это и случилось у двоякодышащих и у лучеперых рыб. Но еще важнее, что в дальнейшем лучеперые рыбы в огромных количествах переселились в моря, где, вероятно, возникли костистые рыбы. В океанах нет засух и нет надобности, а обычно и возможности дышать воздухом. Вместе с тем плавательный пузырь был бы очень полезен для обитателей толщи воды в качестве гидростатического органа.

У современных лучеперых не представлены удовлетворительные промежуточные стадии между легкими многопера и плавательным пузырем более прогрессивных форм. Однако двоякодышащие, хотя, конечно, и не принадлежат к этой группе, демонстрируют способ такого перехода. Легкие двоякодышащих открываются в глотку снизу посредством канала, но фактически находятся в дорсальном положении, как и плавательный пузырь, а у *Neoceratodus* присутствует только одно срединное дорсальное легкое. Предполагаемые трансформации плавательного пузыря должны были, кроме того, сопровождаться перемещением отверстия канала и изменением кровоснабжения; одну из ныне живущих костистых рыб можно рассматривать как переходную стадию по первому из этих параметров (рис. 259, В).

ЛЕГКИЕ У НИЗШИХ ТЕТРАПОД. Легкие амфибий слабо усовершенствованы по сравнению с легкими рыб и относительно малоэффективны. У некоторых хвостатых земноводных внутренние стенки легких остаются гладкими; однако обычно у амфибий на них образуются перегородки — складки, содержащие соединительную ткань, которые несколько увеличивают дыхательную поверхность и придают внутренней поверхности легкого ячеистый вид (рис. 262, А).

Из рептилий у гаттерии, змей и многих ящериц легкие усовершенствованы очень незначительно (рис. 262, Б). Они по-прежнему являются мешковидными

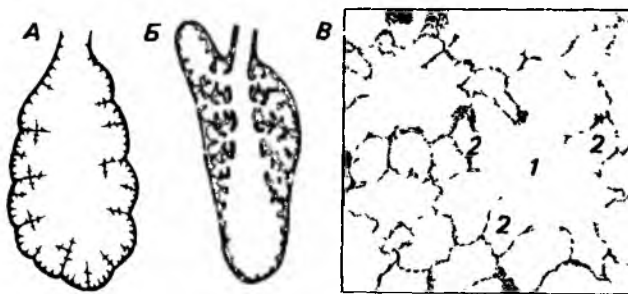


Рис. 262. Схемы разрезов легкого бесхвостой амфибии (А) и ящерицы (Б). В. Разрез небольшого участка легкого человека (увеличено примерно в 50 раз), показывающий его сложное строение. 1 — альвеолярный ход — самый мелкий элемент системы ходов; 2 — альвеолы, к которым он ведет. (А — по Vialleton; Б — по Goodrich.)

образованиями, стенки которых слабо подразделены изнутри на альвеолярные кармашки. Заметим, между прочим, что у разнообразных безногих ящериц, змей, а также у безногих амфибий в удлинённом теле бывает в какой-то степени развито только одно легкое — обычно правое; только у амфисбен более крупным или единственным остается левое легкое. У некоторых ящериц, у черепах и крокодилов легкие становятся более сложными. Перегородки, первоначально слабо внедряющиеся в полость мешка, глубоко врастают внутрь и сложным образом подразделяются, придавая легкому в целом выраженное губчатое строение. Вдоль всего легкого идет главная центральная трубка, которая продолжает бронх, ведущий от трахеи. От нее в стороны между главными перегородками ведут ответвления, которые затем подразделяются и в конце концов достигают альвеол.

У амфибий вследствие редукции ребер легкие наполняются посредством заглатывания воздуха — по принципу нагнетательного насоса; у рептилий (и амниот вообще), обладающих грудной клеткой, действует всасывающий насос. У большинства рептилий вытянутые легкие лежат в общей полости тела. Осевые мышцы поднимают ребра и увеличивают объем туловища в целом; воздух всасывается в легкие, которые расширяются, чтобы занять это дополнительное пространство. У некоторых рептилий имеются небольшие воздушные мешки, подобные большим мешкам птиц, которые будут описаны ниже. У крокодилов образуется перегородка, несколько напоминающая диафрагму млекопитающих. У черепах ребра, естественно, неподвижны, и эти животные для дыхания используют главным образом движения грудных конечностей и их поясов, которые вызывают расширение и сжатие полости тела и заключенных в ней легких.

ЛЕГКИЕ У ПТИЦ. У птиц с их высокой интенсивностью обмена веществ и вытекающей из этого потребностью в больших количествах кислорода легочный аппарат превратился в сложную систему образований. Сами легкие относительно малы и компактны. Но они дают многочисленные выросты — парные **воздушные мешки** (*sacci pneumatices*), которые внедряются во все основные части тела (рис. 263, А). Пара шейных мешков тянется вверх вдоль шеи; ключичные мешки (обычно слившиеся в один межключичный) находятся под вилочкой; две пары грудных мешков располагаются в грудной области; пара брюшных мешков тянется далеко назад между внутренностями. С образованием этих мешков связано сложное подразделение полости тела (см. рис. 225). У большинства птиц дополнительные воздушные выросты этих мешков внедряются в некоторые кости и частично замещают костный мозг. Выстилка воздушных мешков обычно бывает гладкой; таким образом, они имеют небольшое значение в качестве дыхательной поверхности (они могут лишь в качестве охлаждающего устройства участвовать в регуляции температуры тела). Тем не менее они играют главную роль в вентиляции легких. У птиц, как и у других амниот, дыхательный механизм работает по принципу всасывающего насоса, но само легкое расширяется и сжимается слабо. Воздух всасывается внутрь посредством движения ребер вперед и вверх и движения грудины вперед и вниз. Суммируясь, эти движения увеличивают туловище в объеме. Во время полета работа мышц крыльев вызывает движения скелетных элементов, которые тоже могут влиять на расширение и сжатие грудной клетки. Большая часть вдыхаемого воздуха проходит через легкие насквозь по трубкам, продолжающим главные бронхи, прямо в задние воздушные мешки; существенного газообмена по пути не происходит. Но эти мешки связаны не

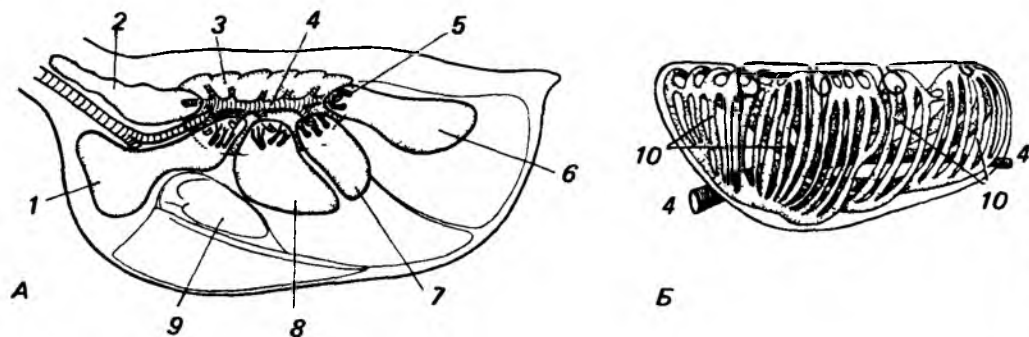


Рис. 263. А. Схема расположения воздушных мешков в туловище птицы (вид левых мешков с латеральной стороны). 1 — ключичный мешок; 2 — шейный мешок; 3 — левое легкое; 4 — главный бронх, идущий через легкое и ведущий из трахеи в задние воздушные мешки; 5 — бронхи, возвращающие воздух из задних мешков к дыхательной поверхности легкого; 6 — брюшной мешок; 7 — задний грудной мешок; 8 — передний грудной мешок; 9 — сердце. Б. Схема воздушных ходов левого легкого птицы (вид с латеральной стороны). Главный бронх (4) проходит через все легкое к брюшному мешку. По пути он посылает ветви к другим задним воздушным мешкам и к парабронхам (10). Последние соединены обоими концами с бронхами. Выемки в верхней стороне контура легкого — это отпечатки ребер. (А — по Goodrich; Б — по Locy, Larsell.)

только с продолжениями главных бронхов, через которые в них входит воздух, — они соединены более мелкими возвратными бронхами с самими легкими; когда на выдохе воздух выталкивается из задних мешков, он проходит через эти ходы в дыхательные трубочки легких и при следующем вдохе — в передние воздушные мешки. Этот односторонний поток поддерживается сложным способом; клапаны отсутствуют.

Строение самого легкого у птиц уникально для позвоночных. У других амниот дыхательные поверхности находятся в «слепых» альвеолах. Ничего подобного нет в легких птиц; каждый проход открыт на обоих концах, так что происходит истинная циркуляция воздуха (рис. 263, Б). Внутри легкого система трубочек — парабронхов (parabronchi) — образует сквозной путь из бронхов через легочную ткань и опять в бронхи; дыхательный газообмен происходит в губчатой ткани, окружающей парабронхи (рис. 264).

ЛЕГКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ. У млекопитающих легкие велики, но имеют несколько более простое строение, чем у птиц. Они относительно коротки в передне-заднем направлении, но широки и часто имеют дольчатое строение; вместе с сердцем, лежащим между ними, они занимают большую часть грудной клетки. Легкие подразделены на крошечные, но чрезвычайно многочисленные альвеолы (рис. 262, В), в которые воздух проходит по ветвящейся системе крупных, затем мелких бронхов и, наконец, бронхиол (bronchioli); альвеолы собраны гроздьями на конечных альвеолярных ходах наподобие виноградных кисти. Как показывает строение легких амфибий и примитивных форм рептилий, усложнение этих органов достигалось в филогенезе путем прогрессирующего развития больших и маленьких септ, которые формировали все более мелкие отделения полости мешка. Однако на уровне млекопитающих четче выражены уже, так сказать, альвеолярные «дырки», а не септальные «бублики». Здесь мы видим именно трубки и концевые альвеолы. Окружающие их мезодермальные ткани, по-види-

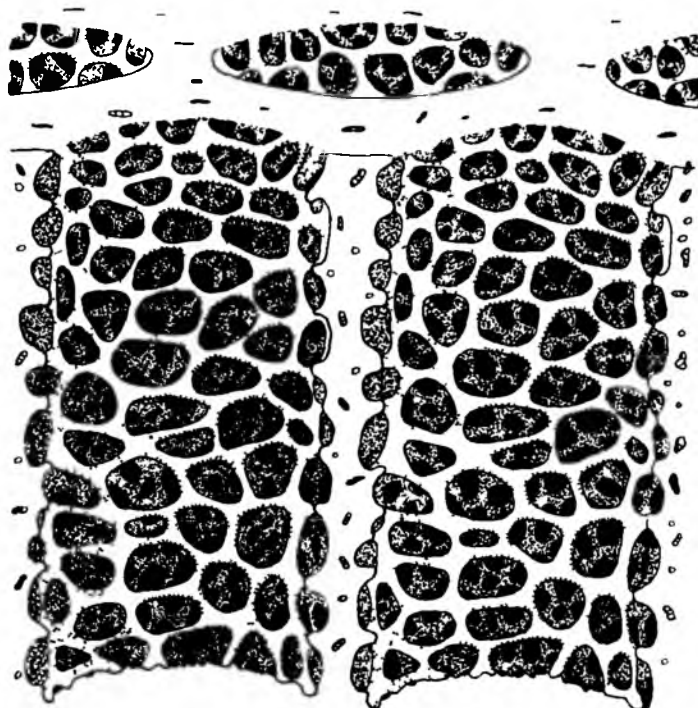


Рис. 264. Схема ультраструктуры легкого птицы, основанная на фотографиях, полученных с помощью сканирующего электронного микроскопа. Два парабронха показаны в продольном разрезе, а другие три (вверху) — в поперечном. Газообмен при дыхании происходит в многочисленных маленьких кармашках и губчатой ткани в стенках парабронхов, воздух проходит через парабронхи только в одном направлении (По Schmidt-Nielsen.)



Рис. 265. Поперечный разрез зародыша человека (8 недель), иллюстрирующий развитие легких, плевральных и перикардиальной полостей и сердца (Из Arey.)

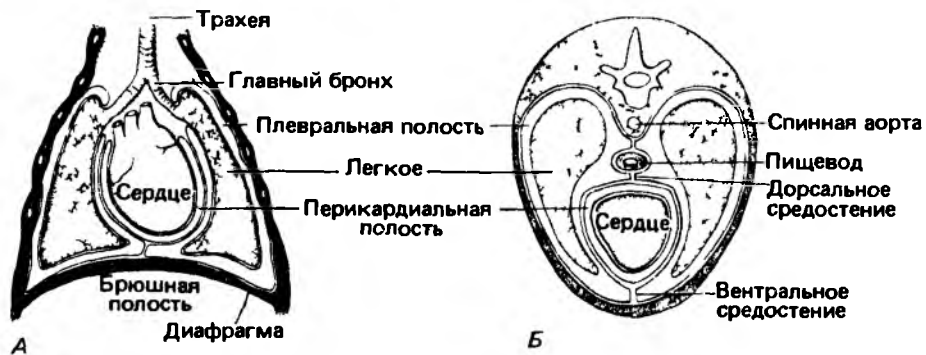


Рис 266 Схемы фронтального (А) и поперечного (Б) разрезов грудной клетки млекопитающего, показано расположение сердца, легких, плевральных и перикардиальной полостей

тому, играют относительно второстепенную роль в онтогенезе легких; у зародыша первичная легочная почка вторгается в сплошную массу мезенхимы (рис. 265), внутри которой путем многократного почкования и подразделения полостей в конечном счете формируется окончательная структура легкого.

Дыхание выполняется очень эффективным всасывающим механизмом. У примитивных амниот легкие находятся в общей целомической полости; в отличие от этого у млекопитающих грудная клетка отделена от брюшной полости сухожильно-мышечной перегородкой — диафрагмой (см. т. 2, с. 12) и каждое легкое лежит впереди от диафрагмы внутри отдельной плевральной полости (*cavum pleurale*) — отделения эмбрионального целома (рис. 266). Расширение грудной полости происходит отчасти за счет движения ребер вверх и наружу, как у рептилий и птиц. Однако большее значение имеет движение диафрагмы назад или вниз. Каждое легкое свободно лежит внутри своей плевральной полости, прикрепляясь только переднемедиальной стороной, через которую в него входят бронх и кровеносные сосуды. Движения ребер и диафрагмы расширяют грудную полость и, следовательно, плевральные полости; при их расширении легкие втягивают воздух, чтобы заполнить появившийся дополнительный объем.

ГОРТАНЬ (рис. 231, 267). С увеличением значения легких при наземном образе жизни вход в легкие дифференцируется с образованием гортани — расширенного преддверия трахеи. Полость гортани окружена комплексом хрящей или костей (см. рис. 164). Управляющие ими мышцы открывают и закрывают гортанную щель (*glottis*). Этот щелевидный вход из глотки у многих форм бывает защищен складкой, налегающей на него спереди; у млекопитающих она превращается в **надгортанник** (*epiglottis*), содержащий особый хрящ.

Многие тетраподы лишены голоса в настоящем смысле этого слова. Это относится к хвостатым и безногим амфибиям и к огромному большинству рептилий, хотя некоторые из этих форм могут издавать шипящие или рычащие звуки посредством резкого продавливания воздуха сквозь гортанную щель. У бесхвостых амфибии, нескольких ящериц и в первую очередь у большинства млекопитающих гортань является голосовым органом. Звуки создаются при помощи пары голосовых связок (*ligamenta vocalia*), содержащих эластичную ткань складок, которые натянуты в полости гортани. Эти связки могут плотно прижи-



Рис. 267. Гортань макака-резуса (вид сбоку). Выше, впереди от гортани, расположен подъязычный аппарат с его большими и малыми рожками. Макак-резус имеет резонирующую камеру в виде гортанного мешка. Показаны щитовидный, перстневидный и трахеальные хрящи и мембрана, соединяющая подъязычную кость со щитовидным хрящом. От щитовидного хряща к перстневидному идет мышца, которая покрывает большую часть последнего. Существует еще несколько маленьких мышц, принадлежащих гортани; они расположены глубже и здесь не видны. (По Geist in: Hartman, Straus, *Anatomy of the Rhesus Monkey*. Williams & Wilkins.)

маться друг к другу и тогда начинают вибрировать при прохождении между ними потока выдыхаемого воздуха¹.

У птиц гортань имеется, но голосовые связи отсутствуют; звуки издает специальный орган — **нижняя гортань** (syrinx) (рис. 268). Это образование несколько похоже на гортань, но расположено в воздушном проходе каудальнее (ниже) — обычно в том месте, где трахея разделяется на два главных бронха.

ТРАХЕЯ И БРОНХИ. У многопера легкое начинается прямо за отверстием из глотки, но у других животных, обладающих легкими, обычно имеется более или менее длинный непарный воздушный ход — трахея; как правило, она выстлана ресничным эпителием и имеет слизистые клетки и железы. У тетрапод она тянется от гортани до места раздвоения на главные бронхи (рис. 260). У бесхвостых и типичных хвостатых амфибий при их короткой шее трахея имеет незначительную длину; однако у некоторых длиннотелых хвостатых амфибий и у гимнофион трахея вытянута в виде трубки. У амниот, у которых голова и туловище разделены длинной шеей, трахея всегда присутствует, естественно меняясь в длине вместе с шеей. Некоторые птицы (например, лебедь-кликун) имеют дополнительный отрезок трахеи, свернутый под грудиной; возможно, он служит в качестве резонирующего устройства.

У змей задняя часть трахеи может усиленно снабжаться сосудами и работать по сути дела как часть легкого. Почти во всех случаях трахея укреплена хрящевыми образованиями, лежащими в ее стенках. У амфибий это конкреции довольно неправильной формы; у амниот это кольца, обычно неполные, кроме как у некоторых архозавров и птиц, у которых они могут быть не только полными, но и окостеневшими (см. рис. 164, 231, 266, 268).

У амфибий и некоторых рептилий легкие начинаются почти непосредственно от конца трахеи; однако у большинства амниот трахея, прежде чем достичь

¹ У бесхвостых амфибий звук может усиливаться резонирующими мешками — обычно парными, — которые открываются в дно ротовой полости. Резонирующие мешки могут также являться выростами самой гортани, как у гиббона или южноамериканских ревунов.

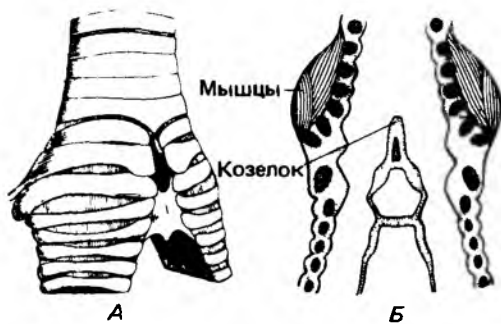


Рис. 258 Нижняя гортань певчей птицы (сороки). А. Внешний вид. Б. Разрез. Способные вибрировать мембраны, находящиеся на медиальных сторонах двух бронхов, сходятся в основании трахеи, образуя срединный непарный козелок (pessulus); на развилке трахеи между расширенными кольцами ее скелета могут образовываться дополнительные мембраны. Нижней гортанью управляет мускулатура из гипобранхиальной группы; она может быть очень сложной и сильно различается у разных групп птиц. (По Haescker.)

легких, раздваивается, образуя пару главных бронхов, которые также могут быть укреплены хрящевыми кольцами. Когда легкие достигают сложного внутреннего строения у некоторых рептилий, всех млекопитающих и птиц, главные бронхи продолжают в толще легких, где они делятся на более мелкие бронхи, разделяющиеся в конце концов на бронхиолы или парабронхи.

ПРОИЗВОДНЫЕ ГЛОТКИ

Несмотря на редукцию у высших классов позвоночных, глотка имеет важное значение у всех групп в качестве эмбрионального источника железистых образований. У рыб железы формируются из энтодермального глоточного эпителия.

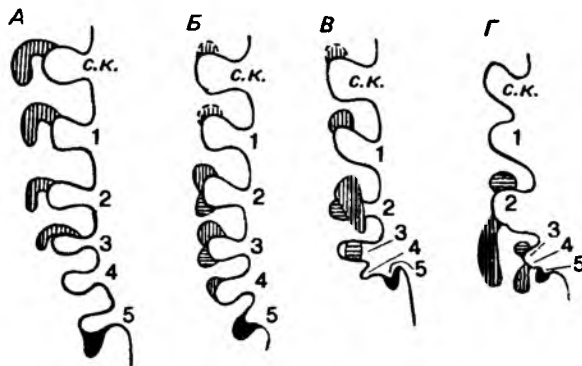


Рис. 269 Схемы жаберных карманов левой стороны глотки акулы (А), хвостатой амфибии (Б), ящерицы (В) и типичного млекопитающего (Г), показывающие эмбриональное происхождение тимуса, парашитовидных желез и ультимобранхиальных тел. Для наглядности каждый жаберный карман развернут на схеме дорсальной стороной вперед (на странице — вверх). Штриховым контуром обведены непостоянные компоненты тимуса; вертикальной штриховкой показан тимус; горизонтальной штриховкой — парашитовидная железа; сплошным черным цветом — ультимобранхиальное тело; с. к. — спиракулярный карман; цифрами обозначены постспиракулярные жаберные карманы. (В основном по Maurer.)

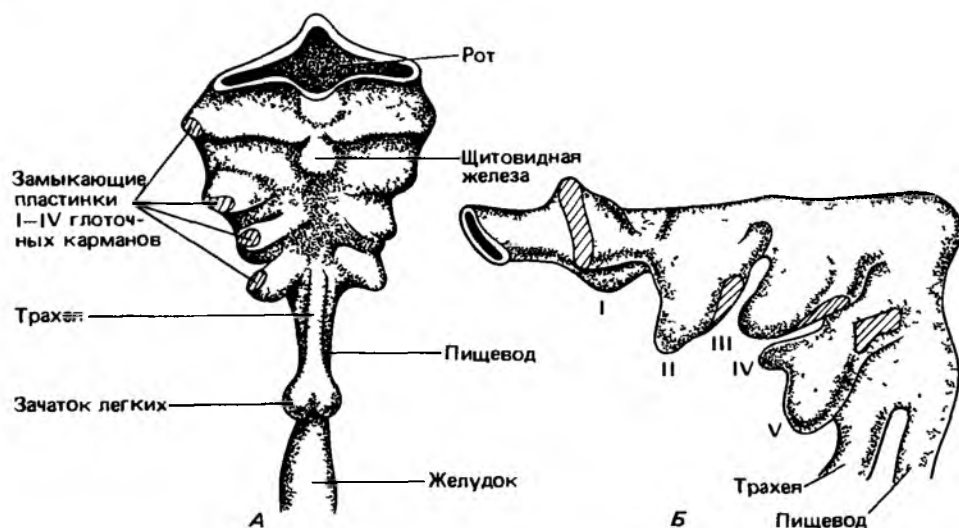


Рис. 270. Пластические реконструкции передней части кишечной трубки и ее выростов у зародыша млекопитающего (*Ното*). А. Вид снизу. Б. Немного более поздний зародыш (вид сбоку). Концевые замыкающие пластинки, отделяющие полости жаберных карманов от внешней среды, заштрихованы; карманы, в том числе спиракулярный (среднее ухо), обозначены римскими цифрами. (Из Arey.)

Эти образования столь же важны и для тетрапод. У костистых рыб эктодермальный жаберный эпителий может брать на себя функцию железы, выделяющей соль. Другие железы образуются у всех классов челюстноротых из энтодермального эпителия жаберных карманов. Эти железы формируются путем утолщения эпителия на дорсальных или на вентральных стенках карманов; утолщения позже обособляются от эпителия и превращаются в разного рода скопления ткани, замурованные в области горла у взрослого животного (рис. 269, 270). Некоторые из этих железистых производных карманов, в первую очередь парацистовидные железы, и щитовидная железа, формирующаяся в дне глотки, являются железами внутренней секреции; тимус имеет отношение к формированию лимфоцитов и к иммунным реакциям организма. Подробно эти структуры будут описаны в последующих главах.

Глава 12

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Ротовая полость и глотка, описанные в гл. 11, являются частью пищеварительной трубки. Но они образуют лишь ее преддверие, главной функцией которого исходно было собирание пищевых объектов. Переваривание — это функция остальной части пищеварительного тракта, которая может быть названа древним простым словом «кишка» в узком смысле. В настоящей главе будет рассмотрена кишка именно в этом смысле, вместе с ее выростами — печенью и поджелудочной железой.

ФУНКЦИИ КИШКИ. Функции кишки можно изложить в четырех пунктах.

1) **Транспорт.** Когда пищевые объекты собраны, они должны быть проведены по «разборочному конвейеру» следующих друг за другом отделов кишки, а отходы должны быть в конечном счете выведены через задний проход в виде фекалий. 2) **Физическая обработка.** Хотя пища может поглощаться уже в виде мелких частиц или размельчаться во рту посредством пережевывания, она часто поступает в кишку крупными комками, которые для эффективности их химического расщепления должны быть предварительно разделены на более мелкие. Кроме того, для того чтобы придать пище консистенцию пасты (в таком виде она легче переваривается), к ней должны быть добавлены жидкие вещества. 3) **Химическая обработка.** Это и есть переваривание в собственном смысле — расщепление еще не пригодных для клеток тела питательных веществ, содержащихся в пище, на относительно простые соединения, которые пригодны для использования. 4) **Всасывание.** Когда химическое расщепление завершено, пригодные продукты всасываются стенкой кишки и уносятся по сосудам к клеткам и местам запасаания.

В некоторых случаях передние отделы пищеварительного тракта могут быть покрыты ресничками, однако транспорт является главным образом функцией висцеральной мускулатуры, которая одевает пищеварительную трубку по всей ее длине. На переднюю часть собственно кишки (пищевод) может в различной степени распространяться от глотки поперечнополосатая мускулатура. На остальной части трубки мускулатура состоит из гладких мышечных клеток; обычно имеется слой продольных и слой кольцевых волокон, которые идут вдоль кишки или вокруг нее несколько по спирали (см. рис. 273). Эти мышечные волокна иннервируются нервами автономной (непроизвольной) нервной системы, которые могут или стимулировать, или подавлять их активность; на них могут также воздействовать гормоны. Однако в значительной степени они работают вполне независимо от какого бы то ни было центрального управления, стимулируемые сокращением соседних волокон или местной нервной сетью. Главным способом транспортировки пищи является перистальтика — следующие друг за другом

волны мышечного сокращения вызывают образование сужений кишки, которые перемещаются назад и толкают пищу перед собой.

Пища, поступившая в пищеварительный тракт, для эффективности ее химического расщепления должна быть предварительно превращена в мягкую массу — химус. Это превращение достигается главным образом за счет работы мускулатуры. В этом случае (в отличие от перистальтики) наиболее эффективны ритмичные сокращения мускулатуры накапливающих пищу отделов кишки и в первую очередь — желудка. Эпителий кишки по всей ее длине содержит слизистые клетки или вырабатывающие слизь железы; образуемая ими слизь облегчает прохождение пищи и, кроме того, придает ей нужную консистенцию.

Клетки тела нуждаются в кислороде, воде, ряде неорганических солей, глюкозе, жирах, аминокислотах и небольших количествах других органических соединений — витаминов, которые сами клетки не могут производить. Кислород поступает главным образом через жабры или легкие; все остальные ингредиенты животное должно получать с пищей, попадающей в пищеварительный тракт и после всасывания доставляемой в клетки (или в печень — для запасаения или переработки) сердечно-сосудистой системой. Некоторые из необходимых веществ — вода, простые соли — могут быть получены из неорганических источников, например из морской воды. Однако органические вещества могут быть получены только от других организмов — от растений, единственных производителей большей части потребляемых веществ, или от животных, которые уже получили эти вещества из растений.

Вода, необходимые соли, а также витамины легко проходят в кровь через выстилку кишечника. Но с требующимися организму углеводами, жирами и белками дело обстоит иначе. Клетки тела используют значительную их часть в качестве строительных блоков для образования более сложных веществ, а в съеденной животной пище они содержатся, естественно, в столь же сложной форме, в которой они, конечно, не могли бы сразу использоваться организмом, если бы и попали в кровь, но в таком состоянии они даже не могут всасываться в клетки выстилки кишки. Необходимо химическое расщепление сложных веществ; оно выполняется пищеварительными ферментами вместе со вспомогательными веществами, которые активируют эти катализаторы или облегчают их работу.

В каждой клетке тела различные ферменты производят внутренние химические изменения, связанные с процессами жизнедеятельности. В кишке имеет место особая ситуация, потому что ферменты, образующиеся в ее стенке и пищеварительных железах, работают вне самих клеток. Эти ферменты выбрасываются внутрь кишки и расщепляют органические соединения, содержащиеся в пище: сложные углеводы расщепляются до простых сахаров, большинство жиров — до глицерола и жирных кислот, а белки — до аминокислот. По окончании работы ферментов органические вещества оказываются расщепленными на молекулы, которые способны пройти сквозь клетки, выстилающие кишечник, и попасть в кровоток или лимфатические сосуды. Сахара и аминокислоты проходят по венам в печень, а оттуда ко всем остальным частям тела; большинство жиров, заново синтезируемых после прохождения через выстилку кишечника, попадает в общий оборот по лимфатическим сосудам.

РАЗВИТИЕ. В гл. 5 были описаны самые ранние стадии развития пищева-

тельного тракта: формирование архентерона, или первичной кишки, тем или иным способом

У ланцетника (см. рис. 78) кишка возникает в виде простого цилиндрического кармана, выстланного одним слоем энтодермальных клеток, которые содержат умеренное количество желтка. У зародышей, развивающихся из мезолецитальных яиц, таких, как зародыши амфибий, на ранних стадиях кишка построена сходно, за исключением того, что дно кишки представлено не однослойным эпителием, а толстым скоплением энтодермальных клеток, богатых желтком. Из-за этого зародыш имеет вздутое брюшко (см. рис. 83), пока на более поздних стадиях этот желток не поступит в организм и не будет использован для его роста.

Если же зародыш развивается из полилецитального яйца, то в связи с наличием большого количества желтка строение эмбриональной кишки, как было указано, радикально изменено. Вместо массы богатых желтком энтодермальных клеток присутствует совсем не подразделенный желток, а выстилка кишки вначале представлена просто плоской пластинкой, лежащей поверх этого инертного желтка. В ходе развития зародыша энтодерма разрастается вниз вокруг желтка и в конце концов заключает его в желточный мешок, который тем самым представляет собой вырост кишки (см. рис. 76; 84, Г, Д; 87). Желток постепенно переваривается, и по мере его всасывания мешок неуклонно уменьшается. Тем временем над желточным мешком начинает оформляться собственно зародыш; энтодерма, заключенная под другими его частями, постепенно обособляется от выросшего из нее желточного мешка, но сохраняет с ним связь. Собственно кишка в конечном счете становится трубкой, наконец-то приобретающей сходство с кишкой мезолецитальных форм. У млекопитающих, несмотря на вторичное отсутствие желтка, кишка развивается по полилецитальному образцу

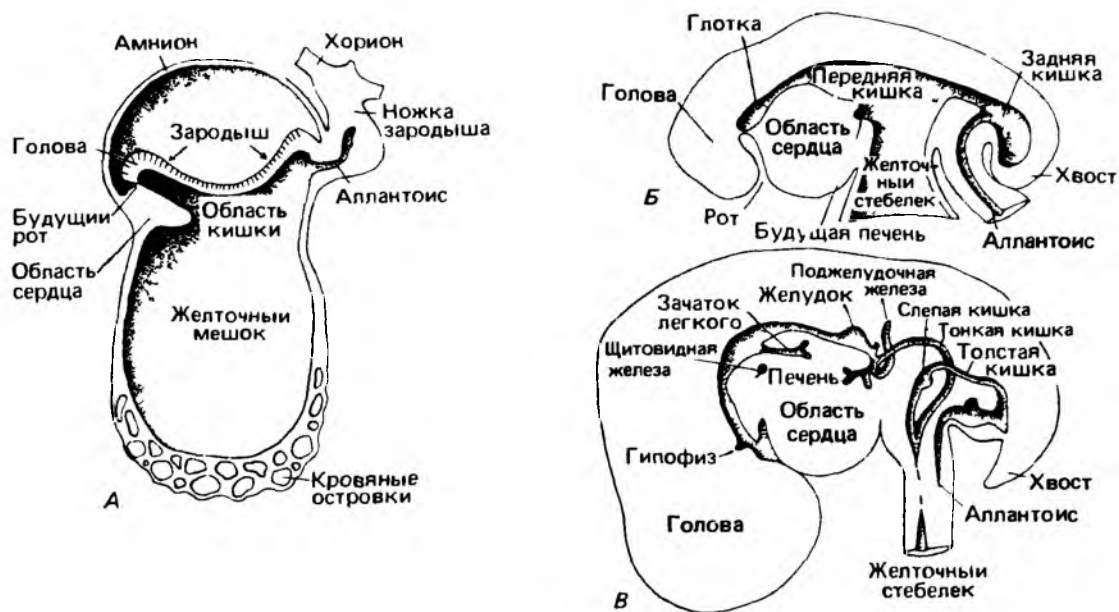


Рис 271 Схемы развития пищеварительного тракта у зародыша млекопитающего (*Ното*) А Несколько более поздняя стадия, чем на рис 76, В Немного более поздняя стадия, чем на рис 76, Г В Зародыш примерно такого же возраста, как на рис 87 (По Агеу)

формирует желточный мешок, хотя и пустой (рис. 76, Г; 87; 271). У амниот, как отмечалось, имеется второй слепой вырост эмбриональной кишки — аллантоис (см. рис. 76, Б, Г).

Как у мезолецитальных, так и у полилецитальных форм обычно существует такой период развития эмбриональной кишки, когда она имеет форму трубки, закрытой с обоих концов. Спереди от нее появляется впячивание эктодермы — стомодеум, он образует рот и в конечном счете прорывается, соединяясь с глоточным отделом кишки (рис. 228). На заднем конце кишки у мезолецитальных форм на стадии гастролы имеется отверстие — бластопор, находящийся примерно на месте анального или клоакального отверстия взрослого животного. Но даже у большинства мезолецитальных форм бластопор вскоре после стадии гастролы закрывается; у полилецитальных форм бластопор в лучшем случае появляется ненадолго и выглядит нетипично, поэтому кишечная трубка в течение значительной части эмбриогенеза оканчивается слепо как спереди, так и сзади. Аналогично образующемуся спереди стомодеуму сзади появляется **proctodeum** (см. рис. 228, А) — впячивание эктодермы под хвостом, которое смыкается с задним концом эмбриональной кишки; разделяющая их мембрана в конце концов исчезает.

После стадии гастролы развитие кишки состоит главным образом в удлинении трубки, последовательной дифференцировке ее участков в дефинитивные органы и формировании сложного гистологического строения ее стенки (рис. 271, 272). Самый передний отдел кишки — глотка — был описан ранее. Самый задний отдел — это клоака; она связана не только с пищеварительной, но и с выделительной и половой системами, и ее рассмотрение лучше всего отложить, пока не будут изучены эти системы. За вычетом этих специализированных концевых отделов здесь остается рассмотреть лишь средние отделы энтодермальной трубки, за которыми для настоящих целей оставлен термин «кишка» в узком смысле.

ОТДЕЛЫ КИШКИ. При изучении млекопитающих создается впечатление, что цепочка отделов кишки устойчива и единообразна: пищевод, желудок, тонкая кишка, толстая кишка, прямая кишка и анус. Но если мы обратимся к низ-

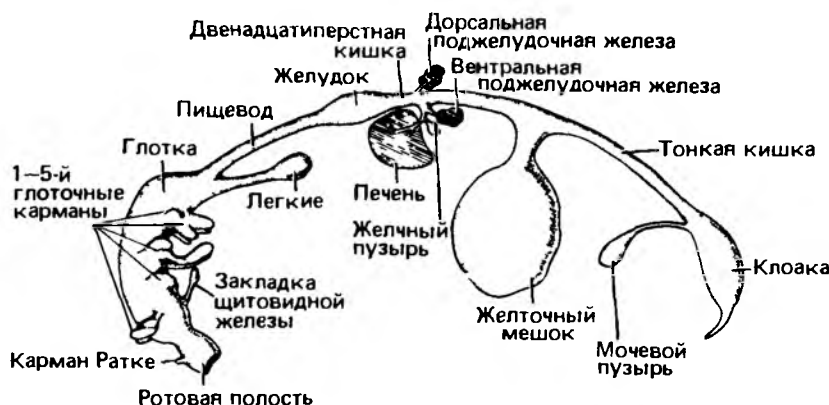


Рис. 272. Схема пищеварительного тракта и его выростов у зародыша амниот, аналогичная схеме на рис. 271, В, но показывающая эти образования целиком, а не в разрезе. Здесь первый глоточный карман — это брызгальце, а следующие номера соответствуют 1-му — 4-му постспиракулярным карманам. (По Turner.)

шим группам позвоночных, то картина окажется несколько запутанной (см. рис. 274). При изучении кишки акулы или круглоротого становится очевидным, что у примитивных позвоночных разграничить толстую и тонкую кишку совершенно невозможно, пищевод как четкий отдел может отсутствовать, а у некоторых форм не дифференцирован желудок. У ланцетника и круглоротых кишка позади глотки по существу представляет собой единый цилиндрический элемент, в котором большинство привычных ориентиров отсутствует.

Тем не менее для большинства позвоночных можно установить одну постоянную и четкую границу на кишке. Между желудком и кишечником обычно отчетливо выражен пилорус (pylorus) — сужение пищеварительной трубки, которое контролирует вход в кишечник и обычно снабжено специальной мышцей-сфинктером. У круглоротых и некоторых рыб пилорус может быть слабо выражен или отсутствовать вообще, но то обстоятельство, что желчный проток печени всегда впадает в кишку на небольшом расстоянии за пилорусом, дает возможность установить границу даже в этом случае.

Отдел кишки, находящийся впереди от пилоруса, называют **передней кишкой**, а находящийся позади него — **задней кишкой**. У большинства позвоночных функции этих двух частей несколько перекрываются, но первоначально они, по-видимому, служили для разных целей: передняя кишка была лишь коротким и не имеющим важного значения связующим звеном между глоткой и задней кишкой, а химическая обработка пищи, так же как и ее всасывание, происходила только в задней кишке. Однако в ходе эволюции позвоночных передняя кишка приобрела большее значение: желудок и пищевод (у наземных форм) превратились в крупные отделы, и желудок взял на себя функцию настоящего пищеварительного органа.

СТРОЕНИЕ КИШЕЧНОЙ ТРУБКИ. Строение кишки в разных ее отделах и у разных животных очень различно, но, как правило, она бывает построена из четырех концентрических слоев, или «оболочек» (рис. 273). 1) **Слизистая оболочка** (tunica mucosa) включает внутренний эпителий и окружающий его слой соединительной ткани; этот последний часто содержит гладкие мышечные волокна — мышечную пластинку слизистой оболочки (lamina muscularis mucosae). Эпителий представляет собой единственную часть трубки, сформированную из энтодермы. Передний и задний концевые отделы кишки (пищевод и прямая кишка) выстланы многослойным плоским эпителием; однако большая часть кишки выстлана слизистым однослойным цилиндрическим эпителием. Клетки этого эпителия имеют различные функции, например секреторную или (в задней части кишки) всасывающую. Эпителий может формировать ряд железистых образований; одни из них вырабатывают ферменты или иные химически активные вещества, другие (как это делают по крайней мере некоторые поверхностные клетки во всех отделах кишки) — слизистый секрет, помогающий размягчать и транспортировать пищу. 2) **Подслизистая основа** (tela submucosa) обычно имеет значительную толщину и состоит главным образом из соединительной ткани, но содержит многочисленные мелкие кровеносные сосуды, нервные клетки и сплетения нервных волокон. 3) **Мышечная оболочка** (tunica muscularis) обычно состоит из двух мощных слоев гладких мышечных волокон: внутри находится кольцевой слой, способный сужать кишку, а снаружи — продольный слой, способный локально укорачивать ее. В большинстве случаев эти слои особенно сильно развиты в же-

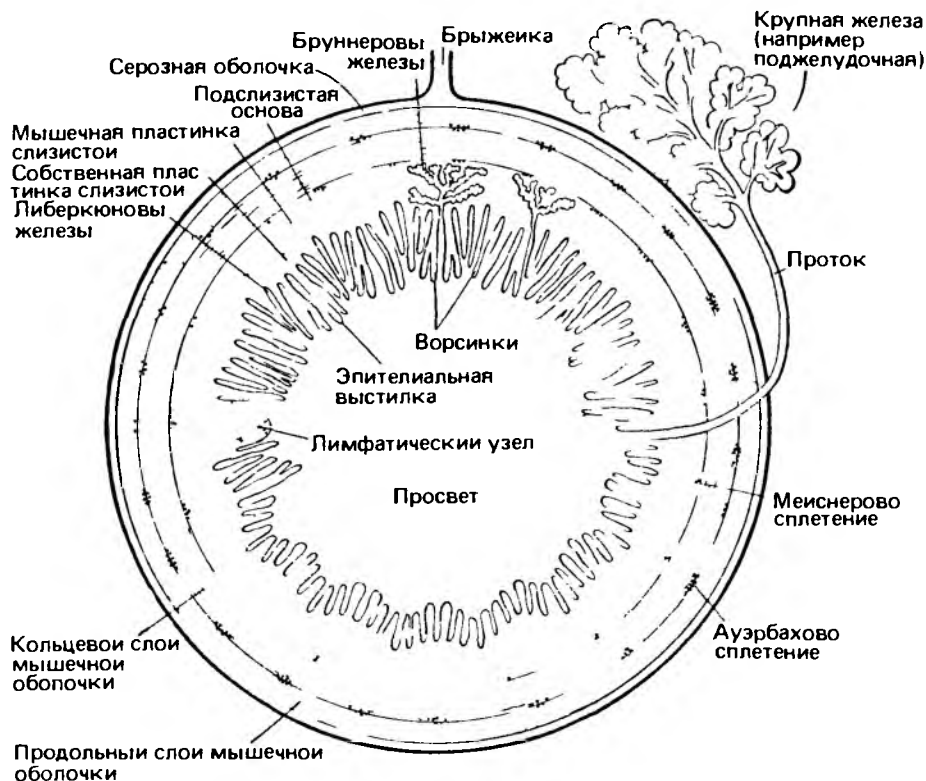


Рис. 273 Обобщенная схема поперечного разреза кишки млекопитающих. В верхней половине рисунка изображена слизистая с железами и ворсинками, в нижней половине — только с ворсинками. Мейснерово нервное сплетение (подслизистое сплетение) и ауэрбахово нервное сплетение (межмышечное сплетение) принадлежат к автономной нервной системе, первое состоит из симпатических волокон, а второе — из клеток и волокон парасимпатической системы. Слизистая ограничена снаружи мышечной пластинкой, за ней на срезе следуют подслизистая основа, два слоя мышечной оболочки и, наконец, самая наружная, серозная оболочка. Бруннеровы железы и либеркюновы железы (крипты) характерны для тонкого кишечника млекопитающих. (Из Maximow, Bloom)

лудке. Между ними и по их поверхности могут располагаться диффузные сплетения клеток и волокон автономной нервной системы (см. т. 2, с. 259). 4) На большей части своей длины кишка лежит в брюшной полости и окружена снаружи серозной оболочкой (*tunica serosa*), состоящей из целомического эпителия, который подстилает соединительная ткань.

ПИЩЕВОД (*esophagus*) Не только у ланцетника и круглоротых, но также и у значительного числа рыб — химер, двоякодышащих, некоторых костистых — вся передняя кишка представляет собой просто устроенный отрезок трубки, заключенный между глоткой и кишечником (рис. 274, А, В, Г). Клетки эпителиальной выстилки передней кишки, между которыми располагаются многочисленные слизистые клетки, часто несут реснички. У перечисленных форм желудка нет, так что ко всей этой простой части кишки, возможно, приложим термин «пищевод». У всех остальных современных рыб — пластиножаберных и большинства лучеперых — определенная часть передней кишки дифференцирована в желудок, спереди от него в качестве пищевода остается короткий и плохо выраженный участок. У многих рыб между пищеводом и желудком находится сфинктер.

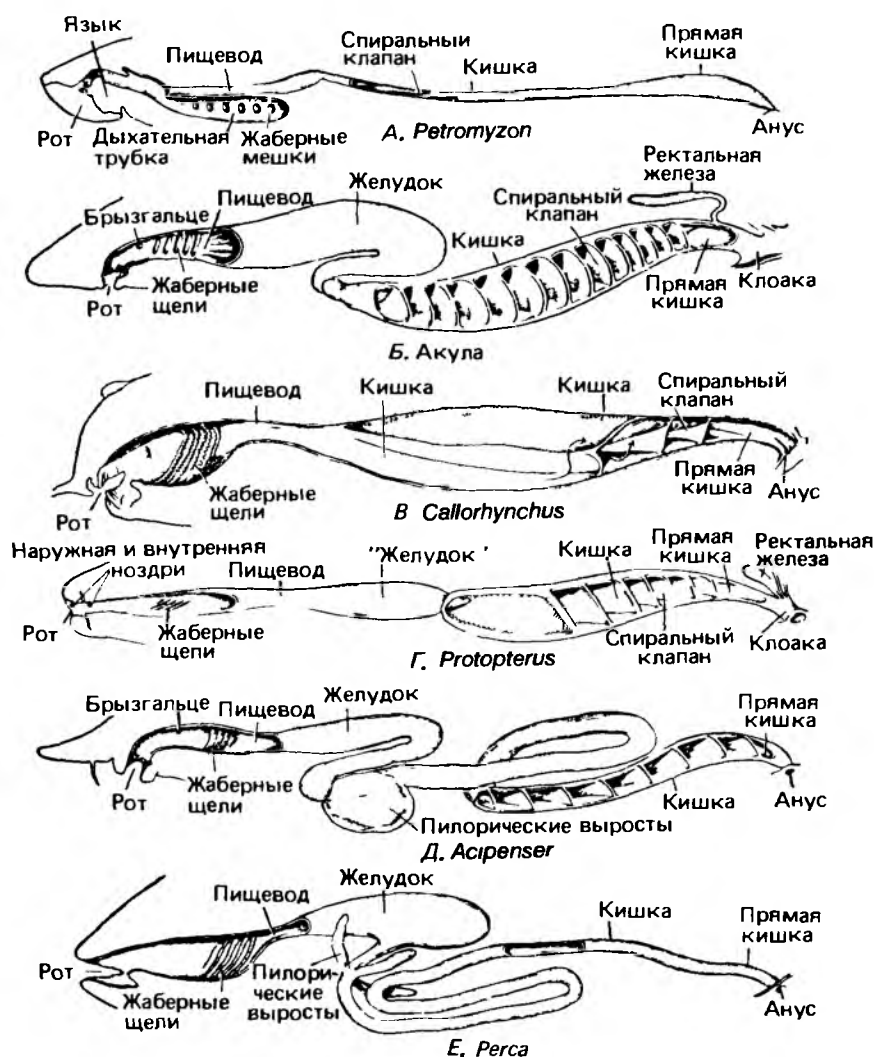


Рис 274. Пищеварительный тракт миноги (А), акулы (Б), химеры (В), двоякодышащей рыбы (Г), осетра (Д), костистой рыбы (окуня) (Е). «Желудок» двоякодышащей рыбы не имеет желез и является просто несколько расширенным участком пищевода (Из Dean.)

Только у тетрапод пищевод становится хорошо выраженным отделом. У них с утратой жаберного дыхания глотка укоротилась, так что не выходит за пределы головы, а у амниот дифференцировалась шея. С редукцией глотки пищевод удлиняется пропорционально шее, выполняя роль соединительной трубки между глоткой и остальными частями кишки, сосредоточенными сзади, т. е. в брюшной части туловища позади легких.

Пищевод только в исключительных случаях обладает какими-либо иными функциями кроме транспортировки пищи из ротовой полости и глотки в более задние части кишки, расположенные в брюхе. Он обычно выстлан довольно мощным многослойным плоским эпителием, который способен выдерживать воздействие грубых пищевых частиц; на внутренней поверхности, как правило, имеются продольные складки, которые делают пищевод растяжимым. Железы чаще всего слабо развиты, если не считать многочисленных слизистых клеток,

но в некоторых случаях железы оформлены лучше, и они даже способны вырабатывать некоторое количество ферментов. У многих пластиножаберных, амфибий и рептилий (кроме черепах) эпителий бывает ресничным, но обычно транспортировка пищи осуществляется посредством перистальтических движений и имеется мощная мышечная оболочка. Эта мускулатура, конечно, является висцеральной (см. т. 1, с. 346), но пищевод расположен на границе между отделами кишки, имеющими поперечнополосатую и гладкую мускулатуру, поэтому характер его мышечных волокон варьирует. У большинства групп позвоночных в пищеводе имеются гладкие мышечные волокна. Однако у многих рыб и млекопитающих (особенно жвачных) в нем сильно развита поперечнополосатая мускулатура; у некоторых рыб она тянется до желудка. Большая часть пищеварительного тракта лежит более или менее свободно внутри брюшной полости; но пищевод на большей части своей длины заключен между плотными образованиями шеи и грудной клетки.

Заслуживают упоминания два необычных случая. У взрослой миноги (см. рис. 256, Б; 274, А) глотка расщеплена на две части. Как было показано, нижняя часть является слепо оканчивающимся мешком, а верхняя — трубкой, ведущей прямо из ротовой полости в кишку и поэтому имеющей вид длинного пищевода, несмотря на то что большая ее часть на самом деле происходит из глотки. У птиц в пределах пищевода образуется растяжимый мешок — зоб (*ingluvies*) (рис. 275, В), который служит резервуаром для временного запасаания зерен или другой пищи; у голубей обоих полов выстилка зоба выделяет вещество, напоминающее молоко, которое они отрывают для выкармливания птенцов.

ЖЕЛУДОК (*gaster s. ventriculus*). Желудок, имеющийся у большинства (но не у всех) позвоночных, представляет собой мускулистое мешковидное расширение передней кишки, лежащее в передней части перитонеальной, или брюшной, полости. Его эпителиальные стенки обычно сильно складчаты и усеяны слизистыми клетками; кроме того, на определенных участках имеются глубоко погруженные в его стенки железы, которые секретируют пищеварительные ферменты. Привыкнув считать желудок обычной и важной частью кишки, его отсутствие у ряда форм можно сперва принять за аномалию. Он отсутствует у ланцетника; среди настоящих позвоночных он отсутствует не только у круглоротых, но также и у химер, двоякодышащих и многих костистых рыб. Все остальные позвоночные имеют желудок, который, несмотря на большое разнообразие формы, всегда выполняет приблизительно одинаковые функции.

Желудок служит главным образом для хранения пищи до того, как ее примет кишечник, а также для физической обработки этой пищи и для начальной химической обработки белков. Эти функции в какой-то степени позволяют судить о происхождении желудка. У фильтраторов, таких, как ланцетник (и, мы полагаем, древние бесчелюстные — щитковые), пищевые объекты малы, и их сбор происходит более или менее непрерывно; они могут переправляться прямо в кишечник, не требуя хранения или предварительной обработки. Совершенно иной способ питания характерен для таких хищных рыб, как акулы. Пищу они добывают нерегулярно, за один раз может поступить большая порция, и она должна храниться до тех пор, пока кишечник не сможет ее обработать. Кроме того, пища может заглатываться крупными кусками, на которые кишечные соки не могут действовать эффективно без надлежащей подготовки. По-видимому, главными

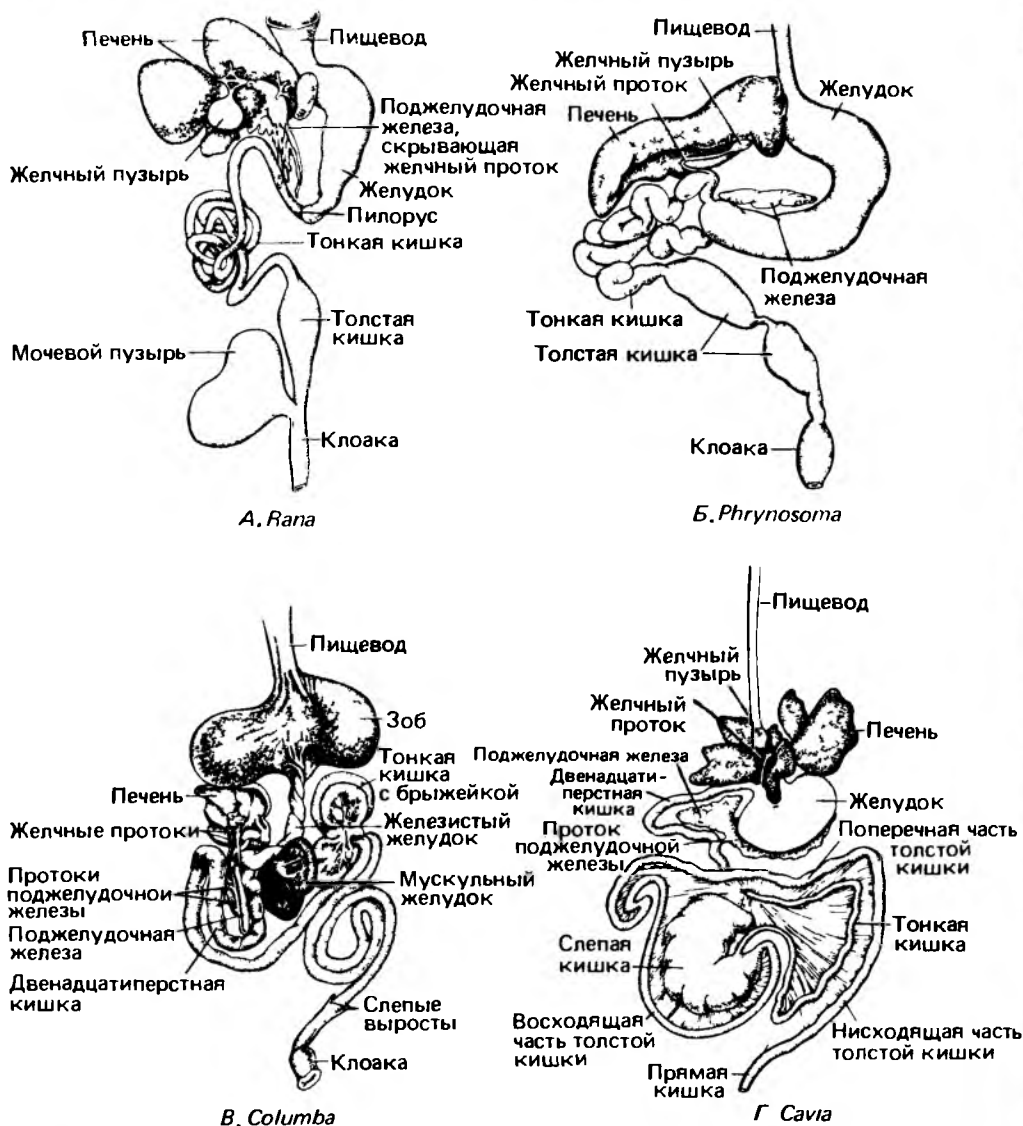


Рис. 275. Схемы пищеварительного тракта и его придатков (вид снизу). А. Лягушка. Б. Ящерица. В. Птица (голубь). Г. Млекопитающее (морская свинка). (А — по Гаурп; Б — по Potter; В — по Шимкевичу.)

функциями желудка, когда он появился на ранних этапах эволюции рыб, были, во-первых, хранение пищи и, во-вторых, физическая обработка скопившегося материала. Появление пищеварительных ферментов было, вероятно, поздним событием филогенеза. Вполне возможно, что отсутствие желудка у круглоротых является первичным. Химеры и двоякодышащие не заглатывают добычу целиком, а предварительно дробят ее на кусочки и поэтому меньше нуждаются в желудке в качестве хранилища. Его отсутствие у этих групп вполне может быть вторичным, как это наблюдается у некоторых костистых рыб.

Наиболее типичную внешнюю форму желудка (рис. 275, 276) мы можем обнаружить у таких филогенетически столь сильно отдаленных форм, как акулы и человек. После пищевода передняя кишка отклоняется влево, расширяется в

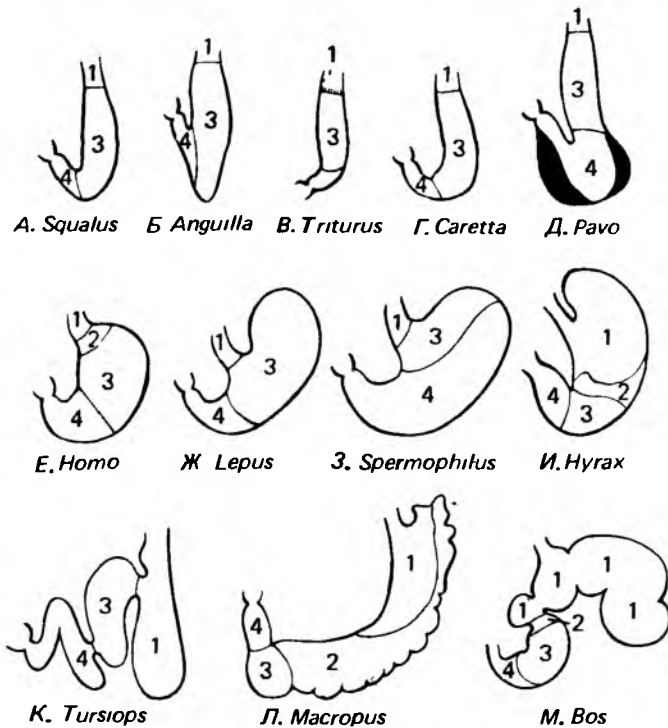


Рис. 276. Схемы, показывающие форму желудка и характер его внутренней выстилки у акулы (А), костистой рыбы (угря) (Б), тритона (В), черепахи (Г), птицы (павлина; показана утолщенная стенка мускульного желудка — Д), человека (Е), зайца (Ж), суслика (З), дамана (И), дельфина афалины (К), кенгуру (Л), коровы (М). 1 — эпителий пищевого типа (на В ресничный), который может заходить в желудок, особенно у млекопитающих; 2 — эпителий кардиального типа (встречающийся только у некоторых млекопитающих); 3 — эпителий донного типа; 4 — эпителий пилорического типа. (По Pernkopf.)

большой мешок, затем восходит вперед по правой стороне и оканчивается у пилоруса, тем самым образуя J-образную фигуру. В соответствии с топографией начальный отдел желудка — ближайший к пищеводу и сердцу — называют кардиальной частью (*pars cardiaca*), расширенную среднюю часть — дном (*fundus*), а конечное колено — пилорической частью (*pars pylorica*). Форма желудка может сильно варьировать у разных групп. Кроме того, она может быть абсолютно разной у мертвого вскрытого животного и у живого, так как работающий желудок время от времени совершает мощные движения, сопровождающиеся заметными изменениями его формы (рис. 277).

Важное значение имеет характер эпителия, выстилающего различные отделы желудка. На фоне повсеместно присутствующих слизистых клеток можно выделить четыре типа эпителия. 1) **Пищеводный.** Начальная часть желудка у многих млекопитающих выстлана лишенным желез многослойным эпителием, похожим на эпителий пищевода; этот отдел желудка является по существу расширенной частью пищевода. 2) **Кардиальный.** У млекопитающих, и только у них, обычно в начальной части желудка бывает промежуточный отдел, в котором эпителий имеет сложные трубчатые железы, выделяющие слизистый секрет. В этом и последующих отделах энтодермальная выстилка кишки представлена

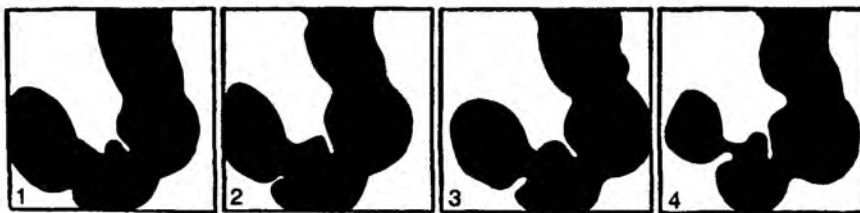


Рис. 277 Рентгенограммы желудка человека, сделанные с определенными промежутками времени после принятия пищи и демонстрирующие изменение его формы при обработке пищи (По Cole из Fulton)

однослойным цилиндрическим эпителием, хотя он часто и образует сложные складки. 3) Донный (рис. 278). Хотя кишечник способен полностью осуществлять химическое переваривание сам, донный отдел желудка характеризуется присутствием многочисленных трубчатых желез. В них (вдобавок к секреции

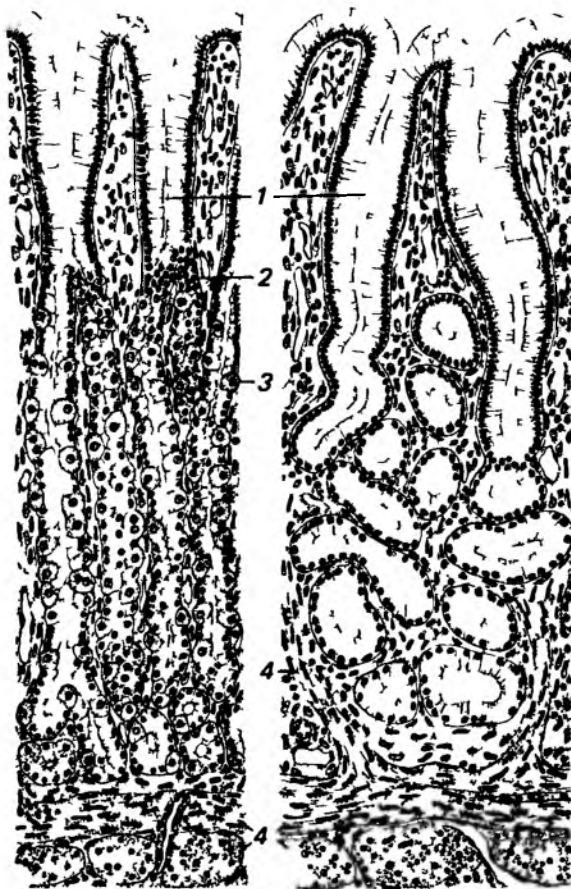


Рис. 278 Слева Срез, на котором показан эпителий донного типа из желудка млекопитающего, видны желудочные ямки (1) и открывающиеся в них железы. В шейке этих желез имеются секретирующие слизь клетки (2), в основном отделе желез (ниже на рисунке) можно различить клетки двух типов: обкладочные клетки (3), секретирующие соляную кислоту, и более мелкие и светлее окрашенные главные клетки, вырабатывающие пепсин, 4 — гладкомышечные клетки. Справа Срез, на котором показан эпителий пилорического типа, видны ямки и железы слизистого типа (Из Windle, Textbook of Histology, The McGraw-Hill Company)

слизи в шейке) вырабатываются пищеварительные ферменты, в первую очередь пепсин, который подготавливает белки к дальнейшему расщеплению в кишечнике, и липаза, расщепляющая жиры. В них также вырабатывается соляная кислота, закисляющая желудочный сок, что благоприятствует работе пепсина. У большинства позвоночных и ферменты, и кислота вырабатываются клетками одного типа. Но у млекопитающих можно различить два сорта клеток, часто присутствующих вместе в одной и той же трубчатке, — главные клетки, вырабатывающие ферменты, и обкладочные клетки, производящие соляную кислоту. 4) **Пилорический**. Этот тип эпителия, находящийся в конечной части желудка, содержит ветвящиеся трубчатые железы, похожие на железы кардиального эпителия.

Хотя трем типам эпителия из четырех, только что описанных, даны названия, используемые для обозначения частей желудка, их распределение не обязательно соответствует одноименным отделам. По внешнему виду нельзя судить о гистологическом строении. Так, например, желудок у мыши имеет приблизительно такую же форму, как у человека, но в отличие от человеческого выстлан в основном эпителием пищеводного типа.

У позвоночных существует множество вариантов формы и эпителиальной выстилки желудка (см. рис. 276). Форма может сильно варьировать даже у животных с простым типом желудка. Например, костистые рыбы часто приобретают глубокий V-образный донный отдел, иногда снабженный слепым мешком, тянущимся от вершины этого «V»; вместе с тем желудок ряда рыб, длиннотелых амфибий, ящериц и змей совершенно прямой и напоминает сигару. Желудок имеет мощные мышечные стенки, которые могут посредством повторных локальных сокращений раздавливать и размягчать пищу, подготавливая ее к обработке в кишке. Обычно эта мышечная ткань распределена более или менее равномерно; однако у крокодилов и птиц она сконцентрирована в конечном отделе — мускульном желудке (*ventriculus*), — противоположность которому составляет начальный отдел — железистый желудок (*proventriculus*) (рис. 275, В; 276, Д). Железистый желудок птиц примечателен расположением донных желез в системе кармашков, что создает видимость сложных желез. Зерноядные птицы заглатывают мелкие камни, которые задерживаются в мускульном желудке и помогают этой камере с грубыми стенками функционировать в качестве перемалывающего аппарата, заменяя утраченные зубы (за счет этого масса жевательного органа приближена к центру тяжести — для летающих организмов это важный показатель).

Среди множества специализированных типов желудка млекопитающих особенно выделяется желудок жвачных парнокопытных — таких, как корова, овца и олень (рис. 279). В желудке этих форм имеются четыре камеры. Проглоченная пища спускается по пищеводу и вовлекает в работу первые две из этих камер — рубец (*rumen*) и сетку (*reticulum*). Первый представляет собой большой мешок, а вторая — меньшую вспомогательную камеру, внутренняя поверхность которой образует систему перекрещивающихся складок с глубокими ямками между ними (сетка!). В этих камерах пища превращается в более пригодную для обработки мягкую массу путем добавления жидкости, разминается благодаря работе мускулистых стенок и подвергается сбраживанию под действием бактерий и простейших для расщепления сложных растительных веществ, особенно целлюлозы. Кроме того, эти микроорганизмы вносят вклад в обмен веществ жвач-

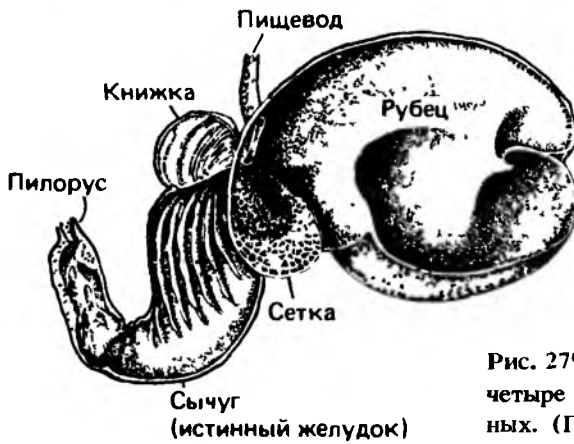


Рис. 279. Желудок барана в разрезе. Показаны четыре отдела, характерные для высших жвачных. (По Pernkopf.)

ных, синтезируя полезные органические соединения, в том числе аминокислоты, белки и даже витамины; и наконец, они синтезируют из переваренных углеводов жирные кислоты, которые могут непосредственно всасываться в рубце.

Когда рубец и сетка сделали все от них зависящее, животное отрыгивает «жвачку» для дополнительного пережевывания. Спускаясь во второй раз, пища минует рубец и сетку и по глубокой складке в передней стенке второй из этих камер поступает в книжку (*omasum s. psalterium*), параллельные внутренние складки которой напоминали ранним исследователям страницы псалтыри. После дополнительной физической переработки в этом отделе, пища наконец-то попадает в конечное отделение — сычуг (*abomasum*). Здесь имеются все три типа эпителия, характерные для желудка млекопитающих, — кардиальный, донный и пилорический (рис. 276, М). Очевидно, только этот отдел следует считать «настоящим» желудком; остальные три более передних отдела по существу являются производными начальной части, которую, как мы отмечали, у разных других млекопитающих выстилает эпителий пищеводного типа. У кенгуру и некоторых родственных им сумчатых имеются в принципе похожие, хотя, конечно, и совершенно независимые приспособления.

КИШЕЧНИК (*intestinum*) (рис. 274, 275, 280, 281, 282). Главные этапы настоящего процесса переваривания, как правило, осуществляются в задней кишке, которая характеризуется разнообразием строения. Более передние участки пищеварительного тракта принимают, транспортируют, хранят и подготавливают пищевые материалы. Но химический процесс, который является пищеварением



Рис. 280. Участок выстилки тонкой кишки кенгуру, увеличенный примерно в восемь раз. Видно множество волнистых гребней, которые идут по кишке более или менее продольно.

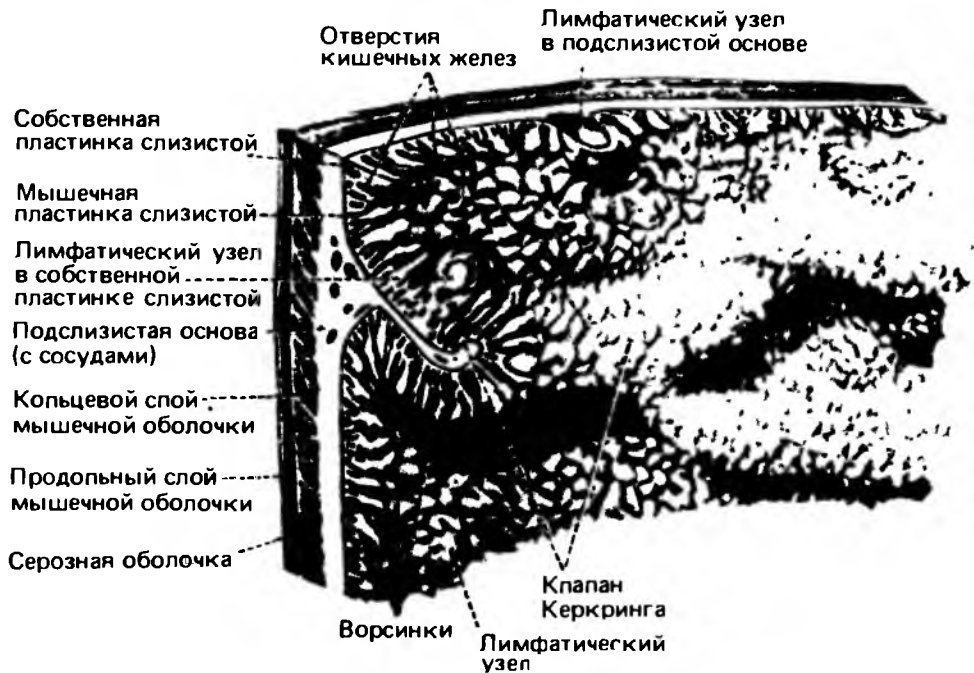


Рис 281. Участок стенки тонкой кишки млекопитающего. (По Maximow, Bloom.)

в узком смысле этого слова, происходит в основном (а первично целиком) в кишечнике. И в большинстве случаев только в нем реализуется заключительный решающий этап — всасывание переваренной пищи для ее использования в организме.

Возможно, что у предков позвоночных пищеварительные ферменты вырабатывал только сам кишечный эпителий, однако у современных позвоночных ситуация иная. У них образовался специальный железистый вырост кишечника — поджелудочная железа, ставшая источником значительной части этих ферментов, изливающихся в передний конец кишечника; пепсин и некоторые другие ферменты стали вырабатываться в желудке, один из пищеварительных ферментов может вырабатываться даже слюнными железами ротовой полости. Несмотря на все это, сам кишечник по-прежнему имеет важное значение в качестве источника ферментов. Он секретирует ряд ферментов, составляющих кишечный сок, который служит для окончательного расщепления всех видов органической пищи. Одни ферменты подготавливают сахара к всасыванию; другие расщепляют крахмал и жиры, активируют трипсин, разлагают пептиды на аминокислоты и отщепляют фосфорную кислоту от нуклеотидов.

Большая часть кишечных ферментов вырабатывается в системе мелких железистых впячиваний эпителия в стенке кишечника. Собственно кишечный эпителий (рис. 282) относится к однослойному цилиндрическому типу. Редко разбросанные бокаловидные клетки поставляют слизь для смазывания системы, и, несмотря на наличие желез, некоторое количество ферментов может также образовываться в поверхностных клетках; кроме того, эти клетки вырабатывают гормоны, которые уносятся кровью, и стимулируют деятельность поджелудочной железы, желчного пузыря и кишечных желез (см. т. 2, с. 335). Однако основной функцией кишечного эпителия, как правило, является всасывание переваренной

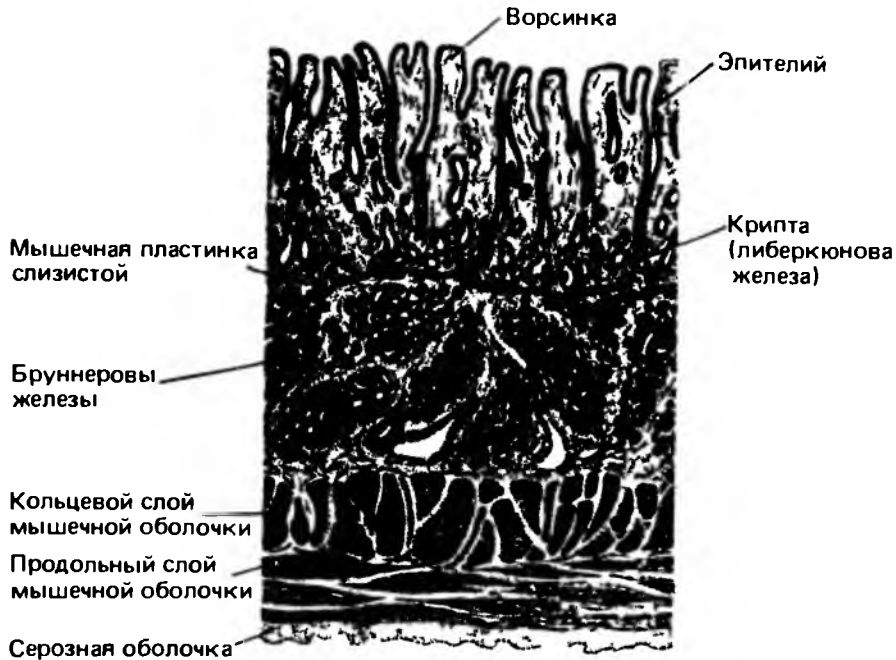


Рис. 282 Срез стенки двенадцатиперстной кишки млекопитающего, на котором видны кишечные ворсинки, крипты между ними, тонкий мышечный слой в основании слизистой оболочки (ее мышечная пластинка), бруннеровы железы (секретирующие слизь), мышечная оболочка и серозная оболочка, обращенная к целомической полости (Из Young, *The Life of Mammals*, Oxford University Press)

пищи. В его клетки проходят вода, соли, простые сахара, жиры в форме глицерола и жирных кислот (или частично в форме нейтральных жиров), аминокислоты и витамины, необходимые клеткам тела; все эти вещества проникают через эпителиальные клетки и поступают в капилляры и лимфатические сосуды, которыми обильно снабжен кишечник.

Чтобы всасывалось достаточное количество веществ, требуется большая площадь кишечного эпителия; короткой, прямой, гладко выстланной трубки, как правило, недостаточно. Приспособления для увеличения внутренней поверхности кишечника нужны всем позвоночным. Это особенно актуально для крупных животных, поскольку у них (как это бывает во множестве случаев) вступают в действие соотношения поверхности и объема, а способная к всасыванию площадь должна быть приблизительно пропорциональна объему нуждающихся в питании тканей. Увеличение площади может обеспечиваться на трех размерных уровнях. 1) У всех позвоночных наблюдаются многочисленные мелкие складки выстилки кишки, имеющие по существу микроскопические размеры; эти складки захватывают только самую внутреннюю, слизистую оболочку кишки. Первично эти складки слизистого слоя, по-видимому, выглядели как сеть крошечных гребней с ячейками между ними; для более продвинутого состояния, выраженного у млекопитающих, характерно наличие бесчисленных ворсинок (villi) — маленьких пальцевидных выростов стенки кишки (рис. 281). Это не то же самое, что микроворсинки, которые являются *намного* более мелкими выростами отдельных клеток и покрывают большинство типов эпителиальных клеток, не только клеток кишечного эпителия. 2) Во множестве случаев имеются несколько

более крупные складки, в которые вовлечен и подслизистый слой; они часто имеют форму гребней (рис. 280) или колец (как в случае клапанов Керкринга млекопитающих; рис. 281). 3) Сильно увеличивают площадь поверхности кишечника макроструктурные приспособления. Из них наиболее примечательны два: кишка со спиральным клапаном — короткая, но имеющая сложное внутреннее строение,— характерная для примитивных позвоночных, и тонкая, длинная кишка, сформировавшаяся у костистых рыб и тетрапод, у которой длина и, следовательно, площадь поверхности увеличены за счет изгибов.

СПИРАЛЬНАЯ КИШКА (см. рис. 23; 26; 31; 274, А—Д). У некоторых представителей каждой крупной группы рыб имеется, по-видимому, первичный для позвоночных тип кишечника, а именно спиральная кишка. В типичном состоянии, присущем пластиножаберным, она является крупным сигарообразным телом, тянущимся почти напрямую спереди назад и занимающим большую часть длины брюшной полости. Такая кишка характеризуется сложным внутренним строением. В ней помимо небольших эпителиальных складок имеется спиральный клапан (*tiphlosolis*), который сильно увеличивает площадь ее поверхности. Он представляет собой тянущуюся от одного конца кишки до другого складку эпителия и соединительной ткани, основание которой в типичных случаях делает многовитковую спираль по стенке кишки. Более или менее похожую конструкцию можно было бы получить, вставив плотницкий бурав или сверло в трубку. У некоторых акул спиральный клапан может чрезвычайно усложняться, делая десятки оборотов на своем пути. Образование спиральной складки сильно увеличивает внутреннюю площадь кишки, а также ее функциональную длину, потому что пища, чтобы достигнуть конца, казалось бы, короткой кишки, вынуждена спускаться длинным путем по «винтовой лестнице». У небольшого числа акул спиральный клапан делает лишь немного оборотов и, следовательно, относительно короток; однако в этом случае складка клапана очень широка и свернута в толстый свиток, ориентированный вдоль кишки (рис. 274, В).

На первичность спирального клапана указывает его широкая распространенность в других группах рыб, хотя число оборотов никогда не бывает так велико, как у типичных акул. Спиральная кишка имеется у химер, а данные палеонтологии указывают на ее наличие даже у древних панцирных рыб. Кроме того, она имела у ранних костных рыб, потому что у современных двоякодышащих и у всех низших лучеперых сохраняется спиральный клапан, и даже у некоторых костистых рыб имеется рудимент этого образования. Более сложно обстоит дело с круглоротыми; у миног вдоль стенки кишки идет слабо закрученный спиралью гребень, который может представлять собой рудиментарный спиральный клапан, недоразвитый спиральный клапан или аналог истинного спирального клапана. Миксины не имеют даже такого гребня.

Отдел кишечника, в целом называемый здесь задней кишкой, часто бывает подразделен на две части, которые у млекопитающих образуют тонкую и толстую кишки. Строение этого отдела у рыб показывает, что такое деление, представление о котором сложилось в анатомии человека, имеет место не всегда. У акул почти весь отрезок пищеварительной трубки между желудком и клоакой представлен одной лишь спиральной кишкой. Спереди между желудком и спиральной кишкой имеется в лучшем случае только короткий, соединяющий их участок. Сзади имеется только короткий конечный отрезок, до некоторой степени похожий на

прямую кишку высших форм, который ведет в клоаку. У акул в этом ректальном отделе имеется пальцевидная **ректальная железа** (*glandula rectalis*), которая выглядит приблизительно как слепая кишка амниот. Однако она не гомологична этому образованию. Она выделяет концентрированный раствор хлористого натрия и тем самым служит для освобождения крови акул от избытка солей (эта проблема обсуждается в следующей главе). Двоякодышащие тоже имеют ректальную железу, но она не гомологична железе пластиножаберных.

КИШЕЧНИК У ВЫШЕСТОЯЩИХ ПОЗВОНОЧНЫХ. У костистых рыб, а также наземных позвоночных вместо архаичной спиральной кишки появилась задняя кишка нового типа строения. У этих форм (рис. 274, 275) кишечник представляет собой тонкую трубку, лишенную крупных внутренних складок. Не имея складок, он обычно в качестве компенсации бывает сильно удлинен; у костистых рыб его длина превышает длину всего тела в среднем в полтора раза. Длинная извитая часть задней кишки костистых рыб обладает высокой пищеварительной активностью; в функциональном отношении она, с одной стороны, соответствует спиральной кишке их предков, а с другой — примерно соответствует тонкой кишке четвероногих форм. Дистальнее нее находится относительно короткий и прямой отрезок кишки, до некоторой степени похожий на толстую кишку тетрапод; он ведет к анусу. У большинства костистых рыб и родственных им низших лучеперых увеличение поверхности кишки происходит не только за счет изгибов, но и за счет специфических **пилорических выростов** (*appendices pyloricae*) — слепых, иногда очень многочисленных (их отмечалось до 900!) мешков на переднем конце кишки, в которых осуществляется всасывание попадающей в них пищи.

У зародышей позвоночных кишечник поддерживается сверху прямой и простой дорсальной брыжейкой. Когда у костистых рыб или тетрапод кишка приобретает изгибы, эта брыжейка усложняется, растягиваясь в одних местах и собираясь в других; часто листки, поддерживающие соседние петли кишки, сливаются, а некоторые петли кишки прирастают к дорсальной стенке целома (см. рис. 223, 226).

И у костистых рыб, и у тетрапод наблюдаются огромные различия между разными формами по степени извитости кишечника и, следовательно, по размеру всасывающей поверхности и длине пищеварительной трубки. Длина кишки зависит от двух факторов: абсолютного размера животного (эту зависимость мы уже обсудили) и характера питания. Растительную пищу, часто представленную в виде плотной массы сложных углеводов, особенно целлюлозу, трудно переваривать, а переваренную трудно всасывать, поэтому обычно кишка длиннее у растительноядных, чем у плотоядных форм. Во всех группах, начиная от костистых рыб и кончая млекопитающими (несмотря на большое разнообразие), мелкие хищники, как правило, имеют самый короткий кишечник, а крупные растительноядные — самый длинный.

У кистеперых предков наземных позвоночных имелась спиральная кишка, однако ни у одного современного четвероногого от нее не осталось ни малейшего следа. Вместо нее тетраподы параллельно костистым рыбам приобрели довольно простую трубчатую, в разной степени извитую кишку. По-видимому, с первичным генерализованным типом кишки тетрапод мы встречаемся у разнообразных амфибий и рептилий (рис. 275, А, Б). У них задняя кишка обычно

подразделена на два различающихся отдела. Передний, более длинный отдел — это **тонкая кишка** (*intestinum*), имеющая небольшой диаметр, обычно сильно извитая и часто значительно более длинная, чем все тело животного. В конце тонкого кишечника (даже у амфибий) располагается **подвздошно-слепок** — **заслонка** (*valvula ileoscalis*) — сужение, за которым следует часто хорошо выраженный отдел, в общем гомологичный толстой, или **ободочной**, кишке (*colon*) млекопитающих; это относительно короткий, прямой участок, расширенный в передней части и обильно снабжаемый слизистой смазкой. Длины и даже объемы этих отделов кишечника имеют обратное соотношение по сравнению с привычным соотношением их диаметров — тонкая кишка больше. У амниот у переднего конца толстой кишки обычно имеется небольшой мешок — **слепая кишка** (*cecum*); у рептилий она является выпячиванием стенки, обращенной медиально и обычно дорсально.

Материал, который не всосался в тонкой кишке, проходит в толстую, где он скапливается в виде фекалий. Пищеварительные соки, принесенные из тонкой кишки, могут продолжать свою работу во время пребывания пищи в толстой кишке. Кроме того, этот отдел населен бактериями, которые вызывают гниение остатков пищи, разлагают белки на ряд веществ, имеющих сомнительное значение для организма или даже ядовитых, и могут выполнять трудную задачу по перевариванию сложного растительного углевода — целлюлозы. Через стенки толстой кишки всасывается значительная часть воды, оставшейся в будущих фекалиях, а также некоторое дополнительное количество пищи и часть продуктов гниения.

У птиц (рис. 275, В) тонкий кишечник по строению похож на таковой низших тетрапод, но более сильно извит; в среднем длина этого отдела более чем в восемь раз превышает длину всего тела. Такое сильное удлинение связано, по-видимому, не столько с растительностью многих птиц, сколько с их высокой активностью и высокой интенсивностью обмена веществ, из-за чего им требуется больше пищи и соответственно большая всасывающая поверхность кишечника. Толстая кишка относительно коротка и не расширена в передней части. В задней части она расширена и переходит в клоаку без резкой границы. Из-за того что у птиц отсутствует дефинитивный мочевой пузырь, моча и фекалии смешиваются и выводятся вместе в виде кашицы. Обычно имеется пара слепых кишок.

У млекопитающих (рис. 275, Г) тонкий кишечник усовершенствовался сходным образом. Опять-таки в связи с метаболическими потребностями кишечник сложно извит, и его длина в среднем в семь-восемь раз превышает длину тела, а у некоторых крупных травоядных бывает еще в несколько раз больше; кишечник быков может достигать в длину более 50 м! У человека принято различать три последовательных отдела тонкого кишечника (двенадцатиперстную, тощую и подвздошную кишки), но между ними нет заметных различий, и для многих млекопитающих эти термины могут быть применены лишь довольно условно. У зародышей млекопитающих желточный стебелек (см. рис. 271) отходит от того участка, который становится во взрослом состоянии подвздошной кишкой; в качестве индивидуальной вариации короткий отрезок этого стебелька сохраняется во взрослом состоянии в виде **меккелева дивертикула**, который у человека иногда требует хирургического вмешательства.

У некоторых мелких млекопитающих толстая, или ободочная, кишка обычно (но не всегда) отделенная от тонкой подвздошно-слепокишечной заслонкой, бывает короткой и прямой; но у большинства млекопитающих этот отдел сильно развит — значительно сильнее, чем обычно бывает в других классах тетрапод. Он представляет собой трубку большого диаметра и неправильной формы, обычно имеющую ряд карманов и продольные мышечные тяжи (отсутствующие, однако, у хищных и жвачных). При виде с вентральной стороны он имеет характерную форму перевернутой буквы U или вопросительного знака. Морфологически передний отрезок образует восходящую часть, идущую вперед вдоль правого бока тела; тонкая кишка входит в этот отрезок под острым углом. После перегиба следует нисходящая часть, идущая назад вдоль левой стенки полости тела. У приматов между восходящей и нисходящей частями имеется поперечный отрезок, а у большинства травоядных образуются дополнительные петли.

Почти все млекопитающие имеют слепую кишку, увеличивающую рабочую площадь толстого кишечника и образующую резервуар для кишечных бактерий. В стенках слепой кишки часто находятся многочисленные лимфатические узлы. Данные о развитии слепой кишки показывают, что она обычно является вентральным выростом кишечной трубки; но у большинства млекопитающих во взрослом состоянии она выглядит как начало восходящей части толстой кишки, в которое сбоку открывается тонкая кишка. Удивительно, что даманы, подобно птицам, имеют пару слепых кишок. Этот факт вызывает серьезное сомнение в гомологии слепых кишок у разных амниот. Диаметр слепой кишки часто бывает так же велик, как диаметр самой толстой кишки, или превышает его; ее длина различна: она может быть длинной и даже сильно извитой у травоядных животных. У человека она оканчивается тонким червеобразным отростком (*appendix vermiformis*). Его часто считают рудиментарным органом; однако концевой отросток является весьма распространенной деталью слепой кишки млекопитающих, встречающейся у многих приматов и грызунов. Можно подумать, что он нужен главным образом для того, чтобы занять хирургов.

У млекопитающих конечным участком пищеварительного тракта, ведущим к анусу, является прямая кишка (*rectum*), снабженная и гладкими, и поперечно-полосатыми сфинктерами. Как будет показано ниже (см. т. 2, с. 136), она является частью эмбриональной клоаки и, следовательно, не гомологична иногда именуемой этим же названием конечной части кишки тех групп, у которых клоака сохраняется во взрослом состоянии.

ПЕЧЕНЬ (*hepar*). В заключение мы рассмотрим два органа, формирующихся в эмбриогенезе из энтодермы кишки — печень и поджелудочную железу; эти органы имеют важное значение, поставляя в кишечник различные секреты и играя определенную роль в усвоении уже переваренной пищи.

У ланцетника имеется крупное мешковидное образование, часто называемое печеночным выростом (*diverticulum hepaticum*), отходящее от кишки примерно в том же месте, что и печень у позвоночных (см. рис. 4), и имеющее венозную воротную систему, соответствующую печеночной. Но в этом мешке с ресничным железистым эпителием, по-видимому, образуются ферменты и происходит всасывание пищи, и он не имеет характерных метаболических функций печени. Если этот мешок ланцетника действительно превратился в ходе дальнейшей эволюции в печень, то при этом он, конечно, изменился очень сильно. Все позвоночные

во взрослом состоянии обладают печенью, которая как самый массивный внутренний орган всегда занимает значительный объем впереди в вентральной части брюха. В эмбриогенезе печень формируется в виде мешковидного выроста кишки в вентральную брыжейку под переднюю кишку (см. рис. 2,Г), и поэтому ее покрывает целомический эпителий. Во взрослом состоянии она сохраняет соединение с желудком при помощи верхней части вентральной брыжейки — малого сальника (*omentum minus*). Под печенью сохраняется нижняя часть вентральной брыжейки — серповидная связка (*ligamentum falciforme hepatis*), которая соединяет ее с вентральной стенкой тела. Однако основное ее прикрепление находится спереди. Как было показано, у низших позвоночных формируется поперечная перегородка, отделяющая перикардальную полость от остального целома (см. т. 2, с. 7); у млекопитающих эта перегородка входит в состав диафрагмы. Печень имеет крепление к этой перегородке или диафрагме — обширное или превратившееся в узкую венечную связку (*ligamentum coronarium hepatis*), — от которого она тянется назад, расширяясь в брюшной полости.

С точки зрения макроморфологии печень не представляет большого интереса. Она не имеет устойчивой формы и не нуждается в ней; достаточный объем и подходящая внутренняя организация ее клеток и кровеносных сосудов на микроскопическом уровне — это все, что необходимо для ее успешного функционирования. У большинства форм развиваются более или менее обособленные правая и левая доли, но у змей и сходных с ними по форме тела животных часто имеется неподразделенная сигарообразная печень. Детали строения и подразделение на доли сильно различаются у разных форм и даже у разных особей. Древние жрецы прорицали будущее по строению печени жертвенных животных; при создании таких гороскопов имелся огромный простор для фантазии толкователя. По существу печень подстраивается по форме под другие внутренности и заполняет любую часть брюшной полости, не требующуюся другим структурам.

Как было отмечено, энтодерма обычно образует лишь тонкую выстилку кишки и ее желез. Только в печени (и в меньшей степени в поджелудочной железе) энтодермальный материал образует массивный компонент тела. За исключением соединительнотканного каркаса и разнообразных сосудов, которые пронизывают ее толщу, печень целиком состоит из бесчисленных печеночных клеток энтодермального происхождения. Эти клетки имеют многогранную форму и морфологически сходны во всех частях печени. Несмотря на обманчиво простой внешний вид этих клеток под микроскопом, они выполняют в жизни организма сложный комплекс разнообразных функций.

Функция железистого придатка кишечника для печени является второстепенной. Однако исторически она возникла, по-видимому, как железистое образование (независимо от того, гомологична она выросту ланцетника или нет) и в эмбриогенезе возникает наподобие железистого выроста кишечной трубки (рис. 228,А; 271,В; 272). Печень появляется на ранней стадии развития первичной кишки в виде направленного вниз и вперед выпячивания, которое имеет утолщенные стенки и трубчатый проход в центре. Основная масса зачатка печени вытягивается вперед в развивающейся вентральной брыжейке к поперечной перегородке, оставляя позади мешковидный вырост этого трубчатого прохода, формирующий желчный пузырь. Обосновавшись спереди в этой перегородке или диафрагме печеночная ткань быстро разрастается назад в брюшную полость.



Рис. 283. Схема печени на ранней стадии развития, показывающая взаимоотношения протоков.

Во взрослом состоянии печень почти утрачивает первичное железистое строение. Однако по всей ее толще сохраняется сеть крошечных желчных капилляров, с которыми контактирует каждая ее клетка. Эти капилляры собирают секрет печени — желчь — в один или несколько печеночных протоков (*ductus hepaticus*), дренирующих печень (рис. 283). Не доходя до кишечника, печеночный проток объединяется с пузырным протоком (*ductus cysticus*), связанным с желчным пузырем (*vesica fellea*), в котором запасается желчь. Объединенный проток называют общим желчным протоком (*ductus choledochus*); он обычно впадает в тонкую кишку, иногда вместе с протоком поджелудочной железы. Как правило, у впадения желчного протока в кишку располагается клапан, регулирующий поступление желчи в кишечник. Это типичное строение подвержено сильной изменчивости. Может отсутствовать желчный пузырь (как, например, у миног и многих птиц и млекопитающих); в кишку может впадать несколько отдельных желчных протоков. Часто утверждается, что взрослые миноги совершенно не имеют желчных протоков, однако недавно тонкий проток был описан.

Состав желчи представлен в основном чисто экскреторными продуктами; в их число входят продукты разложения белковых соединений и желчные пигменты, образующиеся из гемоглобина погибших эритроцитов. Единственными функционально активными компонентами желчи являются желчные кислоты, которые, поступив в кишку, помогают ферменту поджелудочной железы в расщеплении жиров. Содержащийся в желчи холестерол ответствен за образование желчных камней.

Однако главные функции печени связаны не с пищеварением, а с обработкой питательных веществ внутри печени уже после того, как они переварились и всосались. Одна из таких функций — это функция запасаания. В печени могут запасаться все виды питательных веществ, но в количественном отношении особенно существенным является запасание углеводов. Большие количества поступающих в организм простых сахаров запасаются в печени в виде гликогена; по мере необходимости они снова высвобождаются в кровь. Некоторые рыбы, такие, как акула и треска, запасают в печени много жира (поскольку он довольно жидкий, его можно назвать и маслом). Каждая клетка тела способна для своих собственных нужд по-разному преобразовывать питательные вещества, которые она получает; печеночные клетки вдобавок работают как химические заводы, обслуживая весь организм. Они могут синтезировать белки, изменять состав жиров, превращать белки и жиры в углеводы, уничтожать клетки крови и преобразовывать конечные продукты азотистого обмена, такие, как аммиак, в мочевую кислоту или мочевину, которые в конечном счете выделяются почками.

Важные функции печени в качестве депо для запасаания питательных веществ и перерабатывающего их завода обуславливают ее стратегически выгодную

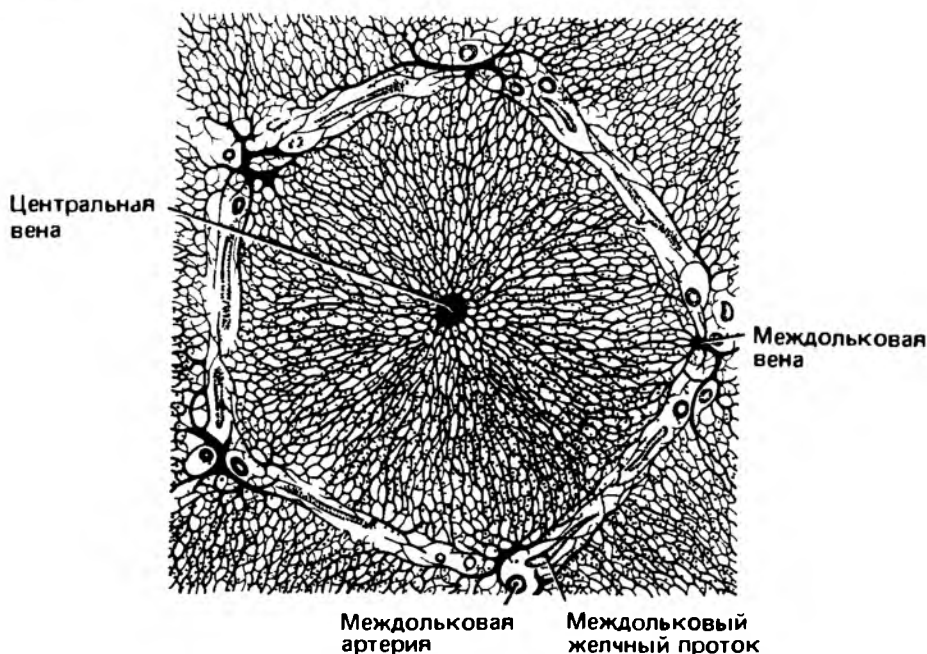
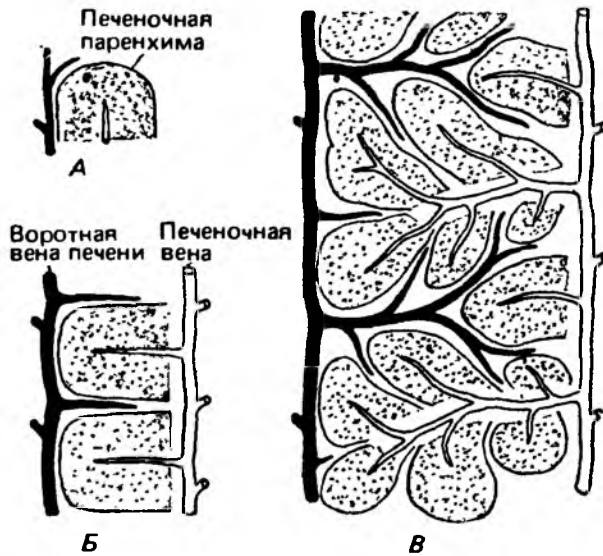


Рис. 284. Фрагмент среза печени млекопитающего, на котором видно несколько долек — одна целиком, а другие частично. Вены воротной системы инъецированы (здесь залиты черным), за счет чего между пластинками, состоящими из печеночных клеток, выявилась сеть синусоидов, по которым кровь идет из междольковых вен в центральные вены долек, в междольковых перегородках видны ветви печеночного протока и печеночной артерии. (По Young, *The Life of Mammals*, Oxford University Press.)

позицию на «главной магистрали» транспортной системы, образованной кровеносными сосудами. Печень получает необходимый для ее деятельности кислород с артериальной кровью. Но объем венозной крови, протекающей через печень, намного больше. Как будет показано ниже (см. т. 2, с. 172—173), все венозные сосуды, несущие всосавшиеся питательные вещества от кишечника, собираются в воротную вену печени, которая несет кровь в ее воротную систему; после прохождения через печень по системе синусоидов венозная кровь в конечном счете достигает печеночной вены, которая направляется к сердцу (рис. 284). Таким образом, клетки печени первыми получают возможность отобрать из сосудов, которые они окружают, только что поступившие в организм питательные вещества для запасаения и химической переработки.

В связи с тем что у печени метаболические функции преобладают над секреторными, ее строение утратило первоначальный железистый характер, а стало определяться необходимостью удачного расположения клеток по отношению к кровеносным сосудам. У разных групп позвоночных ее строение различается, но у некоторых млекопитающих значительная часть печени состоит из долек (lobuli) микроскопического размера (рис. 284, 285, 286). По форме дольки приближаются к многогранникам, расположенным в виде, так сказать, трехмерных сот. Каждую дольку окружает слой соединительной ткани, в котором проходят сосуды трех типов: ветви печеночного протока и приносящих кровь в печень воротной вены печени и печеночной артерии. Желчные и артериальные капилляры, а также синусоиды воротной системы пронизывают дольки. В центре каж-



Схемы, иллюстрирующие формирование печеночных долек. Вокруг ветвей выносящей кровь печеночной вены образуются скопления печеночной ткани (паренхимы); воротная вена (как и не показанные здесь печеночная артерия и печеночный проток) ветвится между формирующимися дольками. (Из Arey, по Mall.)

дой дольки проходит центральная вена (*vena centralis*), которая несет кровь из синусоидов в печеночную вену. Между кровеносными и желчными сосудами ткань печени выглядит на препаратах как тяжи клеток. Однако на самом деле эти видимые тяжи представляют собой срезы состоящих из клеток пластинок (рис. 286), образующих сложную решетку вокруг этих сосудов. Пластинки обычно имеют толщину не более чем в две клетки, так что каждая клетка обращена к сосуду по крайней мере одной стороной; у птиц и млекопитающих они имеют толщину всего в одну клетку.

ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА (*pancreas*). Присущий всем позвоночным, этот орган обычно бывает представлен скоплением мягкой ткани, лежащим в брыжейке немного позади от желудка и морфологически дорсальнее кишки; одним или несколькими протоками поджелудочная железа открывается в начальную часть задней кишки около места впадения желчного протока. Это самое крупное из железистых образований, которые появляются на столе в качестве так называемого «сладкого мяса». Несмотря на некоторую аморфность, у большинства позвоночных эта железа является довольно компактным образованием, но в ряде случаев, особенно у костистых рыб (а также у многих

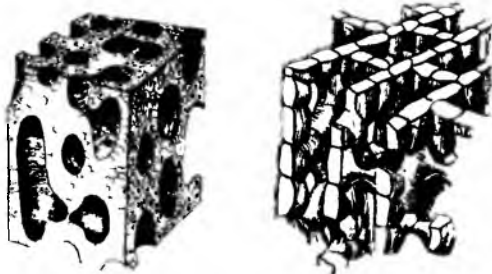


Рис. 286. Схематические изображения небольших фрагментов (увеличены) печеночной дольки, показывающие компоновку печеночных клеток. Образованные ими пластинки разделены и пронизаны ходами, которые в действительности заняты различными сосудами. *Слева*. Строение, типичное для печени низших позвоночных; пластинки большей частью имеют толщину в две клетки. *Справа*. Строение, свойственное млекопитающим; пластинки большей частью имеют толщину в одну клетку. (По Elias, Bengelsdorf; Elias.)

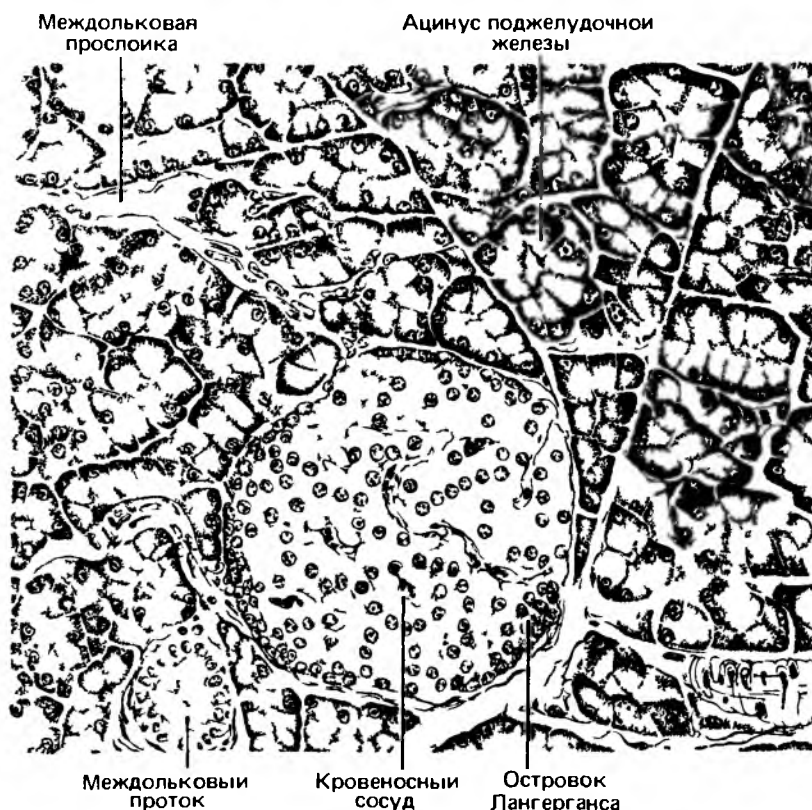


Рис. 287 Срез поджелудочной железы крысы, на котором видны и экзокринная ткань (концевые отделы поджелудочной железы, или ацинусы), и эндокринные образования, называемые островками Лангерганса. Видны также проток экзокринной части железы и соединительнотканная прослойка между дольками (Из Turner)

других животных, например кроликов), она имеет диффузное строение, распространяясь тонким слоем по брыжейкам и даже внедряясь в ткань лежащих по соседству печени или селезенки. Часто поджелудочная железа имеет только один проток. Открываться этот проток может в различных местах — либо на морфологически дорсальной, либо на вентральной поверхности кишки; при вентральном положении устья оно может объединяться с устьем общего желчного протока. Встречаются и множественные протоки: у птиц, например, обычно имеется три протока.

Гистологически большая часть поджелудочной железы имеет типичное строение экзокринной железы — мелкие протоки собирают секрет, вырабатываемый клетками концевых отделов железы (ацинусов), и несут его в более крупные протоки (рис. 287). Однако почти у всех форм можно обнаружить изолированные участки ткани другого типа, разбросанные по всей железе. Эти участки называют панкреатическими островками или островками Лангерганса; они образуют эндокринный орган, обсуждаемый в гл. 17.

Экзокринные функции поджелудочной железы хорошо изучены. Она секретирует ряд ферментов (или скорее проферментов), которые поступают в передний конец кишечника и отвечают за выполнение большей части ее пищеварительных функций. Ферменты поджелудочной железы служат для переваривания всех трех главных видов органической пищи. Известен только один фермент,



Рис. 288. Схемы, показывающие две стадии развития поджелудочной железы человека. А. Ранняя стадия; формируются две части поджелудочной железы — дорсальная и вентральная (меньшая). Б. Более поздняя стадия, на которой дорсальная и вентральная части начинают сливаться. (По Аrey)

переваривающий жиры, но для переваривания углеводов и белков секретируются по два фермента или более, а всего их, по-видимому, образуется около десяти.

Функциональную «причину» появления поджелудочной железы найти легко. Первоначально, по-видимому, сам кишечник вырабатывал все ферменты, которыми он пользуется. Как было показано, некоторые из них до сих пор вырабатываются в кишке, но концентрация значительной части секреторных функций в отдельном органе, вероятно, явилась выгодным усовершенствованием. Строение ланцетника и круглоротых подтверждает эту гипотезу. У первого нет оформленной поджелудочной железы, но в стенке передней части кишечника располагаются группы клеток, имеющие характерные особенности клеток поджелудочной железы. У миноги наблюдается переходное состояние. Оформленная поджелудочная железа по-прежнему отсутствует, но эти клетки образовали вокруг кишки около отверстия желчного протока систему отдельных крошечных желез. Похожее строение поджелудочной железы наблюдается у двоякодышащих рыб, у которых ее ткань замурована в стенке кишки.

На разнообразие строения протоков поджелудочной железы проливает свет ее эмбриональное развитие (рис. 288). Поджелудочная железа является не единым, а составным образованием. На ранних стадиях развития группы панкреатических клеток часто имеются в стенке кишки около того места, где формируется печеночный вырост. Главное выпячивание ткани поджелудочной железы образуется на дорсальной стороне кишки. Однако часть этой ткани может попадать в состав устья будущего желчного протока, и в стенках этой трубки формируется один поджелудочный вырост или пара таких выростов. Они имеют тенденцию расти вверх и сливаться с дорсальной поджелудочной железой. Во взрослом состоянии все три части сохраняются не всегда, но обычно дефинитивную железу образуют дорсальный вырост и по крайней мере один вентральный. Каждая часть может сохранять отдельный проток; вместе с тем системы протоков обычно сливаются, так что всю железу может обслуживать один выход — дорсальный или вентральный. В качестве еще одного варианта дорсальная поджелудочная железа может не отделяться от кишки так четко, как обычно, и различные ее части могут независимо открываться в кишечник примерно так, как на гипотетической примитивной стадии.

Глава 13

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ И ПОЛОВАЯ СИСТЕМЫ

С функциональной точки зрения совместное рассмотрение выделительной и половой систем кажется абсурдом, потому что выделение и размножение не имеют ничего общего. Однако морфологически эти две системы тесно связаны как в своем развитии, так и в использовании общих протоков, поэтому невозможно описать одну из них без многочисленных перекрестных ссылок на другую. Такая связь, по-видимому, обусловлена главным образом их эмбриональной близостью: у зародыша основные органы обеих этих систем формируются в соседних частях мезодермы, расположенных в стенке туловища на верхней стороне целомической полости (рис. 302).

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ОРГАНЫ

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИЯ ПОЧЕЧНОГО КАНАЛЬЦА. Парные почки (по-гречески *perihos*, по-латыни *ren*), присутствующие в различном виде у всех позвоночных, являются главными органами выделительной системы. Основной составной элемент почки — крошечный почечный каналец (*tubulus renalis*), или нефрон; многочисленные каналыцы соединяются с системой протоков, которые в конечном счете выходят позади на поверхность тела.

Самый общий для позвоночных тип канальца показан схематически на рис. 289, А; он встречается у таких различных форм, как акулы, пресноводные и многие морские костистые рыбы, а также амфибии. Проксимальная часть этого элемента представлена сферическим почечным, или мальпигиевым, тельцем (*corpusculum renis*). На разрезе видно, что оно состоит из двух частей — клубочка (*glomerulum*) и охватывающей его боуменовой капсулы (*capsula glomeruli*). Клубочек образован кровеносной системой, представляя собой маленькое компактное скопление капиллярных сосудов, свернутых сложными, иногда ветвящимися и анастомозирующими петлями (рис. 290). Полусферическая двухслойная капсула соответствует проксимальной части канальца. Внутренний ее слой, плотно прилегающий к стенкам сосудов клубочка, состоит из сложно-звездчатых клеток — подоцитов, между отростками которых имеются узкие щели, так что местами от полости между слоями капсулы кровеносные сосуды отделяет лишь базальная мембрана. Полость переходит в проход извитого канальца (*tubulus contortus*)¹; достигающего иногда значительной (относительно) длины; обычно в

¹ Заметим, что термин «каналец» широко употребляется в двух значениях: (1) как синоним нефрона, т. е. для обозначения всего почечного элемента, состоящего из почечного тельца и извитого канальца; (2) в более узком смысле, для обозначения только последнего образования.

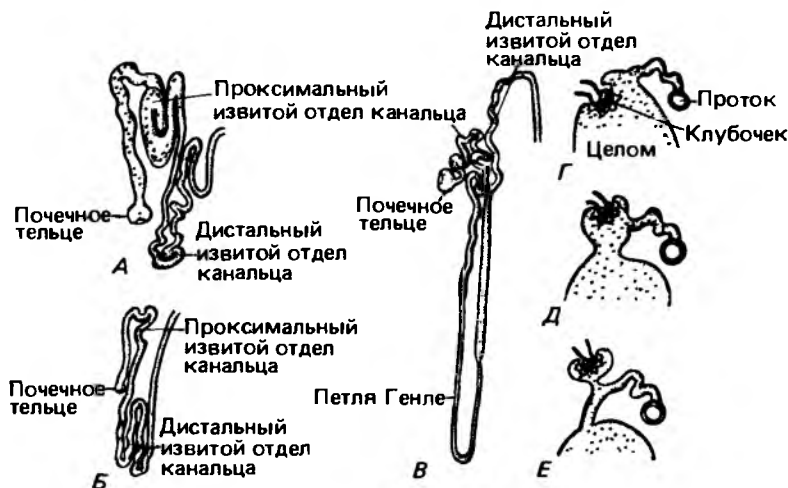


Рис. 289. Почечные канальцы. А — В. Три основных типа, распространенных у взрослых позвоночных. А. По-видимому, самый примитивный из них, характеризующийся крупным тельцем; наблюдается у пластиножаберных, пресноводных костных рыб и амфибий. Б. Тельце редуцировано или отсутствует; этот тип характерен для морских костистых рыб и рептилий. В. Тельце крупное, образовалась петля Генле; этот тип канальца наблюдается у млекопитающих и птиц. Г — Е. Еще более примитивные, чем на А, типы канальцев, встречающиеся у низших позвоночных — главным образом у зародышей — и, возможно, иллюстрирующие раннюю эволюцию почечных канальцев. Г. Каналец ведет из целома в почечный проток; клубочек, если и присутствует в стенке целома, то расположен отдельно от канальца. Д. В основании канальца сформировался специальный маленький кармашек целома, в который вдаётся клубочек. Е. Этот кармашек превратился в капсулу почечного тельца; закрывание входа в каналец из основного целома приведет к формированию более прогрессивного типа канальца (А).

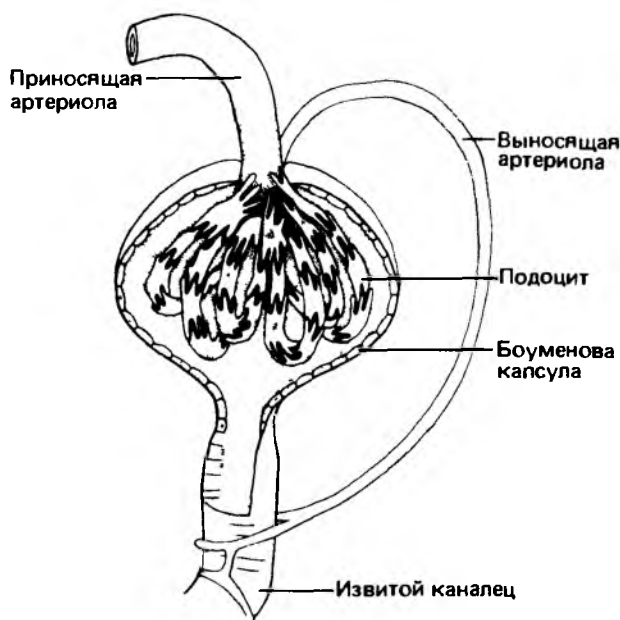


Рис. 290. Почечное тельце млекопитающих. В данном случае сосуды, оплетающие извитой каналец, идут от выносящей артериолы; у позвоночных, имеющих воротную систему почек, извитой каналец оплетают капилляры этой системы; они часто, хотя и не всегда, бывают объединены с капиллярами от выносящей артериолы. Клубочек на самом деле состоит из большого числа капиллярных петель, чем здесь изображено.

нем различимы проксимальный и дистальный отделы. Весь он густо оплетен сетью капилляров. Дистальным концом каждый каналец соединяется — различным способом у разных групп позвоночных — с протоками, ведущими на поверхность тела.

Результат функционирования извитого канала и почечного тельца — образование мочи, предназначенной для выделения и извлекаемой, вполне понятно, из связанных с ними кровеносных сосудов. Моча состоит главным образом из воды, но содержит в растворенном виде различные количества других веществ. В их число входят ионы, в частности ионы натрия, калия, хлорид- и сульфат-ионы; однако значительно большая доля приходится на «отходы» обмена, главным образом простые азотистые соединения — обычно мочевину или мочевую кислоту. У почечных каналцев две главные функции: 1) стабилизация внутренней среды организма и 2) удаление отходов.

Клеткам тела для жизни необходима соответствующая среда, самая важная характеристика которой — постоянное присутствие в окружающей их тканевой жидкости определенного количества и соотношения некоторых простых солей в растворенном виде. Их ионы легко проходят через стенки капилляров, поэтому их количественные соотношения в крови и тканевой жидкости одинаковы. Поддержание необходимой концентрации солей во всех жидкостях тела требует поддержания равновесия между их поступлением в организм (главным образом через кишечник) и выделением. Особые образования типа солевывделяющих желез в жабрах миног и костистых рыб, ректальной железы акул, носовых желез морских птиц или потовых желез кожи млекопитающих способствуют устранению избытка солей. Однако главную роль в этом процессе (или, наоборот, в удалении лишней воды, которая могла бы слишком сильно разбавить тканевую жидкость) играют почечные каналцы.

Как уже говорилось, кроме регуляции содержания солей и воды почечный каналец выполняет и другую важную функцию, удаляя из организма отходы и вредные вещества. При всасывании переваренной пищи в жидкости тела могут попадать соединения, бесполезные или даже вредные, ядовитые для клеток; обычно их эффективно выводят почки. Но в первую очередь необходимо устранять конечные продукты обмена, особенно белкового. При метаболизме любой органической пищи образуются двуокись углерода и лишняя вода, которые легко удаляются. Однако в процессе белкового обмена возникают и другие вещества, в первую очередь простые азотистые соединения. Такие конечные продукты азотистого обмена покидают клетки в основном в виде высокотоксичного иона аммония. У многих позвоночных, живущих в пресной воде, где этот ион может легко вымываться из тела, например у пресноводных костистых и двоякодышащих рыб, у личинок амфибий и у крокодилов, азотистые отходы полностью или в значительной мере остаются именно в такой форме. Однако у соленоводных рыб и большинства обитателей суши почти весь аммоний примерно с той же скоростью, с какой он появляется в крови, преобразуется в печени в менее токсичные соединения — мочевину и мочевую кислоту. Мочевина составляет большую часть выделяемых конечных продуктов азотистого обмена у акул, морских костистых рыб, латимерии, взрослых амфибий и млекопитающих; а мочевая кислота (почти нерастворимое вещество) — у ящериц, некоторых черепах и птиц; она выделяется в виде белёсой кашицы, что позволяет экономить во-

ду. У костистых рыб некоторая часть азотистых соединений может удаляться жабрами, а у млекопитающих незначительное их количество — потовыми железами. Однако в основном избыточный азот удаляется почками.

В почке протекают два различных процесса: один связан с почечным тельцем, а другой — с канальцем в узком смысле слова. По строению тельце похоже на относительно простое фильтрующее приспособление: сквозь мембраны, отделяющие клубочек от полости капсулы, должна проходить под давлением отфильтрованная плазма крови. Действительно, анализ жидкости, отобранной микропипеткой из капсулы амфибий, показывает присутствие многих веществ крови, причем в таких же количественных соотношениях. Форменные элементы и крупные молекулы типа белковых, конечно, не проходят через этот фильтр, но остальные соединения, включая не только отходы, но и такие ценные питательные вещества, как глюкоза, — проходят легко. Кроме того, слишком велико количество просачивающейся воды. Подсчитано, что, если бы у лягушки вся вода, которая просачивается из клубочков, удалялась из организма, это небольшое животное выделяло бы в день почти пол-литра мочи; человек выделял бы почти 200 литров.

Конечно, ничего подобного не происходит. Если бы в почках шла только клубочковая фильтрация, организм вскоре лишился бы воды. Кроме того, этот процесс не мог бы существенно менять количественные соотношения компонентов в жидкости тела; конечные продукты обмена и вредные или находящиеся в избытке соединения, оставались бы в организме в прежних концентрациях, а ценные питательные вещества терялись бы.

Разрешает эту проблему работа извитых канальцев. Из почечных телец фильтрат проходит по ним в различные протоки и у многих групп животных попадает в накопительный резервуар — мочевой пузырь. Анализ мочи, получающейся к концу этого пути, показывает ее сильные отличия от исходного фильтрата. Во-первых, сильно уменьшается объем жидкости. У лягушки мочевой пузырь достигает не более 5% ее первоначального количества, отфильтрованного из клубочков, а у человека — едва ли 1%. Кроме того, сильно изменяется состав. Ценные питательные вещества типа глюкозы, легко просачиваются внутрь канальца, однако мочевой пузырь обычно не достигают, количественные же соотношения других веществ становятся в корне иными.

Таким образом, ясно, что главную роль в процессе выделения играют извитые канальцы. Они выстланы эпителиями, которые сменяются от одного отрезка канальца к другому совершенно по-разному у различных групп позвоночных, причем для многих групп специфическая функция различных отрезков точно не известна. В целом у клеток здесь две функции. Главная из них у высших позвоночных — обратное всасывание большей части фильтрата. Во-первых, всасывается много воды; кроме того, по мере прохождения жидкости из нее извлекаются ценные вещества — главным образом глюкоза, по-видимому, в проксимальной части канальца, и соль — в дистальной. Вместе с тем даже у высших позвоночных сквозь клетки канальца происходит дальнейшее активное выделение в мочу лишних веществ, добавляющихся к фильтрату, а у низших форм, имеющих воротную систему почек, главную роль в работе последних, по-видимому, играют именно капилляры канальца; функция клубочка у них второстепенная.

В нефроне, так сказать, черновую работу выполняет фильтрация из клубочка; каналец (в узком смысле) связан с чистовыми стадиями процесса.

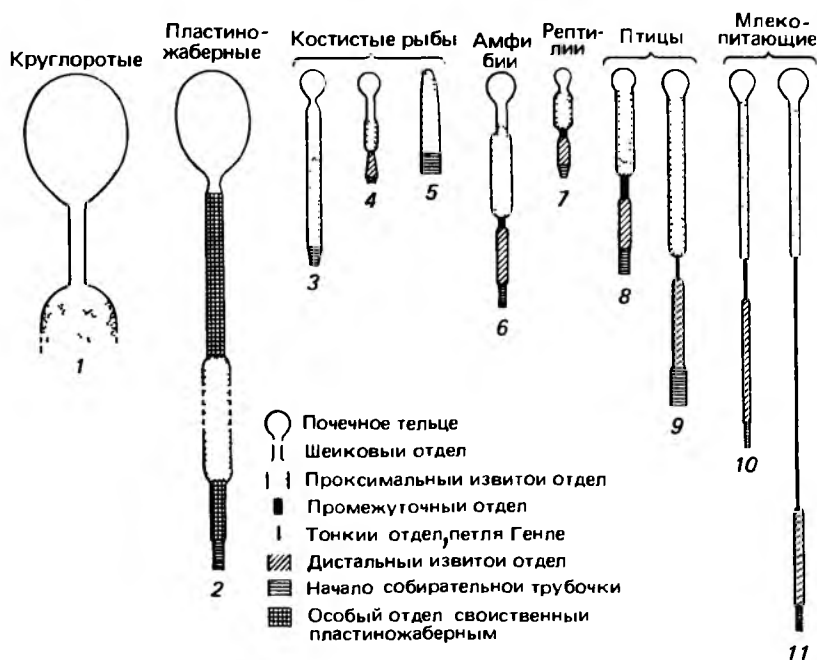


Рис. 291. Схема почечных канальцев различных позвоночных; все канальцы изображены в одинаковом масштабе, чтобы показать соотношение размеров их компонентов у разных групп. На всех изображениях тельца находятся на верхнем конце, а канальцы распрямлены. Тельца у большинства групп хорошо развиты; они необычайно велики у круглоротых и пластиножаберных, но малы у рептилий и утрачены у некоторых морских костистых рыб (5). Все канальцы имеют проксимальный извитой отдел. У некоторых рыб перед дистальным извитым отделом появляется промежуточный отдел; он присутствует у всех тетрапод. Этот промежуточный отдел у части птиц и у млекопитающих становится петлей Генле; у последних эта петля может быть очень длинной. 1 — миксина; 2 — скат; 3 — подкаменщик; 4 — сом, 5 — иглобрюх; 6 — лягушка; 7 — расписная черепаха; 8 и 9 — курица; 10 и 11 — кролик. (По Marshall, Kempton, из Prosser.)

ТИПЫ КАНАЛЬЦЕВ И ЭВОЛЮЦИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ. Исследователей физиологии почек, а также систематиков и филогенетиков давно интересует, какие воды являлись исходным местообитанием позвоночных — пресные или соленые. Палеонтологическая летопись дает неоднозначные указания и вызывает разногласия, но древнейшие известные остатки позвоночных (кембрийского и ордовикского возрастов) найдены все же в морских отложениях и, вероятно (хотя этого нельзя утверждать наверняка), жили в морях. Однако изучение строения и функционирования почечного канальца может привести к совсем другому выводу.

У разных групп позвоночных нефроны функциональной почки взрослой особи устроены неодинаково; существуют три их главных типа (рис. 289, 291). Все они имеют сильно извитой канальцевый отдел. а) Один тип (рис. 289, А) в характерном виде представлен у таких различных форм, как амфибии, большинство костистых рыб и пластиножаберные рыбы; здесь почечное тельце значительно по размеру и количеству фильтрата (а следовательно, отдаваемой воды) велико. б) Второй тип (рис. 289, Б) наблюдается в разных вариантах у ряда морских костистых рыб и рептилий. В этом случае тельце мало или отсутствует (а у рыб может отсутствовать и дистальный извитой отдел канальца), поэтому ясно, что отдача воды мала. в) Третий тип (рис. 289, В) представлен у млекопитающих и

(в менее выраженном виде) у птиц. Здесь в середину извитого канальца «вставлена» длинная тонкая дополнительная часть — петля Генле. Хотя в связи с крупным размером тельца в капсулу отфильтровывается большое количество воды, мочевого пузыря через такой каналец ее достигает относительно мало¹.

Исходя из распределения этих типов канальца по группам позвоночных, можно построить непротиворечивую гипотезу об истории их среды обитания. По-видимому, вариант «а» является примитивным типом, свойственным ранним пресноводным формам и сохранившимся у видов, по-прежнему обитающих в таких водах. Эти животные живут в среде с меньшей концентрацией растворенных веществ, чем в их собственных жидкостях тела, поэтому вода осмотически проникает внутрь организма через любые проницаемые поверхности. Чтобы предотвратить чрезмерное разведение внутренней среды и гибель, животному необходимо удалять большое ее количество; это позволяют делать крупные почечные тельца, отдающие много воды с неконцентрированной мочой; кроме того, через жабры может всасываться некоторое количество соли.

У морских рыб и миног, напротив, концентрация солей во внешней среде выше, чем в жидкости тела; это грозит выходом воды в окружающий раствор, обезвоживанием и чрезмерным концентрированием солей в организме. У миног, морских костистых рыб, кистеперой рыбы латимерии ситуацию частично исправляет выделение соли через жабры (см. т. 2, с. 47), а многие костистые рыбы, кроме того, экономят воду за счет редукции или утраты в нефроне почечного тельца; они компенсируют сопутствующее ослабление выделительной функции почек выделением большого количества конечных продуктов азотистого обмена через жабры.

Отсюда можно сделать вывод, что присутствие крупного клубочка — примитивный признак, что он нужен для эффективного выведения большого количества воды и что такая потребность была обусловлена пресноводным образом жизни ранних позвоночных. Можно, правда, предполагать, что исходной была морская среда, а крупный клубочек приобретен позже, когда позвоночные переселились в пресные воды. Однако в эту гипотезу плохо укладываются акулы с крупным клубочком и канальцем типа «а» и тем не менее живущие почти исключительно в море!

Типичные акулы обитают в среде с концентрацией солей выше, чем в их собственных жидкостях тела, однако воду из организма не теряют, а активно выводят через крупные клубочки, как пресноводные рыбы. Это связано с тем, что хотя у акул концентрация солей в теле такая же, как у любых вышестоящих позвоночных, т. е. ниже, чем в морской воде, суммарное осмотическое давление (а оно-то и имеет значение) в их организме примерно такое же, как в море или даже немного выше. Отчасти они решили проблему поддержания нормальной концентрации солей путем приобретения упомянутой в предыдущей главе ректальной железы, выделяющей большое количество хлорида натрия. Но, что гораздо важнее, акулы могут сохранять в крови без видимого вреда значительную часть конечных продуктов азотистого обмена в форме мочевины и тем самым

¹ Обратное всасывание воды может быть столь эффективным, что некоторые пустынные млекопитающие, например кенгуровые крысы, обходятся без питья, довольствуясь только той водой, которую они получают путем метаболического расщепления органических веществ.

повышать в теле суммарную концентрацию растворенных веществ, не увеличивая содержание солей. У них каждый почечный каналец имеет специальный отдел, который служит для обратного всасывания мочевины из проходящей через него мочи. Удивительно, что современный целакант из кистеперых приобрел (по-видимому, независимо) такой же механизм.

Значит, у акул, с одной стороны, и солоноводных костистых рыб и миног, — с другой, наблюдаются две радикально различные адаптации к соленой воде. Если бы море соответствовало исходному местообитанию позвоночных, такого едва ли можно было ожидать. Более разумно предположить, что предки как акул, так и морских костистых рыб жили во внутренних водах и завоевывали моря независимо, выработав совершенно разные стратегии борьбы против опасных последствий слишком высокой окружающей солености.

Известен еще один необычный случай. Миксины в отличие от прочих позвоночных вообще не регулируют содержание солей в организме; их состав здесь такой же, как в окружающей морской воде. На основании этого высказывалось мнение, что примитивные позвоночные, подобно современным миксинам, жили в морях, не регулируя содержание солей в теле, а такая регуляция и соответственно пресноводный образ жизни возникли позже. Однако сторонники пресноводного происхождения возражали, что при многообразии способов регуляции содержания солей это означало бы ее независимое приобретение несколькими различными группами: миногами, акулами, костными рыбами. Поэтому вероятнее, что основа такой регуляции у примитивных позвоночных существовала, но миксины, завоевывая океаны, не смогли решить проблему борьбы с ростом концентрации солей в организме и, так сказать, в отчаянии сдались.

Несмотря на эти аргументы, в настоящее время почти все исследователи сходятся на том, что позвоночные имеют океаническое происхождение. В конце концов все известные низшие хордовые обитают в морях и вообще почти все крупные группы животных, по-видимому, там и возникли. Конечно, строение и физиология почек свидетельствуют, что и хрящевые, и костные рыбы (за исключением акантодий) первоначально населяли пресные воды (для костных рыб это подтверждается также, по-видимому, первичным наличием у них легких). Однако интервал между временем существования древнейших известных позвоночных и появлением этих групп в палеонтологической летописи намного превышает 100 млн. лет; за это время, несомненно, могло случиться многое. Фактически ничего не известно об истории круглоротых, и можно только строить догадки об их месте в эволюционном процессе. Значит, нет никаких оснований считать самых ранних из известных ископаемых позвоночных действительно *первыми*, и их образ жизни, вероятно, к делу не относится. Морское происхождение кажется более естественным, поэтому предпочтение обычно отдают ему, хотя имеющиеся данные неполны и противоречивы.

Наземные позвоночные сталкиваются с такой же проблемой, что и морские рыбы. Они живут в сухой среде, где вода непрерывно теряется через поверхность тела, что грозит обезвоживанием и следовательно, увеличением концентрации солей внутри тела. Им необходимо экономить воду, особенно из-за невозможности выделять соли и конечные продукты обмена через жабры. У предковых тетрапод, по-видимому, были почечные единицы типа «а» — с большим тельцем и простым каналцем; они выделяли большое количество водянистой мочи. Некоторая

экономия воды осуществляется за счет задержки мочи в клоакальном мочевом пузыре (см. т. 2, с. 135—136), стенки которого способны к обратному всасыванию. У современных рептилий уменьшение отдачи воды достигается еще и за счет уменьшения размера почечных телец, а значит, и количества фильтрующейся через них воды. Океанические рептилии и птицы, располагающие для питья только морской водой, стоят перед трудной проблемой. У морских черепах в глазнице находится солевая железа; у морских птиц крупная железа расположена над глазом и открывается в носовую полость. Млекопитающие приобрели другой способ экономии воды. У них почечное тельце крупное, и в каналец поступает много мочи. Однако он почти целиком возвращает из нее воду. Конечно, обратное всасывание большого количества воды происходит в канальце любого типа, но у млекопитающих между его проксимальным и дистальным извитыми отделами «вставлена» длинная и тонкая петля Генле, нисходящая в мозговой слой почки (см. рис. 300); происходящие в ней процессы, включающие перенос натрия и осмотические взаимодействия, приводят к обратному всасыванию в дистальном извитом отделе и собирательной трубке дополнительного количества воды и, следовательно, к ее экономии. У птиц тоже в некоторой степени развита петля Генле. Вдобавок у них, как и у многих рептилий, конечные продукты азотистого обмена выделяются в виде мочевой кислоты; она почти нерастворима, и для ее транспортировки требуется мало воды.

АРХАИЧНЫЕ ТИПЫ КАНАЛЬЦЕВ. В предыдущем разделе были описаны типы почечных элементов, наиболее характерные для взрослых позвоночных. Однако встречаются и другие типы канальцев, чаще наблюдаемые у зародышей (как правило, к ним относятся элементы, формирующиеся первыми) и более распространенные у низших позвоночных, чем у высших. Следовательно, есть серьезные основания считать их архаичными.

Общая черта таких канальцев (рис. 289, Г—Е) — то, что они открываются в целомическую полость, обычно посредством ресничной воронки. При этом иногда образуется и типичное почечное тельце, причем в одних случаях клубочек помещается не внутри капсулы канальца, а выдается в целомическую полость около воронки. В других случаях ни тельца, ни клубочка нет.

Одна из теорий эволюции почечных элементов позвоночных считает, что сначала канальцы действительно имели последний из описанных типов строения и служили для выведения конечных продуктов обмена и лишней жидкости из целомических полостей. Затем кровеносные сосуды образовали в стенках целома клубочки, позволяющие увеличить приток к канальцам жидкости для обработки. Позднее почечный элемент образовал капсулу, охватившую клубочек; наконец каналец утратил первичную связь с целомом и стал получать жидкость только из клубочка.

У большинства крупных групп беспозвоночных разнообразно устроенные выделительные элементы называются **нефридиями**. Однако они не гомологичны нефрону позвоночных, который, по-видимому, сформировался независимо, возможно, в качестве приспособления для выкачивания воды у пресноводных форм, приобретая функцию удаления отходов вторично. Ланцетник, казалось бы, не вписывается в такое представление, так как его расположенные посегментно мелкие нефридиальные элементы напоминают таковые у многих плоских червей. Однако современные электронно-микроскопические исследования показали,

что клетки его нефридиев, считавшиеся пламенными, в действительности близки по своей природе подоцитам позвоночных, а сами нефридии все-таки сообщаются с целомической полостью, как сообщаются с ней и архаичные почечные каналы.

ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ До сих пор обсуждались только микроскопические функциональные элементы, входящие в состав почки. Теперь будет рассмотрена организация этих выделительных единиц и ведущих от них протоков на макроскопическом уровне.

Строение выделительной системы у высших классов позвоночных — амниот — весьма единообразно и выглядит простым: имеется пара компактных почек, выдающихся сверху в брюшную полость, и пара мочеточников, несущих от них мочу, часто — в непарный мочевой пузырь. Довольно сходные образования наблюдаются и у различных низших форм. Однако подробное изучение показывает, что между группами существуют значительные различия в строении выделительной системы. Разнообразное устройство имеют и сами почки, и протоки, и мочевой пузырь.

У этого разнообразия две главные причины: 1) в отличие от многих других органов почка должна начинать свою деятельность на ранних стадиях развития, чтобы удалять ненужные продукты обмена быстро растущего зародыша. Поэтому постепенное и независимое развитие почки, пригодной к работе только после рождения, невозможно; должна быстро сформироваться функционирующая зародышевая почка, которая, впрочем, видоизменяется или замещается на более поздних стадиях развития; 2) рядом с почками расположены гонады — семенники или яичники; эти органы, особенно семенники, имеют тенденцию «присваивать» часть выделительных каналов и канальцев в качестве проводящей системы для своих продуктов, что также заметно видоизменило выделительные органы у большинства групп позвоночных.

ГОЛОНЕФРОС И ОПИСТОНЕФРОС Обсуждение типов выделительной системы можно начать с описания строения и эмбрионального развития гипотетической первичной почки, которую можно назвать **голонефросом** (holonephros).

В нашем эмбриологическом очерке мы отмечали, что во всех туловищных сегментах мезодерма имеет в своем составе с каждой стороны промежуточный отдел, часто представленный в каждом сегменте отдельным **нефротомом** (или мезомером) — небольшим образованием, соединяющим сомит и боковую пластинку (рис. 75, Г; 80, В; 292). Надо полагать, что у предкового позвоночного каждый нефротом давал начало одному почечному элементу; заключенная в нем маленькая целомическая полость становилась полостью между слоями боуменной капсулы, а от последней вырастал извитой каналец. Таким образом, вдоль каждой стороны туловища получался ряд сегментарных почечных элементов. Дифференцировка нефротомов, как и сомитов, распространяется у зародышей спереди назад; следовательно, у гипотетической предковой формы самые «старые» канальцы должны находиться в головном конце этого ряда, а те, что формируются последними, — в заднем конце туловища. Нефротом располагается выше боковой пластинки, так что и на более поздних стадиях развивающаяся почка тоже должна находиться дорсальнее целомической полости, довольно далеко от средней линии (рис. 302). Как отмечалось ранее, предполагают, что у предковых позвоночных почечные элементы сохраняли связь с целомом,

ныне наблюдаемую на ранних эмбриональных стадиях и изредка во взрослом состоянии у различных низших групп.

У многих беспозвоночных выделительные элементы открываются прямо во внешнюю среду. У позвоночных нефрогенная зона отделена от поверхности тела направленными вниз выростами миотомов, дающими боковую туловищную мускулатуру. Это препятствие было обойдено путем образования с каждой стороны туловища продольного протока, собирающего мочу от ряда сегментарных элементов; правый и левый протоки, прежде чем открыться наружу, в области клоаки часто объединяются. Этому первичному почечному каналу был дан целый ряд названий; чаще всего его называют **архинефрическим**¹. Как и каналы, он имеет мезодермальное происхождение и в наиболее типичных случаях образуется путем слияния концов самых передних, т. е. формирующихся первыми почечных канальцев (рис. 292, А, Б; 293, А), а затем растет назад, сбоку от ряда нефротомов, часто формируясь за счет материала тех из них, что расположены дальше от головы. Более задние канальцы, развиваясь, растут вбок и соединяются с этой ранее образовавшейся структурой. Теоретически с каждой стороны тела в итоге возникает **голонефрос** (рис. 292, В; 293, Б), т. е. почка, имеющая в каждом туловищном сегменте по одному почечному канальцу, весь ряд которых опорожняется через парный архинефрический канал. К такой гипотетической схеме приближается только почка личинок миксин и безногих амфибий.

Выделительная система взрослых миксин слабо отличается от голонефроса, но даже здесь самые передние (сформировавшиеся первыми) канальцы, формирующие выводной канал, специализированы или редуцированы, что наблюдается и у всех вышестоящих позвоночных. Эти первые канальцы называют **пронефросом** (pronephros) (рис. 292, Б; 293, А; 294, А). Остальную, большую часть системы почечных канальцев, из которой тем или иным способом формируется definitiva почка современных позвоночных, можно в целом назвать **опистонефросом** (opistonephros), т. е. «задней почкой» (рис. 293, В, Г). У опистонефроса обычно три крупных отличия от гипотетического голонефроса. 1) В его состав не входят передние канальцы (пронефрос). 2) Простое сегментарное строение утрачено (у позвоночных выше уровня миксин). По крайней мере на большей части длины definitiva почки в каждом сегменте формируется множество канальцев; фактически отдельные нефротомы могут не развиваться, и тогда — особенно в задней части туловища — канальцы дифференцируются из продольного тяжа несегментированной нефрогенной ткани. 3) В большинстве групп позвоночных архинефрический канал используется у самца для выведения

¹ Его часто называют **вольфовым каналом** (ductus Wolfi) по имени первооткрывателя, а на основании эмбриологических данных — **пронефрическим** или **мезонефрическим** каналом. Когда он служит протоком почки во взрослом состоянии у низших позвоночных, его иногда некорректно называют мочеточником или, что правильнее, **голонефрическим** или **опистонефрическим** каналом. Если он переходит в половую систему, то становится каналом придатка семенника и семяпроводом (т. 2, с. 131—134). Хотя использование таких эпонимов, как «вольфов канал», в настоящее время не приветствуется, этот термин часто бывает самым удобным, так как им можно обозначить проток любого позвоночного, не приписывая этим какой-либо однозначной функции, которая часто совершенно не соответствовала бы действительности.

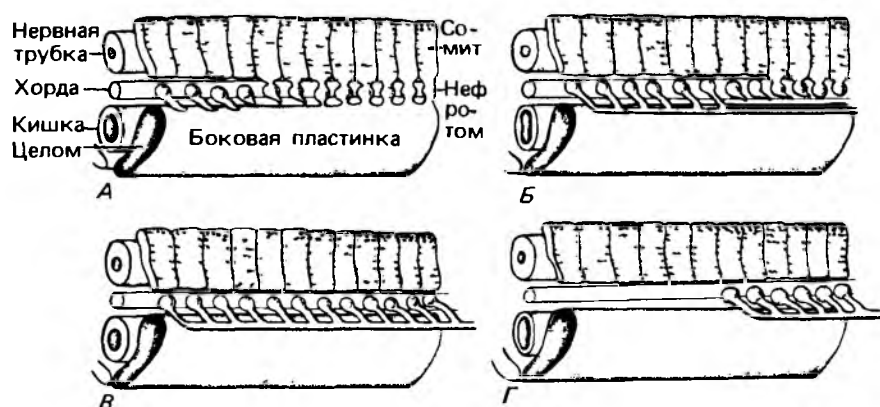


Рис 292 Схемы передней части туловища зародыша (кожа удалена), иллюстрирующие эмбриональное развитие архинефрического канала А От самых передних — пронефрических — нефротомов отрастают каналы, которым предстоит соединиться задними концами Б Пронефрические каналы сформировали канал, некоторые более задние нефротомы формируют каналы, которым предстоит впасть в этот канал В Более задние каналы присоединились к каналу Г Пронефрос утрачен, но сформированный им архинефрический канал сохраняется для обслуживания более задней части почки

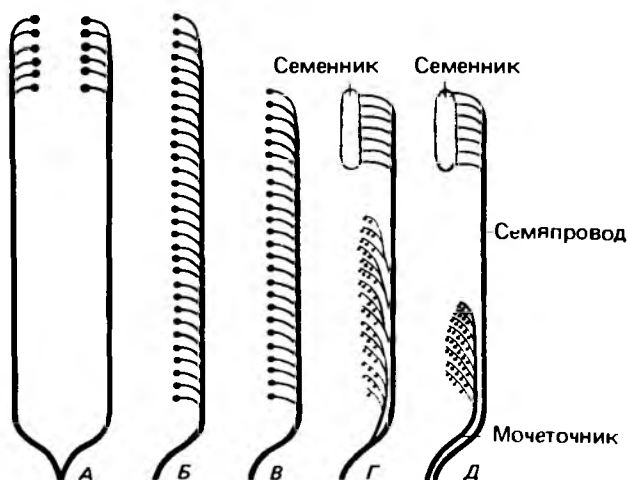


Рис 293 Схематические изображения почек различных типов А Пронефрос (у зародыша) Б Гипотетический голонефрос (каждый туловищный сегмент имеет один канал), приблизительно соответствующий почкам личинок миксин и безногих амфибий В Примитивный опистhoneфрос пронефрос редуцирован или специализирован, каналы расположены посегментно такой тип наблюдается у миксин Г Типичный опистhoneфрос в задних сегментах число канальцев увеличено, переднюю часть системы обычно заимствует семенник, имеется тенденция к образованию дополнительных почечных протоков, такой тип наблюдается у большинства анамний Д Метанефрос амниот это опистhoneфрос, в котором все канальцы обслуживает один дополнительный проток — мочеточник На А изображены почки обеих сторон тела, а на Б, В, Г и Д — только одной (см рис 309)

спермы, а моча частично или полностью выводится по новому протоку — мочеточнику или его аналогу.

РАЗВИТИЕ ПОЧКИ АМНИОТ В качестве крайней противоположности гипотетическому голонефросу рассмотрим развитие почки у млекопитающих (рис. 294); у рептилий и птиц картина сходная. В данном случае наш отход от последовательного изложения обусловлен тем, что изучение почки млекопитающих сильно повлияло на развитие общих представлений о типах почек и их номенклатуру.

У зародыша млекопитающих в ходе дифференцировки мезодермальных сомитов ниже них в нескольких передних сегментах тела (не более чем в дюжине), т. е. позади головы вдоль будущей шеи, формируются простые сегментарные почечные пузырьки, или нефротомы, образующие пронефрос. По соседству с этими недоразвитыми канальцами в нефрогенной ткани развивается передний конец архинефрического канала, быстро растущего назад к клоаке. Канальцы пронефроса исчезают на ранней стадии: первые из них начинают дегенерировать еще до того, как сформируются последние элементы даже этого короткого ряда.

Процесс дифференцировки почечных структур распространяется за последним пронефрическим канальцем в более задние сегменты без пропуска. Считается, что теперь формирующиеся канальцы относятся ко второй зародышевой почке — мезонефросу (*mesonephros*), — функционирующей в течение значительного периода эмбрионального развития млекопитающих и других амниот (а у рептилий — исчезающей иногда лишь после рождения). Мезонефрические канальцы продолжают формироваться, сначала тоже посегментно, вдоль туловища вплоть до поясничного отдела. Если элементы пронефроса у млекопитающих — в луч-

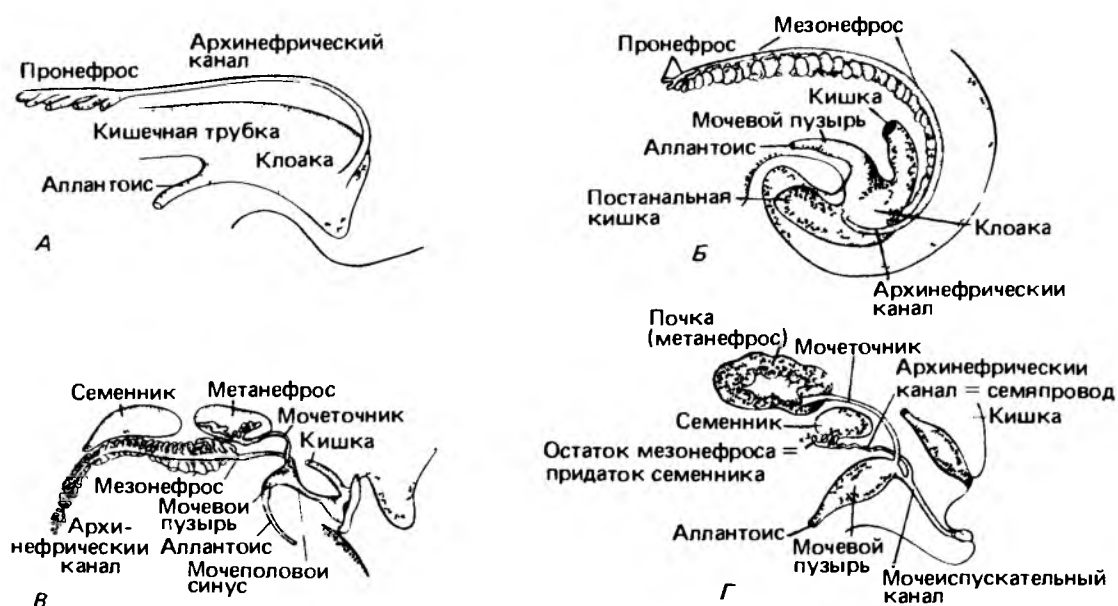


Рис. 294. Схемы, иллюстрирующие формирование метанефроса у зародыша амниот (самца) (вид с левой стороны). А. Сформированы пронефрос и канал. Б. Частично сформирован мезонефрос. В. Пронефрос редуцирован, функционирует задняя часть мезонефроса, сформирован мочеточник и начинает дифференцироваться метанефрос. Г. Дефинитивная стадия; мезонефрос редуцирован — его канальцы и архинефрический канал используются только для выведения спермы, метанефрос функционирует как почка

шем случае простые, лишенные клубочков, часто рудиментарные образования, то в мезонефросе они, напротив, имеют типичные клубочки и весьма извитые канальцы; вначале они располагаются по одному на сегмент, но позже, с формированием дополнительных канальцев, границы между сегментами стираются.

Во время дифференцировки задних частей мезонефроса его более передние канальцы дегенерируют. У многих млекопитающих весь он, как и архинефрический канал, утрачивает свою первоначальную выделительную функцию еще задолго до рождения животного, но, как будет показано ниже, и канальцы мезонефроса, и этот канал сохраняются в измененном виде в составе половой системы взрослого самца (см. т. 2, рис. 294, 301, 302).

Однако самая задняя часть нефрогенной ткани для формирования мезонефроса не используется, а образует несегментированную сферическую массу в верхней стенке поясничного отдела полости тела. В этом скоплении мезодермы вскоре дифференцируется множество почечных канальцев, дающих в итоге метанефрос (*metanephros*) — функциональную почку поздних зародышей и взрослых особей амниот. В отличие от элементов мезонефроса эти канальцы не впадают в архинефрический канал, и для их опорожнения формируется новый проток — мочеточник (*ureter*), который в филогенезе появился поздно, но в эмбриогенезе закладывается раньше канальцев и даже индуцирует их. Он «отпочковывается» примерно от того места, где архинефрический канал той же стороны тела впадает в клоаку, растет вперед и вверх, внедряется в метанефрическую ткань и в ней многократно разветвляется на более мелкие трубочки. Затем к верхушкам самых мелких из них — **собираательных трубочек** (*tubuli renales recti*) — присоединяются пучки почечных канальцев. Дальнейший рост и дифференцировка этой метанефрической массы приводят к образованию на каждой стороне тела дефинитивной почки, которая, таким образом, по форме, положению и характеру выводных протоков стоит совершенно особняком по отношению к пронефросу и мезонефросу.

ПРОНЕФРОС, МЕЗОНЕФРОС И МЕТАНЕФРОС. Итак, у зародыша амниот последовательно формируются три типа структур: пронефрос, мезонефрос и метанефрос. Часто утверждается или подразумевается, что эти образования являются отдельными почками, которые сменяли друг друга в филогенезе, как сменяют в эмбриогенезе. Однако для такого представления нет достаточных оснований. Наблюдаемые различия легко объяснимы с функциональных позиций; эти три образования, по-видимому, — регионально специализированные части исходного голонефроса, выполняющие разные функции.

У многих позвоночных канальцы пронефроса и мезонефроса различаются по строению, но это бывает не всегда. Иногда пронефрос частично или целиком состоит из элементов, идентичных расположенным за ним. Единственной его настоящей отличительной особенностью является то, что он формирует архинефрический канал. Но в этом на самом деле нет ничего особенного — это чисто практический вопрос. Конечные продукты обмена активно растущего зародыша надо удалять. Когда формируются передние почечные канальцы, в них начинается образование мочи, и дифференцировка протока для ее отведения не должна затягиваться до тех пор, пока оформится вся почка; передние канальцы просто не могут ждать так долго.

У амниот метанефрос легко отличим от мезонефроса. Это обособленное обра-

зование, достигающее значительно более крупного размера, дренируемое мочеточником, а не архинефрическим каналом. Однако, хотя метанефрос и обособляется, сначала это просто сильно утолщенная задняя часть тяжа нефрогенной ткани, из которого формируются также мезонефрос и пронефрос. Его крупный размер, конечно, обусловлен присутствием большого количества канальцев; у амниот их много отчасти в связи с относительно крупным размером позднего зародыша и взрослого животного, а отчасти (у птиц и млекопитающих) из-за высокой интенсивности обмена веществ. Эффективность работы почки зависит от площади поверхности клубочковых фильтров и стенок канальцев; здесь, как и в случае многих других органов, важно соотношение поверхности и объема. Так как невозможно непосредственно прикрепить все бесчисленные канальцы к одному неразветвленному архинефрическому каналу, требуется сложная система собирательных протоков; по той же причине аналогичные протоки могут быть и в почках анамний. Кроме того, использование взрослым самцом архинефрического канала для выведения спермы делает желательным обособление системы, выводящей мочу.

Почку взрослых рыб и амфибий часто называют мезонефросом и считают гомологом лишь зародышевой почки амниот. Это представление несостоятельно, так как подразумевает, что в выделительном органе акулы или лягушки нет ничего от метанефроса амниот. Однако эмбриональное развитие показывает, что при формировании почки низших позвоночных используются все участки тяжа нефрогенной ткани, и, следовательно, задняя ее часть происходит из того же самого материала, что и метанефрос. Это правда, что дефинитивная почка низших позвоночных никогда не бывает таким компактным коротким телом, как метанефрос, но у некоторых форм картина очень близкая. Хотя выводным протоком почки анамний бывает, как и у зародышевого мезонефроса амниот, архинефрический канал, у различных хрящевых рыб и амфибий наблюдаются аналоги (по-видимому, не гомологи) мочеточника (рис. 301). В общем мезонефросом, вероятно, лучше всего называть только почку зародыша амниот, а у взрослых анамний ее можно называть опистонефросом, подразумевая под метанефросом амниот особую разновидность его задней части.

ПРОНЕФРОС И ГОЛОВНАЯ ПОЧКА. Мы описали пронефрос как самую переднюю и формирующуюся первой часть эмбриональной почки — по существу совокупность канальцев, участвующих в формировании архинефрического канала. У амниот и хрящевых рыб это образование весьма недолговечно; оно никогда не сохраняется во взрослом состоянии и едва ли заслуживало отдельного названия, если бы не было связано с формированием этого канала. У других рыб и амфибий с малым количеством желтка в яйцеклетке и зародышем, обычно быстро становящимся активно питающейся личинкой, наблюдается иная картина. У таких личинок пронефрос сохраняется для выполнения выделительной функции, однако он сильно специализирован и его часто называют **головной почкой** в связи с передним положением. В большинстве случаев в его образовании участвует значительное количество канальцев передних сегментов тела, которое обычно сокращается в ходе эмбрионального развития до одного-трех крупных извитых канальцев, а у бесхвостых и хвостатых земноводных здесь с самого начала выявляется всего два или три элемента.

Канальцы головной почки часто имеют ресничные воронки, открывающиеся в целомическую полость, куда выдается и единственный крупный клубочек. Эта

сообщающаяся с почкой часть целома бывает отделена от остальной целомической полости в виде замкнутого мешка, образуя что-то вроде крупной почечной капсулы. У круглоротых такой частью целома, дренируемой головной почкой, является перикардальная полость. Еще одна особенность этой группы в том, что жидкость, выводимая из нее головной почкой, поступает не в архинефрический канал, а в близлежащую вену. У амфибий и большинства рыб личиночная головная почка во взрослом состоянии перестает работать и исчезает. Однако у нескольких видов костистых рыб и миксин она сохраняется в течение всей жизни в виде скопления лимфоидной ткани, выполняющей кроветворную функцию. У других костистых рыб более задние части почки могут служить для этого же, и их иногда неудачно обозначают тем же названием.

ОПИСТОНЕФРОС АНАМНИЙ (рис. 295—297). Сейчас мы рассмотрим разнообразные формы, принимаемые опистонейфросом в качестве функциональной дефинитивной почки низших позвоночных. Как уже упоминалось, у личинки миксин почка по существу представляет собой голонейфрос; у взрослых круглоротых дело обстоит иначе, потому что пронефрическая часть выделительной системы исчезает. Тем не менее их почка устроена просто. У взрослых миксин опистонейфрос представлен всего лишь длинным рядом сегментарных канальцев, тянущимся вдоль большей части длины туловища; каждый из них впадает непосредственно в архинефрический канал. У миног число канальцев увеличено, а гистологическое строение почки уникально — все капсулы слиты в длинный желоб.

Почка челюстноротых всегда устроена более сложно. У различных рыб и амфибий в ней два крупных новшества. 1) Заметно увеличено количество канальцев, что обусловило утрату сегментарного строения и утолщение почки; часто это сопровождается концентрацией функциональных элементов в пределах небольшого участка первоначальной переднезадней длины почки. 2) У самца часть опистонейфроса используется для выведения спермы. Эти две черты взаимосвязаны: во многих группах семенник имеет тенденцию заимствовать для собственных нужд какой-либо участок почки, обычно в ее переднем конце, который может полностью или частично утрачивать свою первоначальную выделительную функцию; остальная часть в порядке компенсации сильно гипертрофируется.

Почка анамний обычно вытянута вдоль большей части туловищных сегментов, находящихся позади области пронефроса. Однако она редко хорошо развита и функционирует по всей длине в качестве выделительного органа. У акул и химер передняя часть тонка, и основной объем почечной ткани сосредоточен сзади, не более чем в дюжине сегментов тела; морфологически это очень похоже на развитие метанейфроса. Причина такой концентрации, по-видимому, в том, что семенник приобрел связь с передней частью почки и стал использовать ее канальцы для выведения спермы в архинефрический канал (см. рис. 301, В, Г). Эта часть почки частично или полностью утратила свою выделительную функцию. У самца она может стать по существу придатком семенника (подобным эпидидимису млекопитающих), а у самки — дегенерировать. В связи с этим функциональная задняя часть почки, как правило, разрастается и теряет свое первоначальное метамерное строение, т. е. в каждом сегменте образуется значительное число канальцев. Их пучки могут сливаться дистальными концами с образованием собирательных трубочек, впадающих в архинефрический канал.

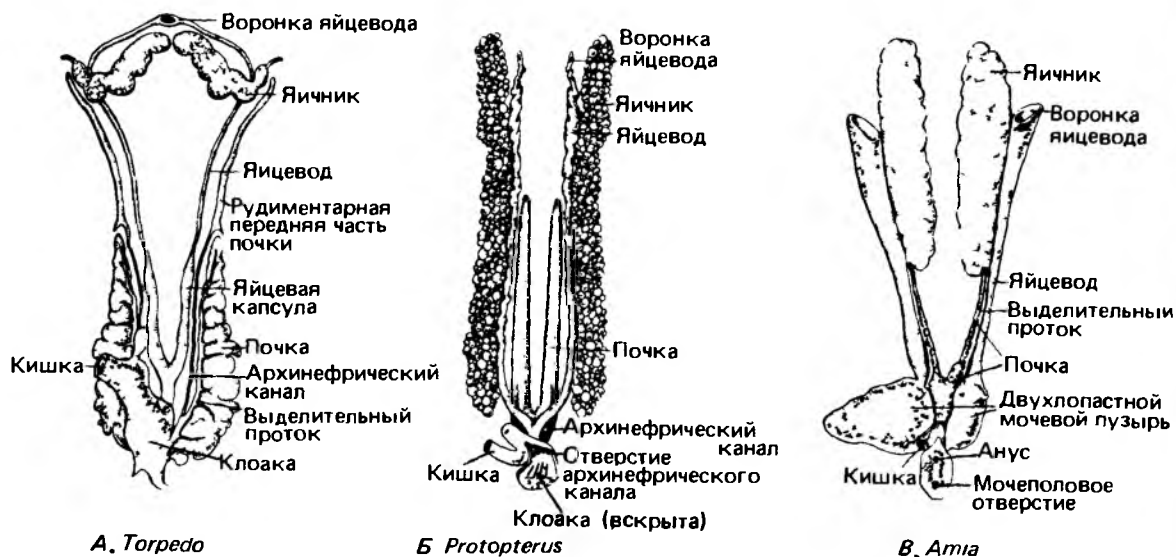
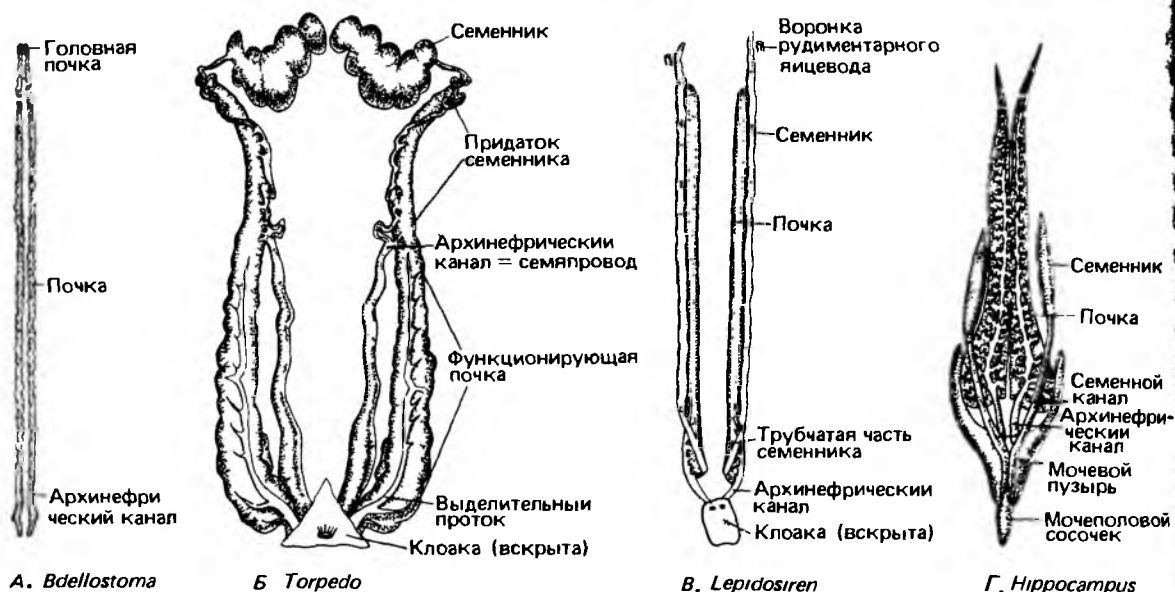


Рис. 296. Мочеполовая система самки (вид снизу). А. Электрический скат (пластиножаберные). Б. Африканская двоякодышащая рыба. В. Ильная рыба — примитивная лучеперая форма. У электрического ската (*Torpedo*) скорлуповая железа не развита. (А — по Borcea; Б — по Parker, Kerr; В — по Hyrtl, Goodrich.)

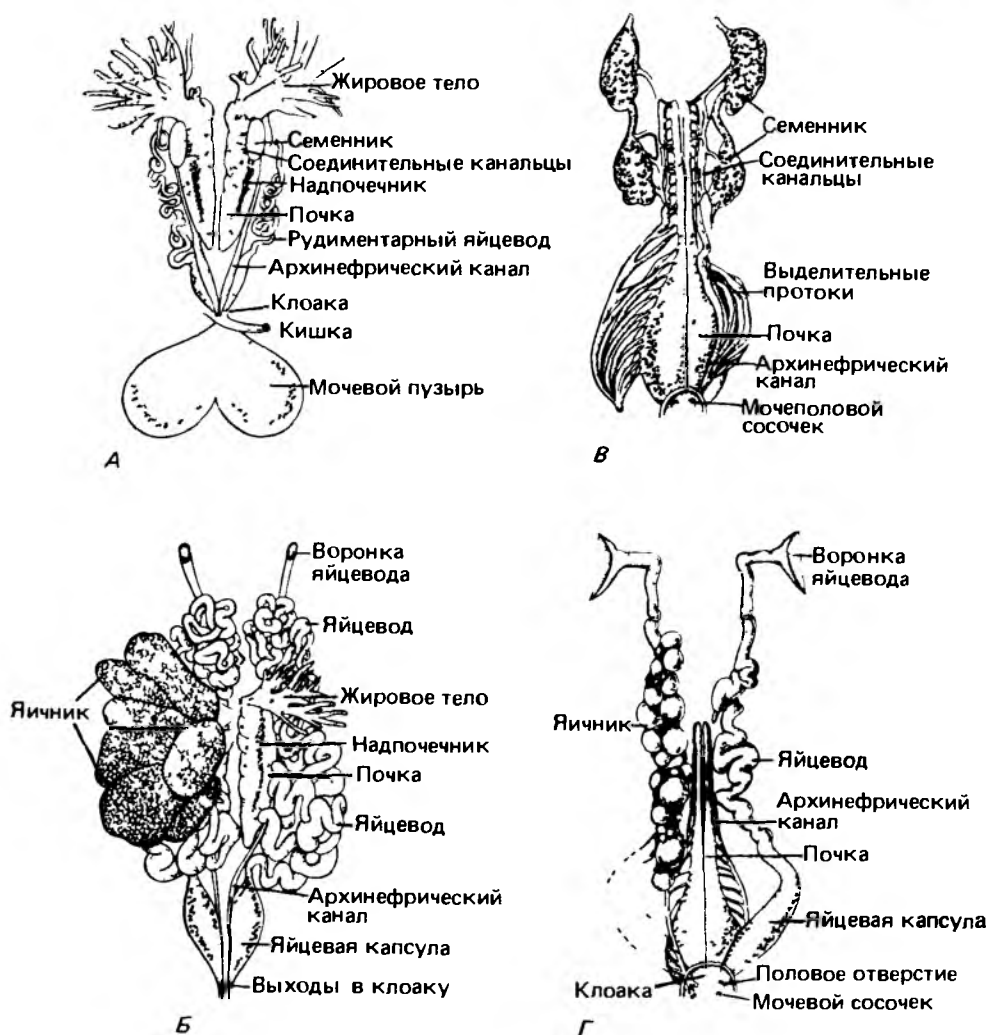


Рис. 297. Мочеполовая система амфибий (вид снизу). А, Б. Самец и самка лягушки (*Rana*); на Б яичник (показанный только на правой стороне тела) находится почти в зрелом состоянии. Мочевой пузырь и кишка на Б не показаны. В, Г. Самец и самка саламандры (*Salamandra*). На В выделительные протоки правой стороны отделены от клоаки и отвернуты, чтобы были видны их соединения с почкой. На Г яичник показан только на правой стороне; яйцевод на этой стороне частично удален, чтобы были видны задние выделительные протоки. (А и Б — по McEwen.)

У анамний генеральная линия эволюции почки была направлена в сторону концентрации выделительной функции в задней части опистонефроса, т. е. приближала ее по строению к метанефросу амниот. Такие переходные ее типы наблюдаются у хрящевых рыб, хвостатых и безногих амфибий; у бесхвостых амфибий с туловищем всего из нескольких сегментов, почка, как и следует ожидать, короткая и компактная. Эволюция почки у лучеперых рыб своеобразна, как своеобразны и некоторые другие их черты. У костистых рыб (а также у многопера) семенник приобрел проток, совершенно не связанный с выделительной системой, и опистонефрос часто остается длинным (рис. 295, Г; 301, Ж; 309, Г). У двоякодышащих рыб (рис. 295, В; 301, Е; 309, В) представлена как бы предшествующая такому состоянию морфологическая стадия.

ПОЧКА АМНИОТ. Как видно из приведенного выше примера млекопитающих, почка амниот являет собой предельный уровень специализации, на котором тенденции к приобретению компактного строения и обособлению от половой системы, наблюдаемые у нижестоящих классов, достигли максимального выражения. Между сформированной почкой и половыми органами самца не остается почти никакой связи, потому что предковый архинефрический канал — кроме его самого заднего конца — у самца полностью отдан в распоряжение семенника, а почка обслуживается мочеточником и его ветвями (см. рис. 301, Д). Передняя часть опистhoneфроса функционирует у зародыша в качестве мезонефроса, но исчезает во взрослом состоянии, если не считать рудиментарных остатков при семеннике. Дефинитивная почка, метанефрос, формируется путем сильного разрастания почечной ткани в самых задних сегментах туловища в виде относительно короткого толстого тела, выдающегося в брюшную полость сверху в поясничном отделе.

Почка рептилий (рис. 298) часто выглядит снаружи мелкозернистой, поскольку состоит из множества мелких долек. Такая дольчатость в свою очередь отражает строение системы, собирающей мочу. В типичном случае мочеточник распадается на множество длинных ветвей, в которые впадают группы собирательных трубочек; каждая ветвь мочеточника является центром формирования дольки. По сравнению с другими амниотами количество канальцев относительно невелико — по имеющимся в литературе оценкам у различных ящериц их от 3000 до 30 000. Возможно, это связано с обычно низкой интенсивностью обмена веществ у рептилий по сравнению с птицами и млекопитающими.

Дефинитивные почки птиц (рис. 299) формируются в эмбриогенезе из нефрогенной ткани только одного сегмента заднего конца туловища, но у них огромный относительный размер; обычно они заполняют крупные парные впадины в под-

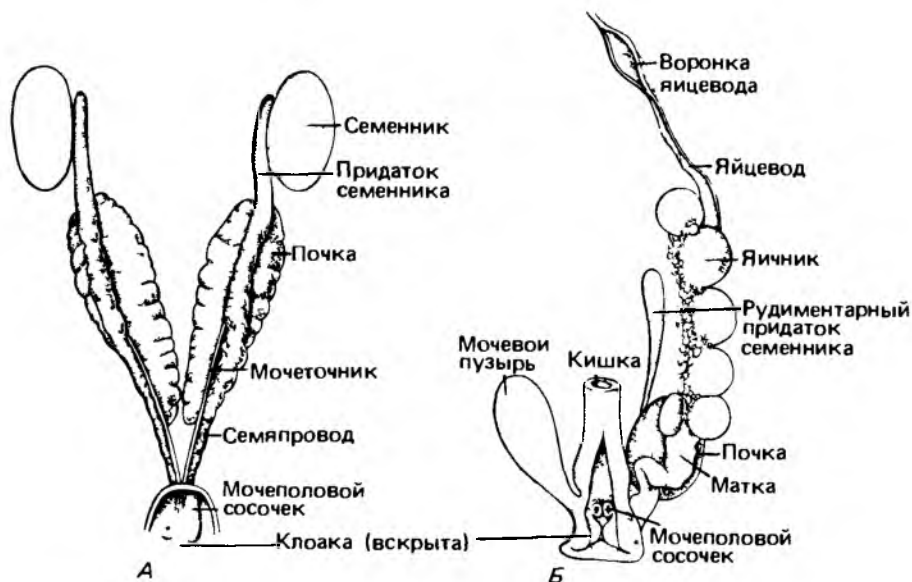


Рис. 298 Мочеполовые органы рептилий. А. Самец варана (*Varanus*). Б. Самка гаттерии (*Sphenodon*). На А мочевой пузырь не изображен; на Б он отвернут на одну сторону. На Б изображены только органы левой стороны. Вид снизу. (А — по van den Broek; Б — по Osawa.)



Рис. 299. Мочеполовые органы голубя. А Самец. Б Самка Фабрициева сумка (см гл. 14) — это карман из лимфоидной ткани, открывающийся сверху в клоаку птиц (А — по Roseler, Lamprecht; Б — по Parker.)

вздошных костях на верхней стороне брюшной полости. Каждая из этих довольно длинных почек, как правило, подразделена на три или более долей неправильной формы, а те — на множество мелких долек, от каждой из которых отходит ветвь мочеточника. Клубочки малы, а каналы чрезвычайно многочисленны; например, подсчитано, что у домашней курицы их около 200 000, т. е. вдвое больше, чем у млекопитающего такого же размера.

Почка млекопитающих (рис. 300), обычно с гладкой наружной поверхностью, по внутреннему строению заметно отличается от таковой у других амниот. Внутри нее мочеточник вместо того, чтобы разветвляться как у рептилий и птиц, расширяется в полость — почечную лоханку (*pelvis renalis*), в которую впадают собирательные трубочки. Лоханка нередко частично подразделяется на мелкие углубления — почечные чашечки (*calices*). Почка чаще всего бобовидной формы, и они расположены вдоль ее медиальной, вогнутой стороны, образующей почечные ворота (*hilus renalis*). К каждой чашечке радиально сходятся собирательные тру-

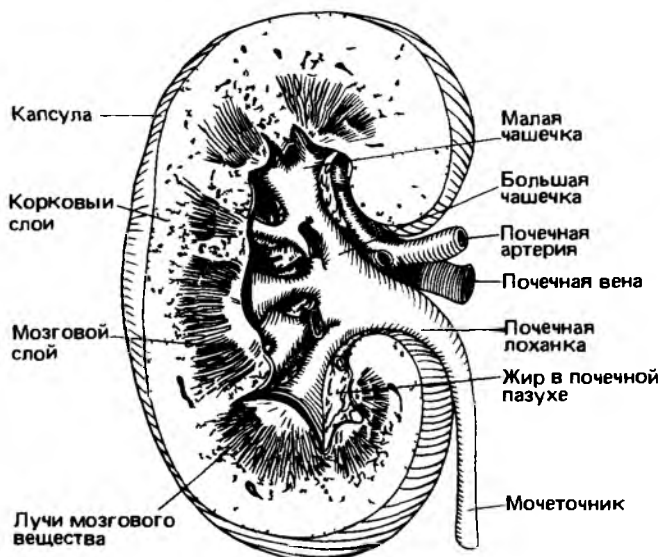


Рис. 300. Разрез почки млекопитающего. В каждую малую чашечку из мозгового слоя вдается почечный сосочек (*papilla renalis*). (Из Windle, *Textbook of Histology*, The McGraw-Hill Company)

бочки, образуя почечную пирамиду (*pyramis renalis*). Однако иногда почка бывает внешне дольчатой, например у крупного рогатого скота и ряда других млекопитающих. У некоторых хищных (главным образом, но не исключительно у водных), слонов и китов она разделена еще более глубоко — на множество обособленных долек (*reniculi*), каждая из которых прикреплена к отдельной ветви мочеточника; у нескольких видов китов их число доходит до нескольких тысяч. Адаптивное значение такого разделения остается загадкой.

Ранее (рис. 289, В) было рассмотрено строение почечного элемента млекопитающих; для него характерны крупный клубочек и длинная прямая петля Генле, расположенная между проксимальным и дистальным извитыми отделами канальца. На срезе почки млекопитающих обычно четко различимы корковый (*cortex renis*) и мозговой (*medulla renis*) слои. Первый состоит преимущественно из почечных телец и извитых отделов канальцев, а второй — главным образом из длинных прямых собирательных трубочек и петель Генле; именно они придают пирамидам мозгового вещества радиально исчерченный вид. Хотя у млекопитающих количество нефронов меньше, чем у птиц такого же размера, оно все же велико; даже у мыши их около 20 000, а у таких крупных видов, как человек и корова, их число может достигать миллионов.

КРОВΟΣНАБЖЕНИЕ ПОЧКИ. Почка нуждается в обильном снабжении кровью для обеспечения клубочковой фильтрации и функционирования канальцев. Почечное кровообращение будет подробно разобрано в гл. 14, а здесь мы коснемся его лишь вкратце.

У круглоротых и млекопитающих кровоснабжение почек чисто артериальное, однако у всех «промежуточных» групп — от рыб до рептилий и птиц — его дополняет воротная система почек (см. т. 2, с. 177—180). Венозная кровь из хвоста и (или) задних конечностей по пути к сердцу вынуждена проходить сквозь почки по системе венозных капилляров. У некоторых форм она как бы имеет «выбор» и может вместо венозных капилляров проходить сквозь синусоиды печени.

Когда у позвоночных кровоснабжение почек чисто артериальное, артерии доставляют кровь и в клубочки, и в капилляры, густо оплетающие канальцы. У форм с воротной системой почек функции этих двух систем кровоснабжения различны. Клубочки всегда снабжаются артериальной кровью; вокруг канальцев также могут присутствовать артериальные капилляры — особенно у птиц. Венозные сосуды, напротив, никогда не участвуют в формировании клубочков, но образуют сеть, оплетающую извитые канальцы. Ни для появления воротной системы почек и ее последующей утраты у млекопитающих, ни для странного «разделения труда» между артериальной и венозной системами, когда присутствуют они обе, не предложено безукоризненных объяснений.

ЭВОЛЮЦИЯ ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫХ ПРОТОКОВ (рис. 301, 309). Как показывает пример круглоротых, почкам примитивных позвоночных для выведения мочи достаточно пары простых архинефрических каналов. Однако у челюстноротых ситуацию осложняет совершенствование половой системы: архинефрический канал самца целиком или частично отходит к ней.

У круглоротых сперматозоиды выбрасываются в целомическую полость и выходят наружу через расположенные сзади половые поры. Однако, по-видимому, уже у примитивных челюстноротых между семенниками и почечными канальцами

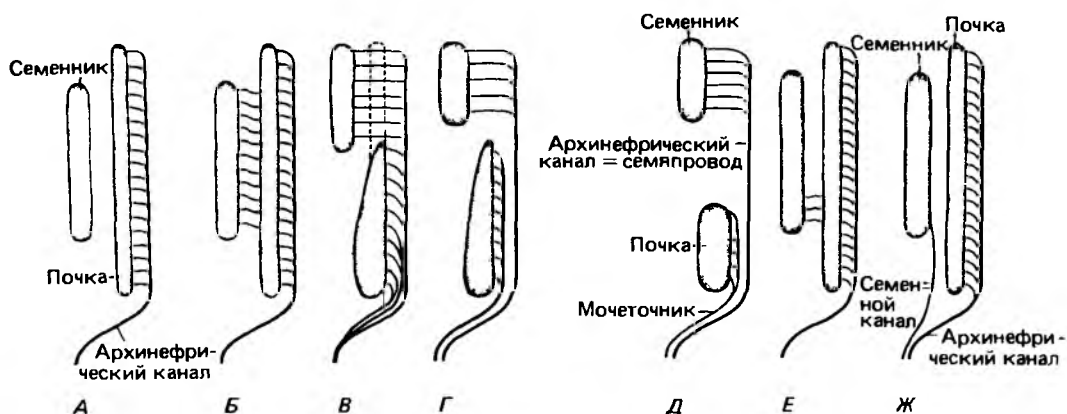


Рис. 301. Схемы, показывающие соотношение выделительных и половых протоков у самцов различных позвоночных. Вид снизу, показана только левая половина. А. Конструкция, наблюдаемая у круглоротых; архинефрический канал обслуживает только выделительную систему; гонада не имеет протоков. Б. Конструкция, по-видимому, первичная для челюстноротых и сохранившаяся у осетров и панцирников. Семенник соединяется с большим участком почки, а через него с архинефрическим каналом. В. Следующая ступень, наблюдаемая у многих акул и хвостатых амфибий. Семенник заимствовал переднюю часть прежней почки; в выполняющей выделительную функцию задней части опистhoneфроса имеется тенденция к образованию серии подобных мочеточнику вспомогательных выделительных протоков. Г. Ступень, близкая к таковой амниот и встречающаяся у некоторых акул и хвостатых амфибий; почка обслуживается единственным подобным мочеточнику протоком. У самок (не показаны) тех форм, самцы которых находятся на ступенях В и Г, тенденция к образованию новых выделительных протоков обычно не так сильно выражена, как у самцов; ниже уровня амниот показанная на Г ступень достигнута самками лишь у немногих форм. Д. Конструкция, свойственная амниотам; у обоих полов сформировался один (парный) дефинитивный мочеточник. Е и Ж. Двоякодышащая и костистая рыбы, демонстрирующие своеобразный путь специализации современных костных рыб. Соединения семенника с почкой имеют тенденцию сосредоточиваться около заднего конца последней (как на Е), и у костистых рыб образуется отдельный семенной канал, так что за архинефрическим каналом остается только его первичная выделительная функция. Обратите внимание на то, что на Ж проток для спермы не гомологичен семяпроводу, а проток для мочи — мочеточнику, несмотря на их внешнее сходство.

образовались протоки, и сперма стала поступать в архинефрический канал, который в результате стал выполнять двойную функцию. Среди современных позвоночных он целиком служит для выведения и спермы, и мочи лишь у нескольких неродственных форм: австралийской двоякодышащей рыбы, низших лучеперых рыб типа осетровых и панцирниковых, травяной лягушки, некоторых безногих и хвостатых амфибий (например, американского протей *Necturus*).

Однако такое состояние явно неоптимально. В ходе эволюции позвоночных шла борьба между выделительной и половой системами за обладание архинефрическим каналом.

У костных рыб победила первая. У африканских и южноамериканской двоякодышащих рыб, а также у многопера (рис. 301, Е; 309, В) сперма в архинефрический канал попадает, но лишь вблизи его заднего конца; на большей части своей длины это чисто выделительный проток. У костистых рыб образование отдельного, отходящего назад от семенника семенного протока, по которому сперма выводится независимо от мочи, завершилось; архинефрический канал победоносно

вернул себе первоначальную функцию мочевыведения (рис. 301, Ж; 309, Ж, 3).

У всех остальных челюстноротых — акул, с одной стороны, и большинства тетрапод — с другой, эта борьба приняла другой оборот. У самцов большинства из них архинефрический канал стал целиком использоваться в качестве семяпровода, и у обоих полов для выведения мочи из почек образовались новые протоки.

У амфибий наблюдается ряд стадий функционального замещения архинефрического канала (рис. 301, В, Г). У некоторых представителей всех трех отрядов этого класса он по-прежнему выводит продукты обеих систем; ряд впадающих в него коротких собирательных трубочек тянется вдоль всей длины почки. Однако у других видов как бесхвостых, так и хвостатых амфибий самые задние трубочки идут к клоаке независимо от архинефрического канала, а у самцов, например жабы-повитухи (*Alytes*) и обыкновенного тритона (*Triturus*), они слились в один проток, обслуживающий совершенно самостоятельно всю почку. Этот проток по существу подобен (но, мы считаем, не гомологичен) мочеточнику амниот. У самок амфибий может наблюдаться сходный, но несколько менее развитый дополнительный выделительный проток, хотя функция архинефрического канала у них остается чисто выделительной.

У хрящевых рыб произошло аналогичное преобразование. Ни у каких акул или скатов архинефрический канал самца не связан с выведением мочи. Ее из опистонефроса собирает веер трубочек, объединяющихся сзади в общий ствол — дополнительный выделительный проток, часто, но, по нашему мнению, неправильно называемый мочеточником. Здесь, как и у амфибий, это образование слабее развито у самки (отсутствует «конфликт» между выделительной и половой системами, свойственный самцу). У некоторых пластиножаберных архинефрический канал самок все еще обслуживает всю почку; у других часть почки дренируется веером напоминающих мочеточник трубочек, впадающих в задний конец этого канала. У эволюционно продвинутых пластиножаберных самая передняя часть опистонефроса редуцирована или отсутствует, и вся почка у обоих полов обслуживается дополнительными протоками.

Как уже говорилось (см. т. 2, с. 105), у всех амниот сходный эволюционный процесс привел к такому же конечному результату — образовался дефинитивный мочеточник, а архинефрический канал целиком перешел в распоряжение половой системы в качестве семяпровода (рис. 301, Д).

МОЧЕВОЙ ПУЗЫРЬ У РЫБ. У большинства позвоночных имеется мочевой пузырь того или иного типа — растяжимый мешок, в котором может накапливаться моча перед выведением наружу. У пластиножаберных и примитивных костных рыб такие образования — обычно маленькие и плохо заметные — сформировались из самих выделительных протоков. У самок некоторых пластиножаберных задние концы архинефрических каналов образуют парные расширения для накопления мочи; так как левый и правый каналы сливаются перед выходом наружу, у этого простого мочевого пузыря иногда бывает непарная срединная часть. У самцов пластиножаберных первичные почечные каналы используются для выведения спермы и не образуют никакого мочевого пузыря, но, как только что говорилось, самцы акул и скатов приобретают для выведения мочи пару выделительных протоков, обособленных от архинефрических каналов. Эти протоки могут расширяться наподобие мочевого пузыря, как и первичные почечные каналы самок.

У примитивных костных рыб — двоякодышащих и низших лучеперых —

небольшой мочевой пузырь образуется из объединенных концов архинефрических каналов, т. е. в принципе сходен с имеющимся у самок акул. У костистых рыб также бывает мочевой пузырь, расположенный прямо перед выделительным отверстием (рис. 295, Г), однако здесь в формировании его стенок участвует карман клоаки, присутствующей у зародыша, но исчезающей во взрослом состоянии. У миног аналогичный небольшой мочевой пузырь, или синус, образуется путем отщепления от клоаки той ее части, в которую у зародыша открываются выделительные протоки (см. рис. 316, А).

МОЧЕВОЙ ПУЗЫРЬ У ТЕТРАПОД. У тетрапод мочевой пузырь (*vesica urinaria*) служит гигиеническим приспособлением; кроме того, он помогает сохранять воду — считается, что у некоторых низших форм (бесхвостых амфибий и, возможно, черепах) обратное всасывание воды его стенками имеет большое значение для предотвращения высыхания в условиях наземной жизни. Свойственный тетраподам тип мочевого пузыря появляется у амфибий. Это новое, не встречающееся у рыб образование, которое формируется как карман в дне клоаки, часто без непосредственной связи с почечными протоками (см. рис. 317, А). Опорожнение его происходит через общее выводное отверстие клоаки.

У мочевого пузыря рептилий сходное строение и положение. Он присутствует у гаттерии, черепах и большинства ящериц, однако утрачен у некоторых ящериц, у змей и крокодилов. Мочевой пузырь исчез также у птиц, кроме африканского страуса, поэтому у них моча стекает прямо в клоаку и смешивается с фекалиями.

Ранее отмечалось (см. т. 1, с. 155—156), что свойственный тетраподам мочевой пузырь играет важную роль в эмбриогенезе амниот. У всех форм с таким типом развития из дна самой задней части первичной кишки выпячивается мешковидный аллантоис, являющийся, несомненно, производным мочевого пузыря. К моменту рождения сам аллантоис исчезает, а дефинитивный мочевой пузырь формируется как расширение его стебелька.

У млекопитающих мочевой пузырь более тесно связан с выделительной системой. Мочеточники впадают непосредственно в него, и моче, чтобы скопиться в нем, теперь не нужно проходить через клоаку (утраченную большинством млекопитающих).

Мочевой пузырь тетрапод — сильно растяжимый мешок с крепкими стенками. Он окружен, особенно у млекопитающих, толстыми слоями гладкой мускулатуры. Внутренняя его выстилка относится к особому типу, называемому (неудачно) переходным эпителием. Когда мочевой пузырь пуст, она выглядит как многослойный эпителий; когда пузырь наполнен, и этот эпителий растянут, он утоньшается до одного или двух слоев плоских клеток. Такой легко растяжимый эпителий особенно необходим мочевому пузырю, но часто встречается и в других частях выделительной системы.

ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ

Половым путем размножаются почти все позвоночные; только у очень немногих ящериц обычен партеногенез без необходимости (или возможности) спаривания. Среди некоторых групп беспозвоночных распространен гермафродитизм, при котором одна особь может выполнять функцию и самца, и самки, однако позвоночные в подавляющем большинстве случаев раздельнополы.

Основными органами размножения являются гонады (gonades) — яичники и семенники. Они производят гаметы — соответственно яйцеклетки и сперматозоиды, слияние которых (оплодотворение) дает начало новому поколению. У всех челюстноротых с гонадами связаны протоки, или каналы (со вспомогательными образованиями) для проведения гамет и, в некоторых случаях, для защиты и питания растущего детеныша внутри тела самки. Кроме того, в области наружного отверстия половых путей могут развиваться копулятивные органы, служащие для внутреннего оплодотворения яйцеклеток. И наконец, в других частях тела часто развиваются вторичные половые признаки; тогда половая принадлежность сказывается на общих размерах или пропорциях организма, на таких образованиях, как оперение у птиц, млечные железы у млекопитающих, рога у жвачных, волосяной покров у человека.

СТАНОВЛЕНИЕ ПОЛА. У челюстноротых генитальные системы двух полов сильно различаются, причем один пол часто обладает рудиментами структур, характерных для другого. Это обусловлено тем, что в ходе эмбриогенеза некоторое время существует **индифферентная стадия**, на которой гонады и их протоки далеко продвигаются в своем развитии, не приобретая каких-либо признаков, указывающих на то, какого пола будет данная особь (рис. 302, В; 304, А, Б). Гонады могут достигать значительного размера, не проявляя специфических особенностей яичника или семенника, и у будущих представителей обоих полов

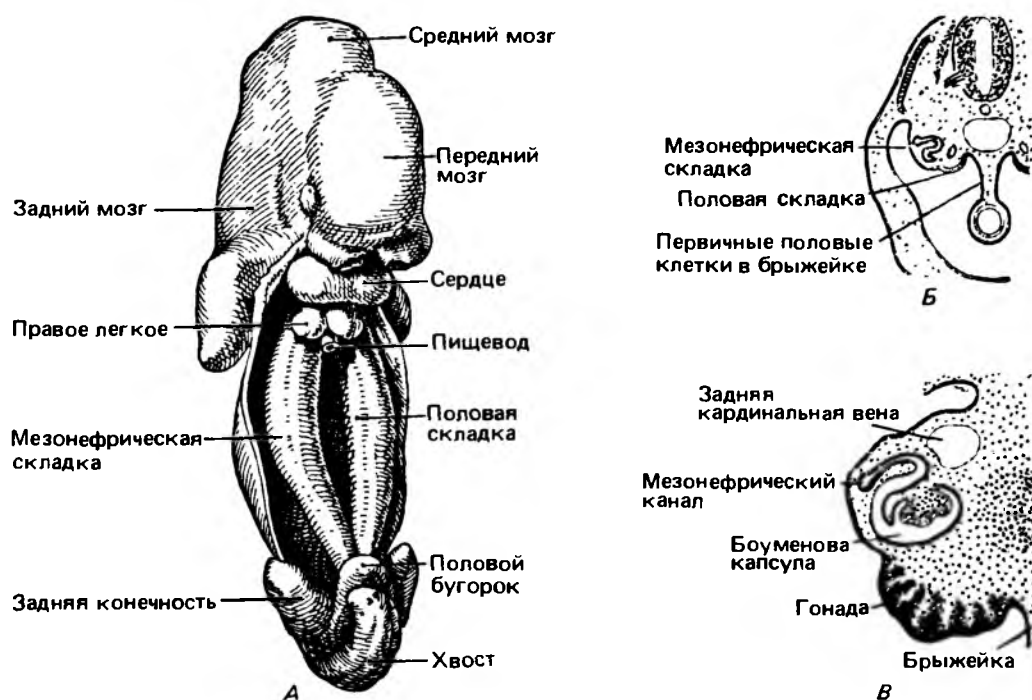


Рис. 302. А. Вскрытая брюшная полость зародыша человека (длина 9 мм); пищеварительный тракт удален, чтобы были видны половые складки и почки (мезонефрические складки), выступающие сверху в эту полость. Б. Поперечный разрез зародыша на более ранней стадии (7 мм). В. Поперечный разрез гонады и почки на несколько более поздней стадии (10 мм); здесь во все еще «индифферентной» гонаде формируются первичные половые тяжи, а у почечных канальцев формируются капсулы и клубочки. (Из Arey.)

иногда в значительной степени дифференцируются системы протоков и самца, и самки. Как бы то ни было, в конце концов возникают половые различия; гонады приобретают специфику семенников или яичников, после чего продолжают развиваться только те протоки и другие вспомогательные структуры, которые соответствуют данному полу. Образования противоположного пола обычно прекращают развитие и могут рассосаться, но иногда лишь останавливаются в росте и сохраняются у взрослых особей в качестве рудиментов.

Присутствие индифферентной стадии в развитии половой системы связано с характером определения пола у позвоночных. Как показано в гл. 5, раннее развитие зародыша обусловлено главным образом организацией еще неоплодотворенной яйцеклетки; влияние сперматозоида и привносимые им наследственные признаки проявляются сравнительно поздно. Кем станет особь — самцом или самкой, — зависит в основном от хромосомного набора оплодотворенной яйцеклетки, которая до его включения, так сказать, не знает, особь какого пола из нее получится, и поэтому готовит ранний зародыш к обоим возможностям. Наконец, влияние половых хромосом проявляется в гонаде. После того как она определена в качестве семенника или яичника, другие половые органы начинают приобретать в процессе эмбриогенеза строение, свойственное самцу или самке. Это, по-видимому, происходит под влиянием гормонов, вырабатываемых развивающейся гонадой (они, впрочем, отличаются от вырабатываемых яичником или семенником в дальнейшем). У ряда позвоночных механизмы определения пола настолько шатко сбалансированы, что гонады, так сказать, колеблются между превращением в семенник и в яичник, и у одной особи могут формироваться и яйцеклетки, и сперматозоиды. У миксин в разных частях одной и той же гонады закладываются оба типа гамет; в большинстве случаев в ходе созревания «побеждает» какой-то один из них, но некоторые особи остаются стерильными интерсексами в течение всей жизни. У мальков представителей четырех морских семейств костистых рыб в одной и той же гонаде формируются и яйцеклетки, и сперматозоиды; из всех позвоночных только у этих видов известны размножающиеся гермафродиты. У амфибий шаткость границы между полами проявляется весьма разнообразно. Так, у самцов обыкновенной жабы (*Bufo*) кроме семенника наблюдается похожее на яичник образование — биддеров орган. Молодые самцы травяной лягушки (*Rana*) проявляют особенности самок, а генетические самки в старости смещаются вдоль этого градиента в сторону самца и вырабатывают сперму.

Скорости развития разных систем органов позвоночных сильно различаются. Например, нервная система на ранних стадиях растет очень быстро, а половые органы — и первичные, и вторичные — развиваются медленнее всех прочих. Это и естественно: если большинство органов должно быть работоспособно к моменту рождения или даже на эмбриональных стадиях, то половые органы не функционируют до достижения особью зрелости.

ГОНАДЫ. Гонады закладываются на той стадии эмбриогенеза, когда большинство основных особенностей других систем органов уже наметилось и целомические полости хорошо развиты. В это время в верхней стенке целома формируется пара продольных выступов — генитальных (половых) складок, расположенных латеральнее основания брыжейки и медиальнее зародышевых почек (рис. 302). Поначалу вытянутые, гонады, развивающиеся из этих складок, часто становятся относительно короткими и компактными на более поздних стадиях. Обычно

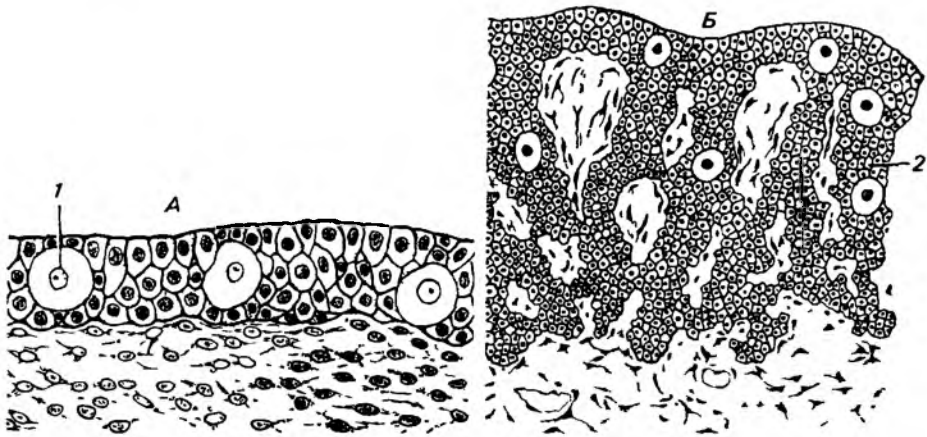


Рис. 303. Ранние стадии развития гонады млекопитающего. А. Срез эпителия гонады на ранней индифферентной стадии; первичные половые клетки имеются (1), но половые тяжи еще не появились. Б. Несколько более поздняя стадия; имеются первичные половые тяжи (2), врастающие внутрь гонады из эпителиального слоя. (Из Mahitow, Bloom.)

дефинитивная гонада формируется в переднем конце брюшной полости, а из неиспользуемых частей генитальной складки могут возникать жировые тела или другие образования. Из зачаткового (герминативного) эпителия складки, переходящего в мезодермальную выстилку остальной поверхности целома, образуются важнейшие структурные элементы гонады (рис. 302, Б, В; 303, А), а из мезенхимы, лежащей под этим эпителием — соединительная и, по крайней мере у высших позвоночных, особая интерстициальная ткань.

Еще до окончания индифферентной стадии гонада во многих случаях превращается в компактное вздутое тело, выпирающее в целомическую полость сверху, рядом с развивающейся почкой; часто она подвешена на специальной брыжейке. Из покрывающего поверхность гонады зачаткового эпителия в ее толщу врастают пальцевидные первичные половые тяжи (рис. 302, В; 303, Б; 304, А, Б). Они содержат половые, а также менее специализированные опорные клетки.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК. Крупные, с характерной прозрачной цитоплазмой первичные половые клетки, из которых образуются яйцеклетки или сперматозоиды, можно обнаружить в зачатковом эпителии гонады на относительно ранней стадии, и кажется логичной мысль об их местном, мезодермальном происхождении.

Возможно, происхождение функциональных яйцеклеток и сперматозоидов взрослого животного именно такое. Однако половые клетки, появляющиеся в яичнике или семеннике первыми, в большинстве случаев, по-видимому, возникают в энтодерме. У зародышей многих позвоночных — от круглоротых до млекопитающих — в выстилке кишки или желточного мешка на ранней стадии выявлены клетки, гистологически четко отличающиеся от обычных клеток пищеварительного тракта. По-видимому, они покидают стенки кишки и мигрируют — либо амебоидным способом сквозь находящиеся на их пути ткани (рис. 302, Б), либо с кровотоком — в целомический эпителий, из которого формируются генитальные складки. Это — первичные половые клетки. У некоторых форм, на-

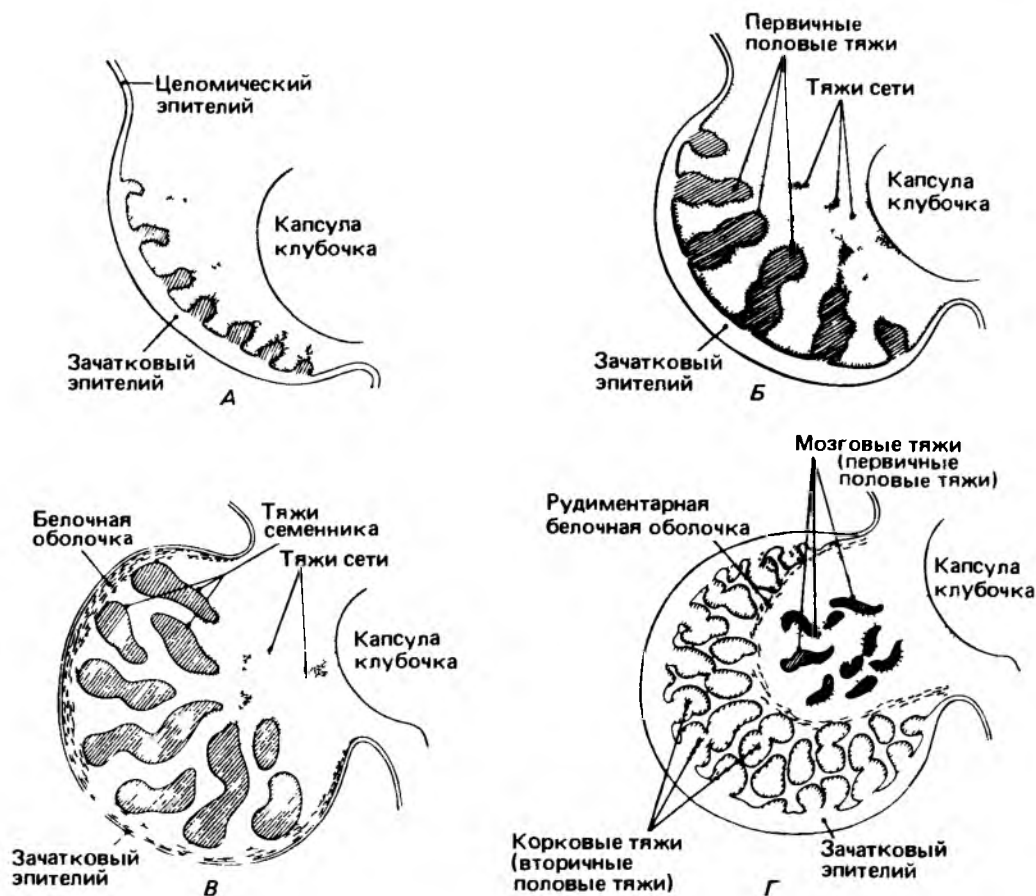


Рис. 304. Развитие семенника и яичника млекопитающего (поперечные разрезы). А. Половая складка с зарождающимися первичными половыми тяжами, врастающими в нее из зачаткового (герминативного) эпителия; это несколько более ранняя стадия, чем на рис. 303, Б. Б. Гонада все еще в индифферентном состоянии; первичные половые тяжи хорошо развиты, и формируются тяжи, которые превратятся в сеть семенника, если гонада им станет. В. Развитие семенника; зачатковый эпителий дегенерирует и замещается белочной оболочкой, окружающей семенник; продолжают развиваться семенные каналцы и сеть семенника. Г. Раннее развитие яичника; первичные половые тяжи и зачатки сети редуцируются, но взамен снаружи от них формируются мощные вторичные тяжи, в которых образуются яйцеклетки. (Из Burns, in Willier, Weiss, Hamburger, Analysis of Development.)

пример у хвостатых амфибий, их происхождение, видимо, мезодермальное, а не энтодермальное.

Биологи часто подчеркивали, что половые клетки образуют ткань, имеющую совершенно самостоятельную судьбу; с этой точки зрения остальные компоненты тела — «сома» — лишь временное образование, защищающее и хранящее потенциально бессмертную «зародышевую плазму». Однако этот вопрос до конца не ясен. Большинство исследователей полагает, что первичные половые клетки, достигнув гонад, дают начало яйцеклеткам или сперматозоидам. Однако другие считают, что эти клетки дегенерируют после «бесполезной» миграции. Многие придерживаются промежуточной точки зрения: первичные половые клетки дают начало первой группе гамет, а функциональные яйцеклетки или сперматозоиды

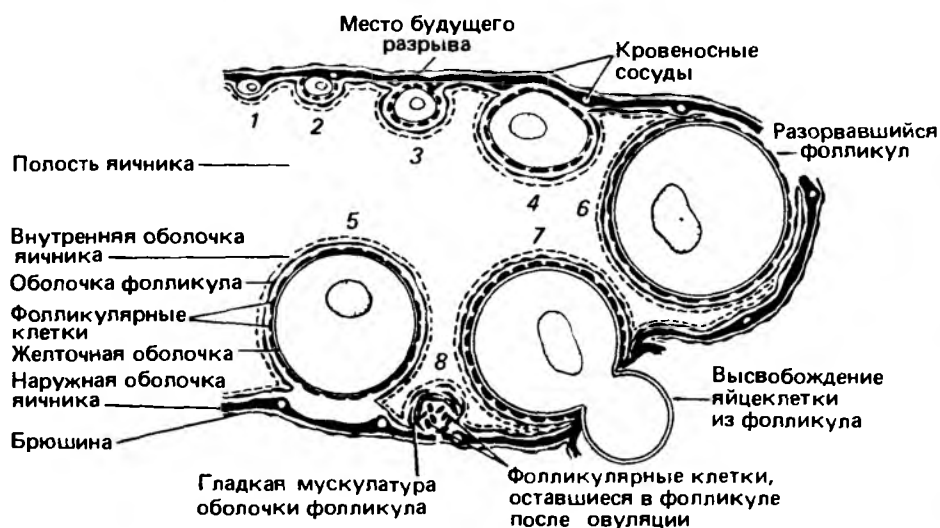


Рис. 305. Схема разреза одной доли яичника лягушки. 1—5 — стадии роста фолликула; 6 и 7 — разрыв фолликула и высвобождение яйцеклетки; 8 — фолликул после овуляции. (Из Turner.)

взрослого животного происходят от других половых клеток, образующихся *in situ* из мезодермального эпителия гонады. Согласно этой точке зрения, роль переселившихся первичных половых клеток может заключаться лишь в инициации и стимуляции процесса формирования гамет.

ЯИЧНИК: ОБРАЗОВАНИЕ ЯЙЦЕКЛЕТОК (рис. 305, 306). После индифферентной стадии в развивающийся яичник (ovarium) из зачаткового эпителия врастают вторичные половые тяжи, что отличает его от семенника (рис. 304, Г). Уже сформированные первичные тяжи у самки дегенерируют, и яйцеклетки взрослой особи образуются в этом втором поколении тяжей¹. В развивающемся яичнике содержащиеся в этих тяжах половые клетки многократно делятся и в конце концов превращаются в результате сложного процесса созревания — оогенеза — в дефинитивные яйцеклетки. Вокруг каждой из них может собираться в виде фолликула (folliculus) группа других клеток, тоже образующихся из половых тяжей; соединительнотканые клетки иногда формируют его дополнительную наружную оболочку. Фолликулярные клетки служат для питания растущей яйцеклетки; кроме того, фолликул — главный источник эстрогенов. К наступлению зрелости и он, и яйцеклетка увеличиваются в размерах. У форм с большим количеством желтка в яйцеклетках относительные размеры фолликулов настолько возрастают, что они занимают большую часть поверхности яичника. У живородящих млекопитающих яйцеклетка мала, но окружающий ее фолликул все же увеличивается, что приводит к образованию внутри него заполненной жидкостью полости.

В периоды репродуктивной активности фолликулы, находящиеся на поверхности яичника, созревают и разрываются, высвобождая яйцеклетки в окружающую

¹ Как будет показано, сперматозоиды образуются у самца как раз из первичных тяжей. Гонада как бы всегда предполагает, что ей предстоит стать семенником; когда обнаруживается, что ее ждет роль яичника, она вынуждена «отступить и сделать еще одну попытку».

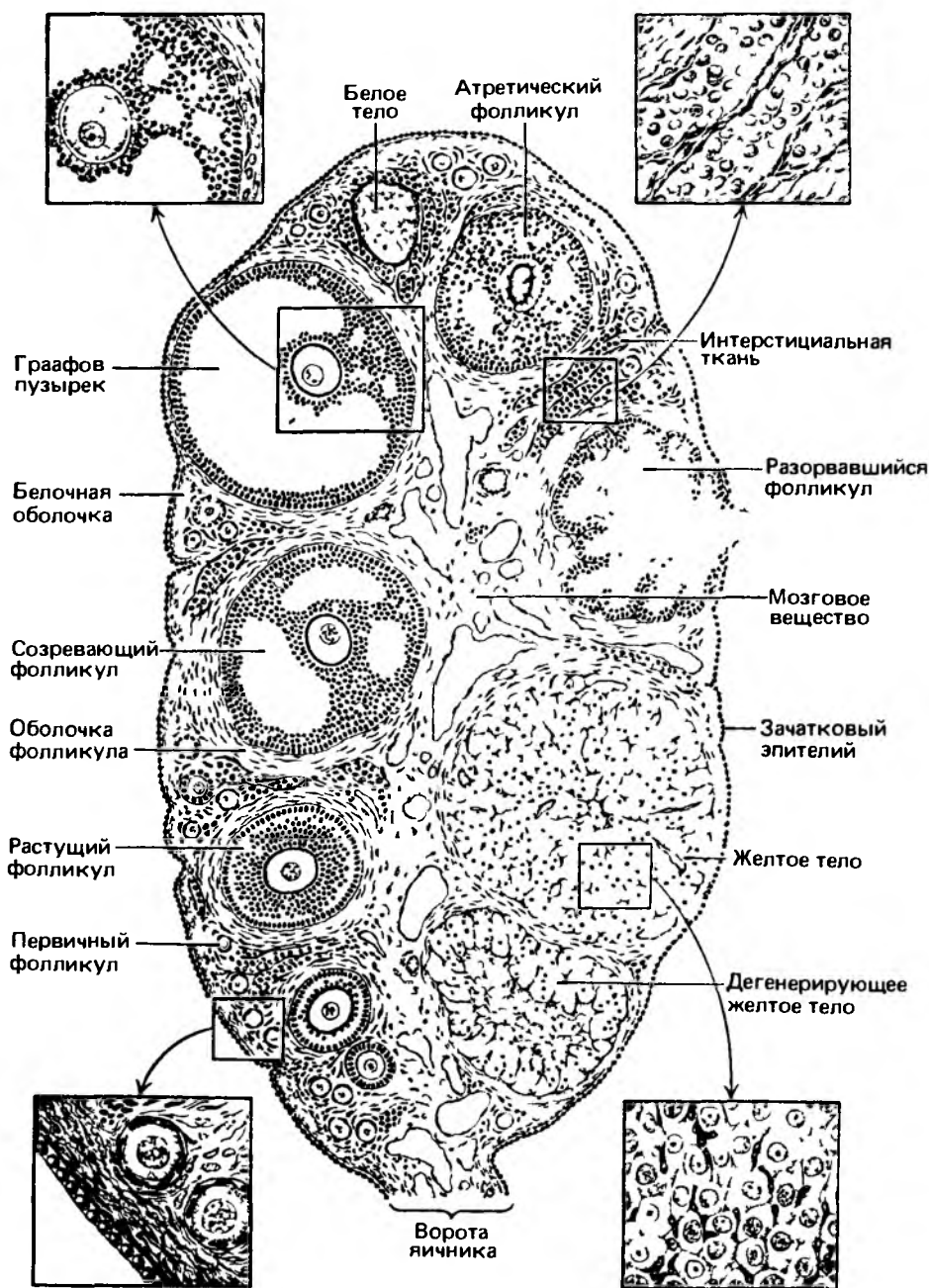


Рис. 306. Обобщенная схема разреза яичника млекопитающего. Слева показаны последовательные стадии дифференцировки фолликула. Зрелый фолликул (справа) может овулировать, и тогда на его месте образуется желтое тело, или дегенерировать без овуляции (атретический фолликул). (Из Turner.)

щую целомическую полость — этот процесс называется **овуляцией**. У большинства низших позвоночных материал фолликула быстро рассасывается. Однако у млекопитающих и некоторых пластиножаберных фолликул после освобождения от яйцеклетки некоторое время сохраняется, а его полость заполняется массой желтого материала — образуется так называемое **желтое тело** (*corpus luteum*). Оно секретирует гормон прогестерон (см. т. 2, с. 335).

У большинства групп позвоночных число одновременно присутствующих в яичнике зрелых яйцеклеток невелико — во многих случаях от двух до дюжины. Однако у амфибий их число во время размножения может достигать сотен или даже тысяч, а у лучеперых рыб — сотен тысяч или даже миллионов (подсчитано, что за один сезон треска выметывает 4 000 000 икринок). На ранней стадии развития яичника формируется большое количество чрезвычайно мелких яйцеклеток, составляющих запас, из которого в каждый репродуктивный период последовательно изымается некоторая достигшая зрелости часть. Прежде считалось, что после этой ранней стадии дополнительного образования яйцеклеток не происходит, но такое большое их количество, производимое многими рыбами и амфибиями, указывает на необходимость и более позднего размножения половых клеток, по-видимому, внутри зачаткового эпителия на поверхности яичника. Вместе с тем формы, у которых число одновременно достигающих зрелости яйцеклеток невелико, очевидно, не расходуют весь их огромный запас. У них значительная доля яйцеклеток, даже на продвинутых стадиях формирования фолликула, дегенерирует, не достигнув зрелости.

Яичник обычно является парным образованием, часто имеющим овальную форму в фазе покоя и вздутую и неправильную — в период размножения. У круглоротых пара гонад сливается в непарную срединную структуру; то же наблюдается у многих костистых рыб. У некоторых пластиножаберных левый яичник остается неразвитым. Почти у всех птиц и у примитивного млекопитающего утконоса (*Ornithorhynchus*) созревает только левый яичник. У амфибий и рептилий в центре тонкостенного и пустотелого яичника находятся заполненные лимфой полости. В других случаях его центральная часть — мозговое вещество — состоит главным образом из соединительной ткани, а яйцеклетки и их фолликулы вместе с поверхностным зачатковым эпителием образуют корковое вещество. Как будет показано на с. 126 (т. 2), у костистых рыб яичник может быть пустотелым и непосредственно соединяться с яйцеводом; в этом случае яйцеклетки выпадают в его внутреннюю полость.

СЕМЕННИК. Раннее развитие семенника (*testis*) и яичника в продолжение индифферентной стадии идентично (рис. 304, А—В). Однако после этого пути двух органов расходятся. В противоположность яичнику в семеннике не образуются вторичные половые тяжи. Вместо этого у амниот в глубине его происходит дальнейшее развитие тяжей мезенхимы, уже присутствовавших на индифферентной стадии, которые становятся сетью семенника (*rete testis*) (см. т. 2, с. 132). Зачатковый эпителий на поверхности семенника не сохраняется, и он под обычным целомическим эпителием окружен так называемой белочной оболочкой (*tunica albuginea*) из соединительной ткани.

Семенник, как правило, более компактное и правильное по форме образование, чем яичник; он подвержен сезонным изменениям, но обычно его структура в периоды размножения и покоя не столь заметно различается, как гонада у самки. У круглоротых семенник, как и яичник, срединное, а не парное образование. У акул два семенника могут сливаться сзади, и правый из них бывает крупнее, а у различных птиц и млекопитающих часто немного крупнее левый.

Семенник обычно содержит значительное количество соединительной ткани, в составе которой интерстициальные клетки вырабатывают мужской половой гормон. Сама репродуктивная ткань образуется из первичных половых тяжей. Их ма-

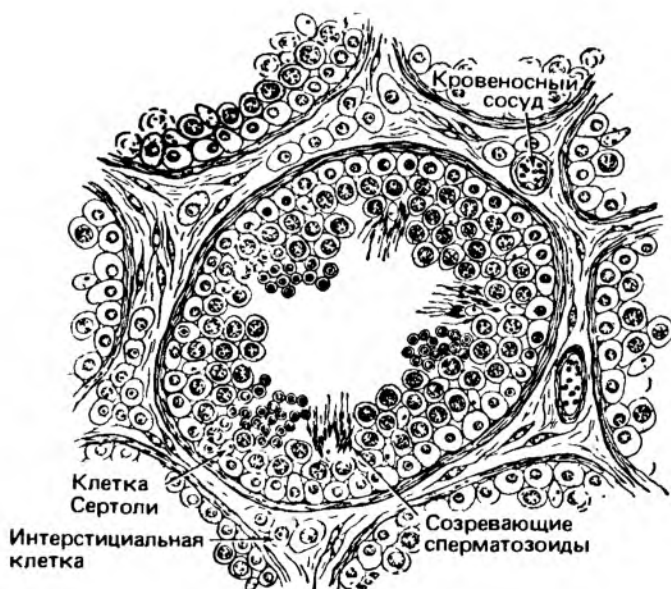


Рис. 307. Маленький фрагмент разреза семенника млекопитающего, на котором видны несколько семенных канальцев в поперечном разрезе — один целиком, а другие частично — и интерстициальная ткань. Все показанные здесь стадии сперматогенеза в действительности не бывают одновременно представлены в одном канальце. (Из Hooker in Fulton-Howell.)

териал разделяется в толще семенника на многочисленные пустотелые структуры. У рыб и амфибий они обычно представлены более или менее сферическими семенными пузырьками (*ampullae spermaticae*), а у амниот и некоторых костистых рыб формируются вытянутые семенные канальцы (*tubuli seminiferi*) (рис. 307). Эти образования выстланы эпителием, который в каждый период размножения вырабатывает бесчисленные сперматозоиды. Он многослойный и содержит как половые, так и относительно малочисленные опорные клетки Сертоли. В основании эпителия находятся слабо дифференцированные первичные половые клетки — сперматогонии. Из них после ряда делений формируются зрелые клетки, выходящие на поверхность эпителия в качестве сперматозоидов. Практически они состоят только из содержащей ядерный материал головки и длинной, подвижной хвостовой части. Сперматозоиды чрезвычайно малы, но они крайне многочисленны; даже у мелких животных их суммарное количество может исчисляться сотнями миллионов или миллиардами.

У большинства позвоночных образование сперматозоидов — сперматогенез — является, как и образование яйцеклеток, циклическим процессом. Семенные пузырьки низших форм несколько напоминают фолликулы яичника. К определенному сезону размножения созревают все половые клетки некоторого числа пузырьков, которые высвобождают сперматозоиды, а сами рассасываются, замещаясь другими, которые тем временем развивались более медленно. Семенные канальцы высших позвоночных, напротив, — постоянные образования, регулярно производящие сперматозоиды и слабо изменяющиеся в течение всей половой жизни особи.

ОПУСКАНИЕ СЕМЕННИКА (рис. 308). У большинства позвоночных гонады во взрослом состоянии сохраняют свое первичное положение на верхней стенке целомической полости. Однако у большинства млекопитающих в ходе эмбрионального развития положение семенников заметно изменяется¹. В дне брюш-

¹ У млекопитающих яичники обычно тоже опускаются, но лишь на небольшое расстояние.

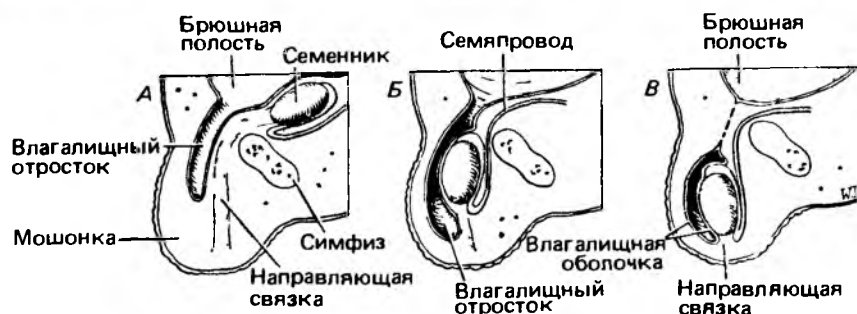


Рис. 308. Опускание семенника у млекопитающих; брюшная поверхность тела обращена влево. Из полости тела выпячивается влагалищный отросток; выстилающая его брюшина формирует влагалищную оболочку (*tunica vaginalis*) кармана мошонки. На *В* штриховой линией обозначено положение пахового канала у тех млекопитающих, у которых карман мошонки не замыкается полностью. (Из Turner.)

ной полости образуется пара карманов, так называемых **влагалищных отростков** (*processus vaginales*), выпячивающихся наружу на брюшной стороне тела непосредственно перед тазом в виде **мошонки** (*scrotum*). Они выстланы изнутри целомическим эпителием и образуют особый отдел целомической полости. Каждый семенник сдвигается назад и вниз из своего первоначального положения и опускается в соответствующий карман мошонки; за ним, естественно, следуют семяпровод и кровеносные сосуды семенника; с дном кармана его связывает брыжейка, называемая **направляющей связкой** (*gubernaculum*). У некоторых млекопитающих карман мошонки сохраняет проход в брюшную полость — **паховый канал** (*canalis inguinalis*), и между сезонами размножения находящаяся в стенке этого кармана мышца (*m. cremaster*) может втягивать из него семенник внутрь тела. У других млекопитающих карман мошонки отгорожен от брюшной полости складкой ткани. Прорыв этой складки — слабого места в стенке брюшной полости — может приводить к явлению, называемому у человека паховой грыжей. Чаще всего два кармана мошонки смещаются назад (вниз) и смыкаются позади (ниже) полового члена; реже, например у многих сумчатых, они находятся спереди от этого органа.

Эксперименты и изучение аномалий вскрыли функциональную причину такого необычного явления, как опускание семенников. Тонкий процесс созревания сперматозоидов не может происходить при высокой температуре. Та, что поддерживается внутри тела млекопитающих, обычно слишком высока для их формирования, а в выступающих наружу карманах мошонки она на несколько градусов ниже¹.

ЯЙЦЕВОД И ЕГО ПРОИЗВОДНЫЕ У НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ (рис. 296—298). У ланцетника половые клетки (образующиеся в сегментарных гонадах) выбрасываются прямо во внешнюю среду, точнее в атриальную полость, окружающую глотку. У круглоротых и яйцеклетки, и сперматозоиды выпадают в целом и долж-

¹ Несмотря на то что у птиц температура тела обычно несколько выше, чем у млекопитающих, у них опускания семенников не происходит. Однако у птиц они расположены вплотную к воздушным мешкам (т. 2, с. 61—62), которые, вероятно, и осуществляют охлаждение. Некоторые млекопитающие (например, китообразные) «научились» производить жизнеспособные сперматозоиды при температуре тела.

ны сами найти дорогу к заднему концу этой полости, а оттуда выйти наружу через половые поры (*pori genitales*), которые открываются в сезон размножения. У всех челюстноротых сперматозоиды выводятся наружу по изолированным от целома каналам, но яйцеклетки в большинстве случаев по-прежнему выпадают в эту полость, однако не получают в ней настоящей свободы перемещения, потому что направляются (за исключением случайных промахов) через примыкающую к яичнику воронку в трубку, по которой и проходят остаток своего пути. Эта трубка представляет собой первичный **яйцевод**, или мюллеров канал (*oviductus s. ductus Müller*), присутствующий с различными регионарными модификациями у большинства челюстноротых. По пути он иногда образует специализированные расширения, служащие для различных целей: хранения яиц перед откладкой, выделения скорлупы или размещения развивающихся зародышей в случае живорождения¹.

Яйцевод и его специализированные структуры образуются в дорсолатеральной стенке целомической полости и иногда приобретают особые брыжейки, подвешивающие их в целоме. У зародыша яйцевод проходит параллельно архинефрическому каналу. У пластиножаберных и хвостатых амфибий он формируется путем продольного расщепления этого канала надвое. Признаки, указывающие на такой способ формирования, имеются и у некоторых других групп тетрапод, а у некоторых низших лучеперых рыб (осетров и веслоносов) яйцевод даже во взрослом состоянии остается боковой ветвью архинефрического канала. Вместе с тем у большинства тетрапод он развивается как самостоятельное образование в виде складки целомического эпителия или тяжа ткани, тесно связанного с архинефрическим каналом. Все это свидетельствует о том, что половой проток самки (как и описываемый ниже проток самца) — производное выделительной системы, но ставшее настолько специализированным, что эмбриональные следы его происхождения могут утрачиваться. Как и следует ожидать, яйцевод, присутствующий на индифферентной стадии у всех зародышей, у самцов обычно исчезает; однако в исключительных случаях он может сохраняться и у взрослого самца, например у некоторых амфибий и двоякодышащих рыб.

Яйцевод представлен в простейшем виде у двоякодышащих рыб и амфибий — групп, характер размножения которых представляется первичным: каждый репродуктивный сезон самка откладывает умеренное количество лишенных скорлупы яиц средних размеров. Яйцевод здесь на большей части своей длины выглядит простой, несущей реснички трубкой с железами или железистыми клетками, которые секретируют слизь или студенистую оболочку яйцеклеток. В фазе покоя она обычно малого диаметра и относительно прямая, а в сезон размножения может удлиняться, становясь сильно извитой, и заметно увеличивается в диаметре.

У примитивных форм (а также у большинства продвинутых, за исключением костистых рыб) яичник и яйцевод не соединены непосредственно, но передний конец каждого яйцевода расположен вблизи соответствующего яичника и представлен ресничной воронкой (*infundibulum*) с гофрированным краем. Левая и

¹ При яйцeroждении, являющемся первичным, откладывается яйцо и его развитие происходит во внешней среде. От живорождения иногда отличают промежуточный вариант — яйцеворождение, при котором развитие является внутренним, но происходит без образования плаценты или других приспособлений для получения питания от матери.

правая воронки обычно обособлены, но у хрящевых рыб, в порядке исключения, они сращены. Вышедшие из яичника яйцеклетки в норме улавливаются воронкой и начинают свой путь по каналу. Выше отмечалось, что передние почечные каналы у зародышей и у низших позвоночных часто открываются в целомическую полость ресничными воронками (рис. 289, E); если яйцевод эволюционно сформировался из элементов почки, его воронка, возможно, соответствует сильно увеличенной воронке нефрона.

У таких групп позвоночных, как примитивные костные рыбы и амфибии, задняя часть яйцевода слабо специализирована. Обычно она бывает расширена в яйцевую капсулу, которая служит для хранения яиц. Некоторые хвостатые и бесхвостые амфибии живородящие; их оплодотворенные яйца задерживаются внутри этой капсулы до завершения эмбрионального развития и появления детенышей. Современная кистеперая рыба латимерия также яйцеживородящая; она производит мало «детенышей», которые зато очень крупные. Яйцеводы открываются сзади в клоаку (если она присутствует) или на поверхность тела. Левый и правый яйцеводы могут оставаться обособленными по всей своей длине, например у хвостатых и некоторых бесхвостых амфибий, или сливаются сзади в общую трубку, как у других бесхвостых амфибий и у двоякодышащих рыб.

Среди лучеперых рыб костнохрящевые и ильная рыба (*Amia*) имеют обыкновенный яйцевод (рис. 309, E). Но костистым рыбам приходится решать специфическую проблему, так как в течение короткого сезона размножения они выметывают многие тысячи или даже миллионы икринок¹. Обыкновенный механизм, при котором яйцеклетки улавливаются открытой воронкой, не справлялся бы с такой задачей: существовала бы опасность заполнения всей полости тела яйцеклетками, неспособными найти выход наружу. У большинства костистых рыб (а также у родственных им панцирниковых) это затруднение было разрешено путем полной изоляции яичника и связанного с ним протока от общей полости тела, что сделало невозможной «утечку» туда яйцеклеток (рис. 309, Ж). Сам яичник свернут таким образом, что внутри него находится замкнутая полость, куда выпадают яйцеклетки. Прямо из нее назад во внешнюю среду ведет воронковидный проток, образованный складками брюшины и, вероятно, негомологичный обычному яйцеводу позвоночных; в брюшную полость ни одна яйцеклетка не выпускается².

В ходе эволюции ряда других групп — хрящевых рыб, рептилий и птиц — сформировались яйцо, покрытое скорлупой, и специальные, вырабатывающие яичный белок и скорлупу отделы яйцевода. У пластиножаберных и химер в нем, отступя от воронки, имеется особая расширенная часть — скорлуповая железа. Хотя внешне она обычно выглядит однородным образованием (рис. 309, Д), в случае хорошего развития внутри нее присутствуют два типа эпителия. В передней части скорлупового отдела яйцевода вокруг яйцеклетки секретируется белковое вещество — «яичный белок», а в задней части формируется

¹ У нескольких живородящих костистых рыб икринки развиваются внутри полости яичника. При этом количество икринок вторично уменьшено, как и у форм, которым свойственны забота о потомстве и другие специализированные виды репродуктивного поведения.

² У лосося и нескольких других видов яичник окружен оболочкой, но не соединен с протоком непосредственно (рис. 309, З).

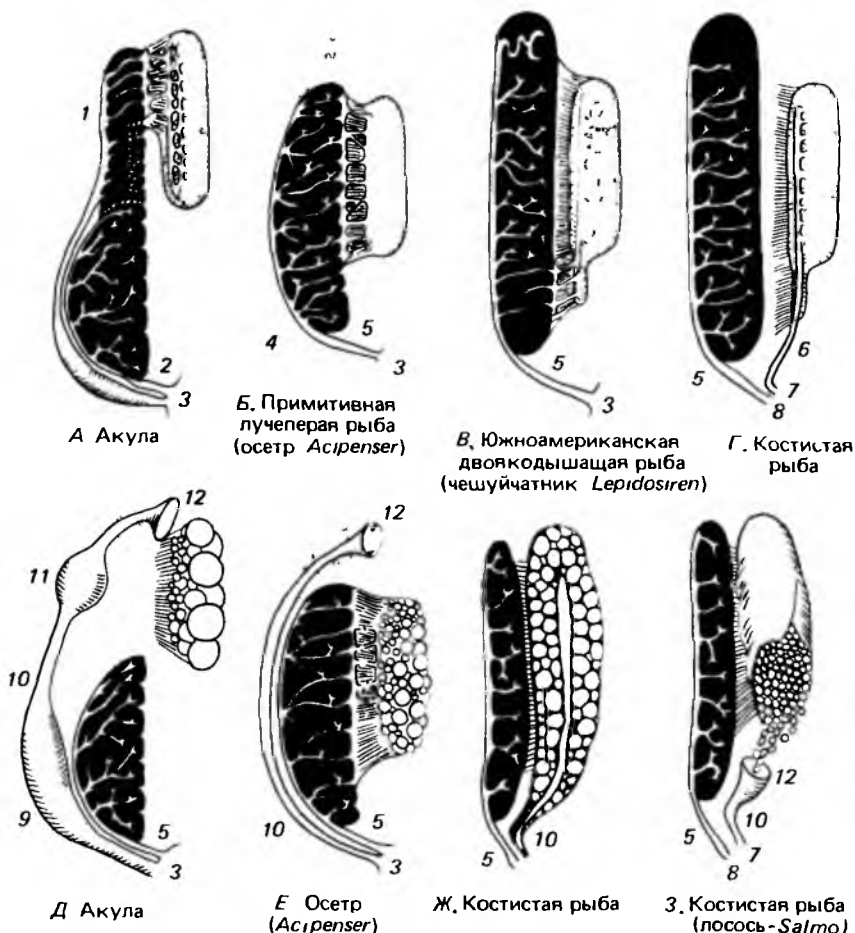


Рис. 309. Характерные типы мочеполовой системы рыб. *Верхний ряд* — самцы; *нижний ряд* — самки. Опистhoneфрос показан черным цветом; семенники выделены точками; яичники показаны в виде группы кружочков (обозначающих яйцеклетки); брыжейки заштрихованы; рудиментарный пронефрос и рудиментарный яйцевод самца (на Б) показаны точечными контурами. 1 — железа в передней части почки акул, сравнимая с придатком семенника; 2 — особый проток, обслуживающий почку у продвинутых акул; 3 — клоака; 4 — рудиментарный яйцевод; 5 — архинефрический канал в качестве протока почки; 6 — семенной канал костистых рыб — аналог семяпровода амниот; 7 — половое отверстие у костистых рыб; 8 — выделительное отверстие у костистых рыб; 9 — яйцевая капсула, или «матка» у акул; 10 — функционирующий яйцевод; 11 — скорлуповая железа; 12 — открытая воронка яйцевода. У хрящевых рыб, как у амниот, семенник обычно заимствует архинефрический канал для выведения спермы (см. рис. 301, Г), но у других рыб этот канал продолжает обслуживать почку, а у костистых рыб развивается отдельный семенной канал (6). У костистых рыб образуются и специфические выводные пути для яйцеклеток (здесь обозначены тем же номером (10), что и обычный яйцевод). (По Portman, Goodrich, из Hoar, in *The Physiology of Fishes*, M. E. Brown, editor, Academic Press.)

жесткая роговая оболочка яйца. Естественно, оплодотворение должно происходить до появления этой скорлупы¹, и у хрящевых рыб оно внутреннее (это

¹ У яйцеклеток миксин есть тонкая роговая скорлупа, тем не менее они оплодотворяются во внешней среде; сперматозоид проникает внутрь через мягкий участок (микропиле) на одном конце скорлупы. В отсутствие какого бы то ни было яйцевода скорлупа формируется вокруг яйцеклетки прежде, чем она покинет яичник.

было также характерно по крайней мере для некоторых панцирных рыб). При помощи пальцевидных придатков на брюшных плавниках самец вводит сперматозоиды в клоаку самки. Из нее они продвигаются по яйцеводу «вверх по течению» и оплодотворяют яйцеклетку прежде, чем она спустится до скорлуповой железы.

Ранее уже отмечалось, что некоторые амфибии, небольшая часть костистых рыб и целакант живородящи. Это требует внутреннего оплодотворения яйцеклетки, поэтому у позвоночных с примитивным способом воспроизведения живорождение встречается лишь в исключительных случаях; наружное оплодотворение, очевидно, было первичным, и тенденция к живорождению выражена слабо даже у многочисленных хвостатых и безногих амфибий, у которых сперматозоиды вводятся для оплодотворения в клоаку самки. У хрящевых рыб с приобретением покрытых скорлупой яиц и вследствие этого внутреннего оплодотворения предпосылки к живорождению увеличились. Яйцевая капсула в дистальной части яйцевода пластиножаберных у многих форм служит просто для хранения яиц перед их выходом наружу. Однако у ряда акул и скатов возникло живорождение; у самых продвинутых в этом отношении форм скорлупа вокруг яйца не образуется, и яйцевая капсула служит убежищем, в котором зародыш проходит весь эмбриогенез. При этом она тем или иным способом снабжает его питательными веществами. Чаще всего образуются богатые сосудами листовидные или нитевидные выросты внутренней стенки яйцевой капсулы, вступающие в контакт с желточным мешком зародыша; эта структура до некоторой степени напоминает плаценту млекопитающих.

ЯЙЦЕВОД У АМНИОТ — МАТКА, ВЛАГАЛИЩЕ (рис. 298, Б; 299, Б; 310, 313). У амниот, как и у акул, яйцевод приобрел способность покрывать яйца белком и скорлупой. Его отделам у рептилий и птиц часто дают названия, употребляемые в случае млекопитающих, хотя функции их различны. Большая часть длины приходится на собственно яйцевод, или маточную трубу (*tuba uterina*). Это широкая мускулистая трубка, способная еще больше растягиваться в сезон размножения. Дистальный (клоакальный) ее конец переходит в матку (*uterus*)¹; внутренний диаметр последней в фазе покоя несколько больше, чем у трубы, и может сильно увеличиваться в репродуктивный сезон. Ее стенки содержат мощную оболочку из гладкой мускулатуры. В эпителиях и трубы, и матки присутствуют железы; в первом случае они секретируют яичный белок, а во втором — материал скорлупы. Из матки в клоаку ведет короткий концевой участок яйцевода, часто называемый влагалищем, хотя он и не выполняет специфической функции влагалища млекопитающих. У рептилий левый и правый яйцеводы открываются в клоаку независимо друг от друга. Все птицы, черепахи и крокодилы откладывают яйца, но некоторые ящерицы и змеи (и ряд вымерших рептилий, например ихтиозавры) рожают живых детенышей и в некоторых случаях приобрели, как пластиножаберные и млекопитающие, образования, через которые от матери к детенышу поступает питание.

У птиц правый яйцевод, как и правый яичник, отсутствует, но оставшийся

¹ Дистальное расширение яйцевода у пластиножаберных и амфибий, т. е. яйцевую капсулу, часто тоже называют маткой. Так как ее гомология с маткой млекопитающих не вполне доказана, вероятно, лучше не распространять этот термин на анамний.

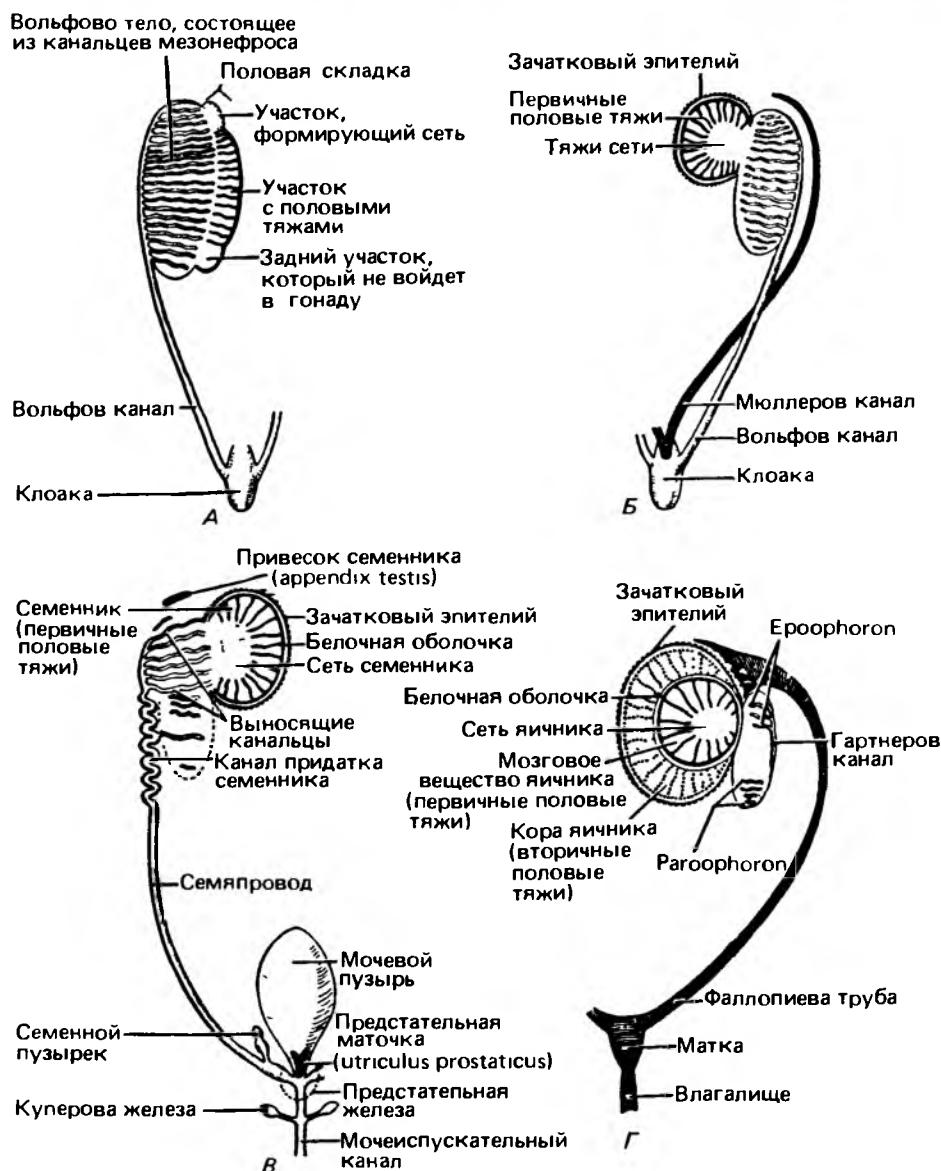


Рис. 310. Развитие половой системы у зародыша амниот. А. Ранняя индифферентная стадия; видны первичные половые тяжи, зарождающаяся сеть семенника, мезонефрическая почка (вольфово тело) и архинефрический (вольфов) канал. Б. Несколько более поздняя стадия, на которой появился зародышевый яйцевод (мюллеров канал). В. Взрослый самец (см. рис. 314). Г. Взрослая самка (см. рис. 313). (Из Turner.)

левый сохранил строение, свойственное рептилиям. Среди млекопитающих у однопроходных, откладывающих небольшие, покрытые скорлупой яйца, строение матки по существу сходно с таковым у рептилий¹.

У сумчатых и плацентарных млекопитающих половая система самки по

¹ Были ли различные мезозойские млекопитающие яйцекладущими, конечно, точно неизвестно, однако у некоторых из них просвет таза кажется слишком узким, чтобы пропустить нормальное яйцо амниот. Это наводит на мысль о раннем приобретении живорождения, по крайней мере в некоторых группах.

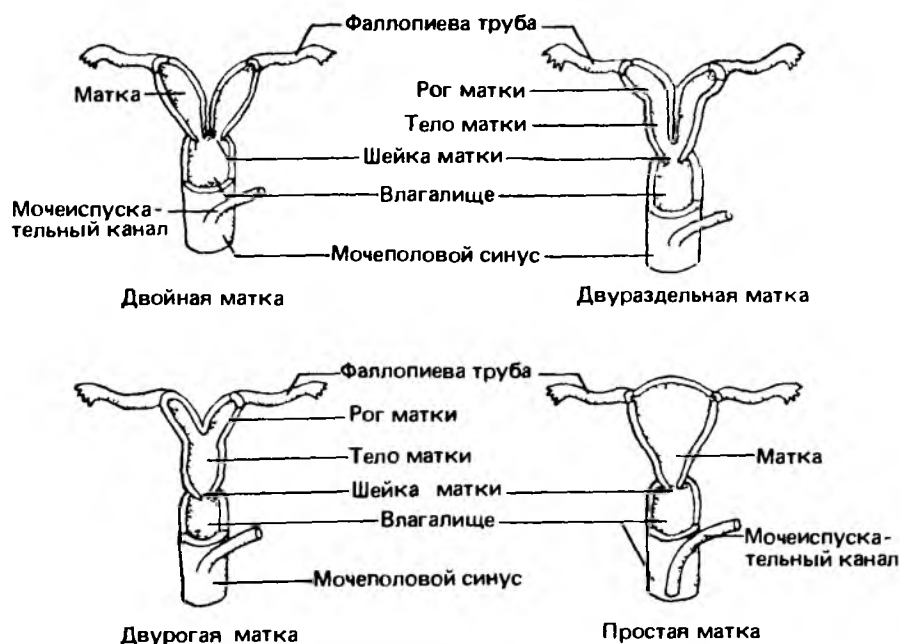


Рис. 311. Схемы, показывающие постепенное объединение задних частей яйцеводов (маток) у плацентарных млекопитающих. Матка и часть влагалища вскрыты. (Из Walker, по Wiedersheim.)

строению отличается от половой системы более примитивных амниот, потому что у них в связи с живорождением скорлупа в матке уже не выделяется; вместо этого здесь развивается зародыш, а концы двух яйцеводов обычно объединяются, преобразуясь во влагалище (vagina) для полового члена (рис. 313).

Так как яйцеклетки млекопитающих малы, проксимальная часть первичного яйцевода — маточная, или фаллопиева, труба — тонкая. Здесь нет секретирующих белок желез, наблюдаемых у других амниот. Оплодотворение яйцеклетки происходит в переднем конце трубы, и трофобласт оказывается сформированным уже до попадания в матку.

Матка — толстостенное мускулистое образование, предназначенное для того, чтобы внутри него протекало развитие зародыша. Ее богатый сосудами эпителий — эндометрий (endometrium) — может быть относительно тонким в периоды покоя, но сильно утолщается в сезоны репродуктивной активности; ритмикой его роста управляют гормоны, вырабатываемые яичниками. Плацента, через которую питательные вещества передаются от матери к развивающемуся зародышу, образуется путем соединения эпителия матки с наружными зародышевыми оболочками. У самых примитивных млекопитающих левая и правая матки полностью обособлены; это называется **двойной маткой** (uterus duplex); она наблюдается, например, у сумчатых, многих грызунов и летучих мышей (рис. 311). Однако у большинства млекопитающих дистальные части двух маток срослись с образованием **двураздельной** (uterus bipartitus) или **двурогой** (uterus bicornis), матки, а у высших приматов слияние произошло полностью и возникла **простая матка** (uterus simplex).

Если даже матки остаются обособленными, концевые участки двух первичных яйцеводов у плацентарных всегда объединены во влагалище. Клоака,

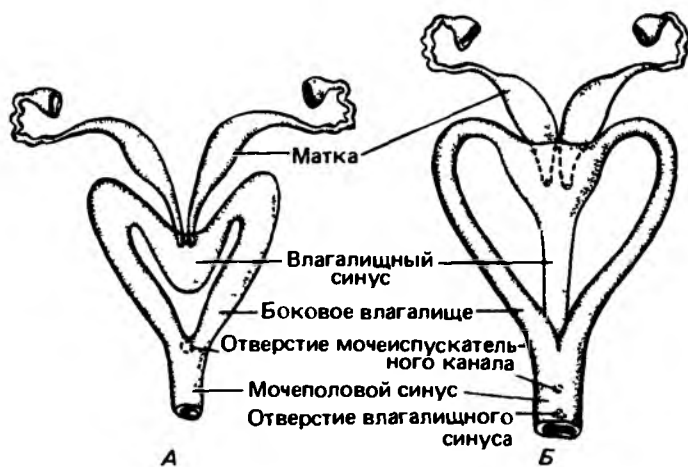
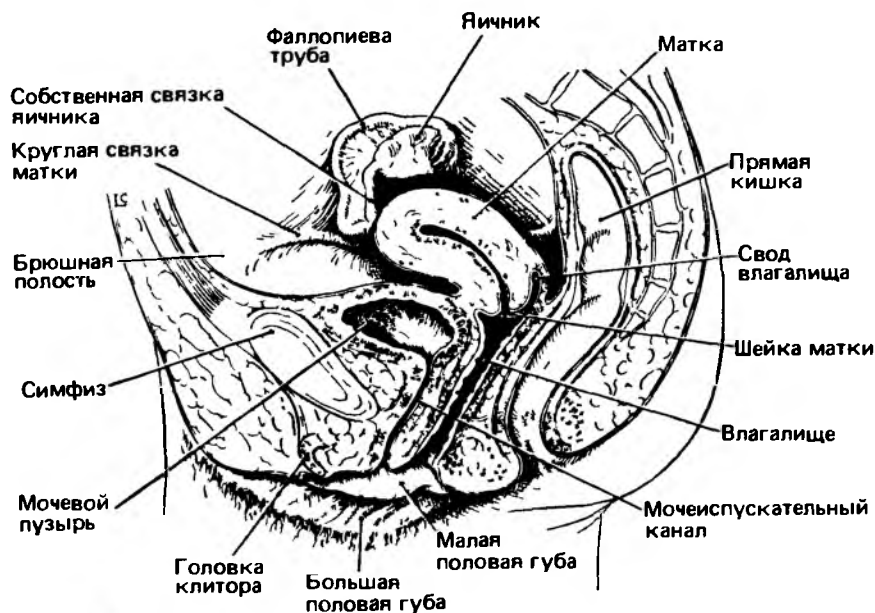


Рис. 312. Половые пути самки у сумчатых. А. Опоссум. Б. Кенгуру. У опоссума из срединного влагалищного синуса выходит пара боковых влагалищ, которые сзади вновь объединяются в мочеполовой синус. У данного вида кенгуру влагалищный синус превратился в дополнительную срединную влагалищную трубку. (По van den Broek.)

в которую у предковых форм открывались половые протоки, у живородящих млекопитающих как таковая отсутствует, но представлена **мочеполовым синусом** (*sinus urogenitalis*) (см. рис. 318, Д). Он часто бывает неглубоким, а когда имеет значительную глубину (у многих групп), то выглядит продолжением собственно влагалища.

У сумчатых влагалище устроено специфически (рис. 312). Оно представлено парой трубок, сращенных проксимальными и дистальными концами, а расположенный между ними влагалищный синус иногда вытягивается назад и образует третий, срединный выход из матки наружу.

ВЫВЕДЕНИЕ СПЕРМЫ: ПРИДАТОК СЕМЕННИКА, СЕМЯПРОВОД. У самца круглоротых, как и у самки, система для выведения половых продуктов отсутствует. Зрелые семенные пузырьки на целомической поверхности семенника вскрываются, сперматозоиды выбрасываются в целом и должны, как и яйцеклетки, сами найти выход во внешнюю среду через половые поры.



Женские половые органы человека. (Из Turner, General Endocrinology.)

Все вышестоящие позвоночные отказались от этого, по-видимому, неэффективного способа выведения мужских гамет, и у самца для этого образовалась система специальных протоков. Она резко отличается от имеющейся у самки тем, что она всегда изолирована от целома на всем своем протяжении. Кроме того, если происхождение полового протока самки может вызывать некоторые сомнения, то проводящая система самца, безусловно, — видоизмененная часть выделительной системы. У всех позвоночных развивающийся семенник располагается рядом с эмбриональной почкой (медиальнее нее) (см. рис. 302). На малом расстоянии от семенных пузырьков или канальцев находятся канальцы почки, которые впадают в архинефрический канал, ведущий в клоаку. За счет коротких соединений между семенником и почкой можно сформировать изолированную от целома систему выводных протоков, по которой сперматозоиды будут в полной сохранности выходить наружу, «избегая превратностей путешествия через целомические дебри». У предковых челюстноротых такие соединения образовались, и выделительная система параллельно стала выполнять половые функции.

Несмотря на разнообразные варианты, вырабатывающие семя структуры семенника соединяются с архинефрическим каналом у разных позвоночных в принципе сходным образом (рис. 315). Зрелые семенные пузырьки или концы семенных канальцев могут быть соединены друг с другом продольным краевым каналом семенника или — у птиц и млекопитающих — состоящей из мелких канальцев сетью семенника (*rete testis*). От этого канала или сети через узкий промежуток между краями семенника и почки перекидывается ряд параллельных канальцев, которые у многих позвоночных, достигнув почки, впадают в продольный краевой канал почки, соединяющийся с примыкающими почечными канальцами. У млекопитающих этого канала не образуется, но в любом случае сперма проходит через прежние почечные, а ныне выносящие канальцы (*ductuli efferentes*) и в конечном счете достигает архинефрического канала.

По-видимому, для челюстноротых наиболее примитивно такое строение протоков самца, при котором архинефрический канал продолжает выполнять в равной степени и выделительную, и половую функции, как, например, у бесхвостых амфибий и осетровых (рис. 309, Б). Однако, как уже отмечалось при обсуждении выделительной системы, у большинства позвоночных образовались новые протоки, так что сперма и моча выводятся разными путями. Об этом упоминалось при рассмотрении выделительных органов; здесь мы взглянем на них, так сказать, с точки зрения семенника (рис. 301).

У большинства костистых рыб почка вернула себе свой первоначальный проток, а сперматозоиды проходят назад к выходному отверстию, расположенному позади ануса, по отдельному семенному каналу, минуя почку и, вероятно, образовавшемуся из краевого канала семенника (рис. 309, Г). У всех остальных групп позвоночных при решении судьбы архинефрического канала победила функция выведения спермы. У хрящевых рыб и тетрапод его преобразования шли параллельно. У пластиножаберных и многих амфибий моча проходит в лучшем случае лишь по заднему концу этого канала, а у всех амниот он полностью утратил выделительную функцию, в обоих случаях став специализированным семяпроводом (*ductus deferens*); семенник всегда соединяется с проксимальным, передним, концом этого канала.

На большей части своей длины семяпровод остается простой трубкой, но разные его участки могут претерпевать различного рода крупные преобразования. Наиболее примечательные из них произошли в его переднем участке, который и у хрящевых рыб, и у амниот принимает участие в образовании придатка семенника, или эпидидимиса (*epididymis*). У акул, скатов и химер от семенника идет небольшое число выводных канальцев, внедряющихся в передний конец эмбрионального опистhoneфроса и достигающих бывшего архинефрического канала (рис. 294, Г; 301, В, Г), передний конец которого сильно извит и может быть назван каналом придатка семенника (*ductus epididymidis*). К более дистальному участку, расположенному спереди от функциональной почки, у акул присоединяется ряд почечных канальцев, превратившихся в железистые образования; они секретируют жидкую среду, по-видимому, активирующую сперматозоиды.

У амниот произошли аналогичные преобразования; у них придаток семенника образует компактное тело, лежащее, как подразумевает его название, рядом с семенником или на нем. У рептилий канальцы, идущие от семенника к этому производному почки, впадают в бывший краевой канал почки, от которого выносящие канальцы ведут к бывшему архинефрическому каналу. У птиц и млекопитающих краевой канал почки отсутствует, и сперма проходит по сильно извитым канальцам прямо в архинефрический канал, который здесь, как и у пластоножаберных, также сильно извит (рис. 310, 314, 315).

В дистальной части семяпровод может расширяться в ампулу для накопления спермы перед ее извержением; такое образование обычно, но не всегда, встречается у хрящевых рыб, амфибий и амниот. У многих млекопитающих (рис. 310, 314), кроме того, присутствуют пузырьковидные железы, или семенные пузырьки (*glandulae vesiculares*, s. *vesiculae seminales*), которые не накапливают

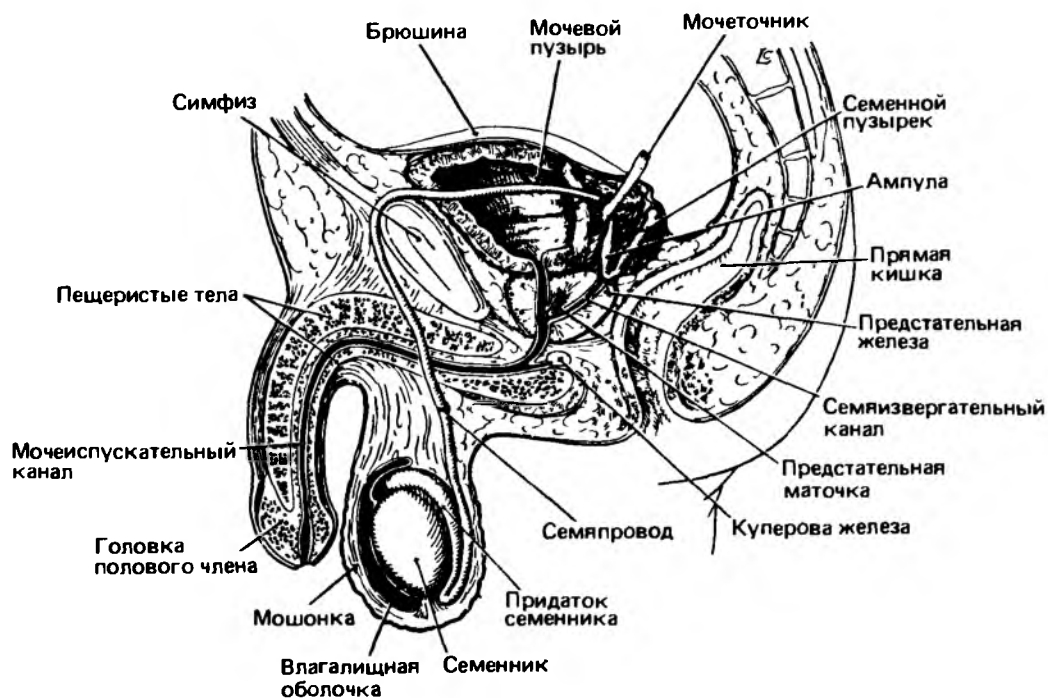


Рис 314. Мужские половые органы человека. (Из Turner, General Endocrinology.)

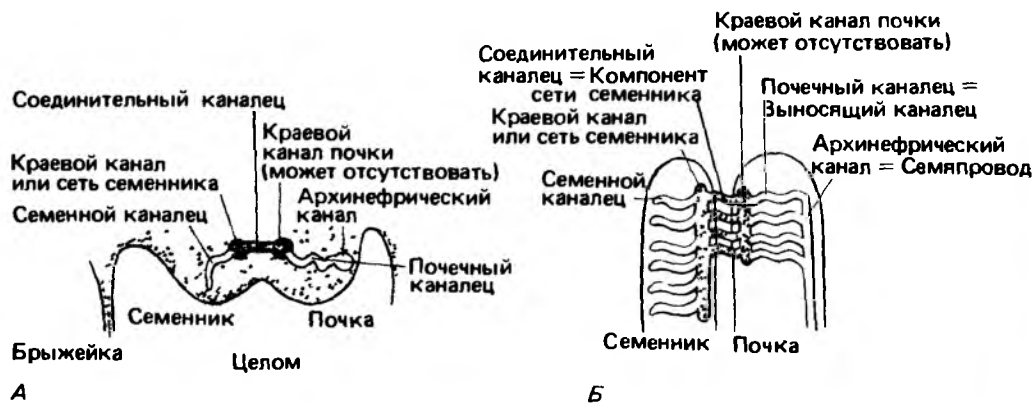


Рис. 315. А. Фрагмент поперечного разреза зародыша амниот, показывающий, что семенник и почка лежат вплотную друг к другу (см. рис. 302), в связи с чем легко приобретают связь путем образования мостиков между семенными и почечными каналцами. Б. Схема горизонтального разреза почки и семенника, показывающая способ их соединения: семенные каналцы обычно соединяются между собой краевым каналом семенника или сетью семенника, кроме того, имеются соединительные каналцы и часто — краевой канал почки.

семя (как подразумевает второе название), а секретируют густую жидкость спермы. Дистальнее у большинства млекопитающих находятся такие секреторные образования, как предстательная железа (*prostata*), окружающая мочеиспускательный канал и секретирующая водянистый компонент спермы, и следом за ней бульбоуретральные, или куперовы, железы (*glandulae bulbourethrales*).

КЛОАКА И ЕЕ ПРОИЗВОДНЫЕ

У самых различных рыб и тетрапод в заднем конце туловищного отдела тела на брюшной стороне присутствует сообщающийся с внешней средой карман, в который открываются выводные отверстия пищеварительной, половой и выделительной систем. Это образование, удачно названное клоакой (*cloaca*, что в переводе с латинского означает «труба для стока нечистот»), по-видимому, первичный признак позвоночных. В этом разделе будет прослежена эволюция клоаки и расположения выводных отверстий названных выше систем от низших групп позвоночных к высшим. От судьбы этого комплекса неотделима судьба мочевого пузыря тетрапод и наружных половых органов амниот.

КЛОАКА У РЫБ. Клоака в типичном виде представлена у пластиножаберных (рис. 316, Б), у которых она образует углубление на брюшной стороне тела позади тазового пояса, иногда снабженное мышцей-сфинктером. Самым крупным отверстием в нее открывается кишка. Кроме того, сюда впадают выделительные и половые протоки.

В эмбриогенезе клоака имеет двойное происхождение (см. рис. 318, А). Главная ее часть у зародышей всех позвоночных образована расширением заднего конца энтодермальной кишечной трубки. Эта полость до относительно поздней стадии развития отгорожена от внешней среды мембраной, снаружи от которой располагается впячивание эктодермы — проктодеум (*proctodeum*). Когда мембрана исчезает, этот участок эктодермы включается в состав клоаки. При-

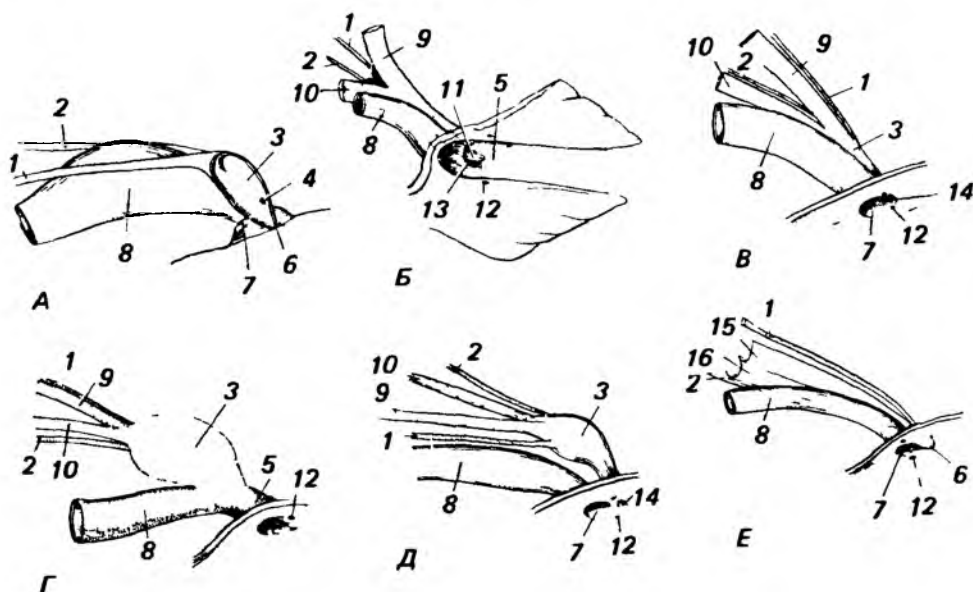


Рис. 316. Область клоаки или анального отверстия у круглоротых и рыб. А. Минога *Petromyzon*. Б. Самка акулы. В. Молодая самка химеры. Г. Самка австралийской двоякодышащей рыбы *Neoceratodus*. Д. Самка осетра. Е. Самка лосося. 1, 2 — левый и правый выделительные протоки; 3 — мочеполовой синус; 4 — половая пора; 5 — клоака; 6 — мочеполовой сосочек; 7 — анус; 8 — ректальный отдел кишки; 9, 10 — левый и правый яйцеводы (мюллеровы каналы); 11 — мочевого сосочек; 12 — брюшная пора; 13 — половое отверстие; 14 — мочеполовое отверстие; 15, 16 — левый и правый яйцеводы костистых рыб. (Из Dean.)

нято считать, что эктодерма играет в ее формировании весьма скромную роль, однако после разрушения мембраны уже трудно сказать, какая часть выстилки клоаки происходит из энтодермы, а какая — из эктодермы; по крайней мере в некоторых случаях последняя вносит весомый вклад в образование клоаки и ее производных.

Среди остальных рыб хорошо развитая клоака наблюдается только у двоякодышащих (рис. 316, Г) и у самца единственной современной кистеперой рыбы — латимерии. У взрослых химер (рис. 316, В) она полностью исчезает; пищеварительная, выделительная и половая системы открываются на поверхность тела по отдельности. Среди круглоротых миксины имеют клоаку с выводными отверстиями кишки и выделительных протоков и половыми порами, но у миног кишка открывается на поверхность анальным отверстием отдельно от мочеполового синуса (рис. 316, А).

У лучеперых рыб (рис. 316, Д, Е) клоака также исчезла. У самки латимерии, низших лучеперых и некоторых костистых рыб выделительные и половые протоки впадают в общий синус, представляющий собой часть клоаки, но кишка открывается наружу отдельно. У других костистых рыб присутствуют три совершенно отдельных отверстия: анальное, половое и выделительное.

КЛОАКА У АМФИБИЙ, РЕПТИЛИЙ И ПТИЦ (рис. 317, А). Амфибии, по-видимому, непосредственно унаследовали клоаку от своих предков-рыб. Архинефрические каналы и яйцеводы (у самок) открываются парными отверстиями на ее переднем конце. Вентральная стенка клоаки образует разнообразной формы моче-



Рис. 317. Разрез клоаки самца черепахи (А) и самца однопроходного млекопитающего — ехидны (Б). У черепахи в дне клоаки располагается образование, подобное penisу; парные гребни способны временно смыкаться с образованием трубки для выведения спермы. У однопроходных внутри клоаки сформирован penis; внутри него проходит разветвленный канал для выведения спермы, но моча выходит наружу мимо него через клоаку. У большинства рептилий мочеточник открывается в клоаку сверху, далеко от мочевого пузыря; по положению его выхода черепахи похожи на млекопитающих в большей степени — у них он переместился вентрально. Желоб на А и трубка на Б, обозначенные как мочеиспускательный канал, по существу являются лишь вентральным передним отделением клоаки. К особенностям черепах относится присутствие на боковых стенках клоаки пары маленьких «дополнительных» образований, подобных мочевому пузырю. (А — частично по Моенс, Б — по Keibel.)

вой пузырь, часто способный сильно растягиваться (см. т. 2, с. 115). У рептилий строение клоаки сходное; пара выводных отверстий мочеточников обычно располагается на ее дорсальной стенке над выходом кишки; обычно присутствует мочевой пузырь, формирующийся (как у всех амниот) из основания аллантоиса как отдельный вентральный карман клоаки, не соединенный с мочеточниками (исключение — черепахи). У птиц отверстия в клоаке расположены сходным образом, но мочевой пузырь известен лишь у африканского страуса¹.

СУДЬБА КЛОАКИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ. Однопроходные, занимающие низшее положение среди млекопитающих, все еще имеют клоаку. У вышестоящих форм она исчезла, и кишечник открывается наружу отдельно анальным отверстием. У однопроходных уже можно наблюдать начало такого разделения (рис. 317, Б). Клоака как таковая представлена лишь задним отделом, приблизительно соответствующим проктодеуму. Передний ее отдел разделен на 1) крупный дорсальный проход — копродеум (coprodeum), куда открывается кишка, и 2) вентральную часть — уродеум (urodeum), с которой соединяется мочевой пузырь. Мочеточники впадают в передний конец уродеума, гомологичного части мочеиспускательного канала самца плацентарных (рис. 318), и моча может поступать в мочевой пузырь, не смешиваясь с фекальной массой.

У сумчатых клоака всегда сохраняется в виде неглубокого проктодеума, снабженного мышцей-сфинктером, но у высших (плацентарных) млекопитающих она во взрослом состоянии полностью отсутствует — копродеум и уродеум выходят наружу по отдельности. Первый стал прямой кишкой, открывающейся наружу анусом, а судьба второго сложнее и сильно различается у двух полов. Чтобы разобраться в этом вопросе, лучше всего рассмотреть эмбриональ-

¹ У птиц в клоаку открывается сверху ни у кого больше не представленный карман, называемый фабрициевой сумкой (bursa Fabricii); это — лимфоидный орган, рассматриваемый в гл. 14.

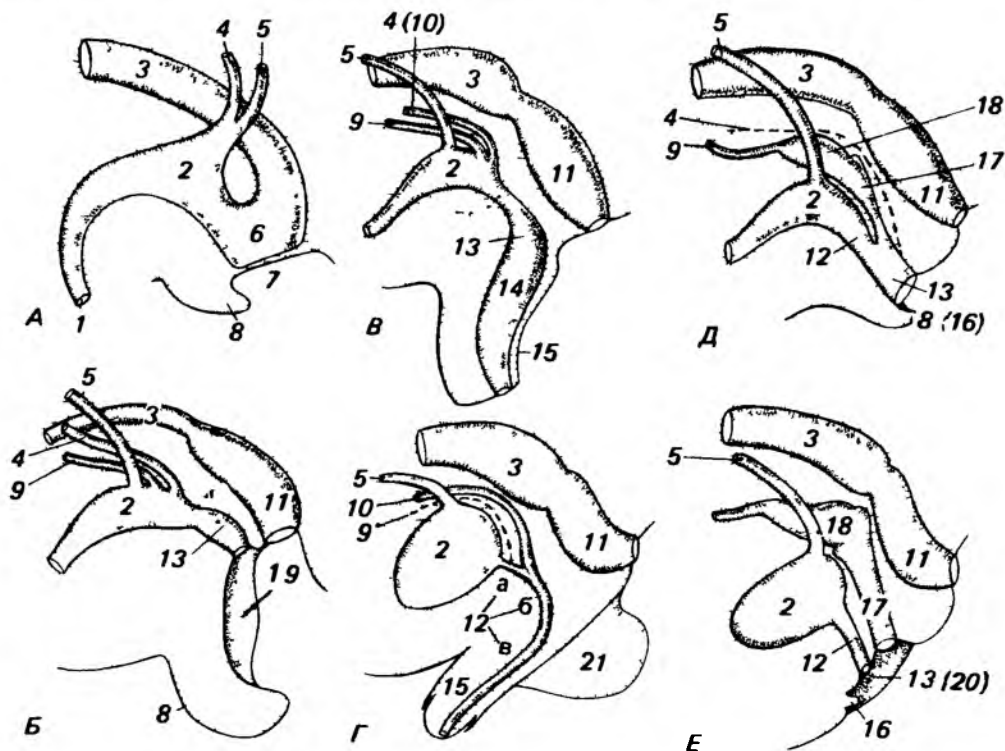


Рис. 318. Схемы стадий развития клоакальной области зародыша у плацентарных млекопитающих (вид сбоку). А. Индифферентная стадия; кишка и аллантоис открываются в неподразделенную часть клоаки; архинефрический канал и мочеточник совместно открываются в основание аллантоиса. Б. Более поздняя индифферентная стадия; у зародыша сформировался яйцевод, устья мочеточника и архинефрического канала разделились, клоака окончательно расщепилась на прямую кишку и мочеполовой синус, увеличился половой бугорок. В. Ранняя стадия развития клоакальной области у самца. Г. Строение этой области у взрослого самца. В противоположность тому, что наблюдается у самки, здесь исчезает яйцевод (штриховая линия на Г), архинефрический канал становится семяпроводом и, кроме того, образуется длинный мочеиспускательный канал: он включает а) основание аллантоиса, б) мочеполовой синус и в) канал полового члена. Д. Ранняя стадия развития клоакальной области у самки. Е. Строение этой области у взрослой самки. Архинефрический канал исчезает (штриховая линия на Д), из основания аллантоиса образуются мочевой пузырь и идущий от него короткий мочеиспускательный канал, в эмбриональном яйцевode дифференцируются матка и влагалище, половой бугорок превращается в клитор. 1 — стебелек аллантоиса; 2 — мочевой пузырь, 3 — кишка; 4 — архинефрический канал; 5 — мочеточник, 6 — клоака; 7 — проктодеум; 8 — половой бугорок; 9 — яйцевод; 10 — семяпровод; 11 — прямая кишка; 12 — мочеиспускательный канал; 13 — мочеполовой синус; 14 — канал полового члена; 15 — половой член; 16 — клитор; 17 — влагалище; 18 — матка; 19 — половая складка; 20 — преддверие; 21 — мошонка.

ное развитие плацентарного млекопитающего, которое во многих отношениях повторяет филогенетическое развитие (рис. 318).

На индифферентной стадии развития половой системы у этих животных имеется клоака в виде простого расширения заднего конца энтодермальной кишки, отделенного мембраной от эктодермального проктодеума. В стенки энтодермальной полости открывается пара архинефрических каналов (позже параллельно им протягиваются яйцеводы); от ее дна отходит стебелек аллантоиса (рис. 294, А, Б).

Еще до окончания индифферентной стадии появляется горизонтальная перегородка, растущая к перекрывающей проход мембране. Она разделяет клоаку на две части — копродеум, продолжающий кишку, сверху, и уродеум, или мочеполовой синус (*sinus urogenitalis*) — снизу. Архинефрические каналы (семяпроводы самца), как и половые протоки самки, впадают в уродеум. В ходе дальнейшего развития часть стебелька аллантоиса расширяется, давая начало типичному мочевому пузырю амниот, между которым и собственно мочеполовым синусом образуется более узкий трубчатый участок, частично или целиком формирующий мочеиспускательный канал (*urethra*) взрослого животного. Половые протоки сохраняют связь с синусом, но мочеточники в ходе своего развития отщепляются от давших им начало архинефрических каналов и приобретают отдельные дистальные участки, которые смещаются в сторону мочевого пузыря и открываются в него у сумчатых и плацентарных млекопитающих во взрослом состоянии; моча у них (в противоположность большинству нижестоящих тетрапод) поступает прямо в мочевой пузырь, не проходя перед этим через какую бы то ни было часть самой клоаки.

Начиная с этой стадии, пути развития структур, связанных с мочеполовым синусом, у двух полов расходятся. У самки после исчезновения клоакальной мембраны эта вентральная часть клоаки становится преддверием (*vestibulum*) выделительных и половых путей. Оно может достигать значительной глубины (как у типичных хищных) или быть относительно неглубоким (как у приматов). В него открываются в виде влагалища объединенные дистальные концы яйцеводов и отдельно относительно короткий мочеиспускательный канал, идущий от мочевого пузыря; архинефрические каналы редуцируются.

У самца судьба мочеполового синуса иная. Он становится не мелким и широким, а вытягивается в тонкую трубку, которая продолжается в половом члене. В ее проксимальный конец открываются семяпроводы (яйцеводы дегенерируют) и проток мочевого пузыря. У самки мочеиспускательный канал представлен лишь этим его коротким проксимальным участком, а у самца — всем протоком от мочевого пузыря до конца полового члена. Таким образом, мочеиспускательные каналы самки и самца — несопоставимые образования; в последнем случае речь идет о сумме гомологов мочеиспускательного канала и преддверия (производного мочеполового синуса) самки.

НАРУЖНЫЕ ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ. Для примитивных водных позвоночных, у которых яйца не покрываются скорлупой, характерно, как правило, наружное оплодотворение; сперматозоиды и яйцеклетки выбрасываются в водную среду, в которой оно и происходит. Но у позвоночных, яйца которых покрыты скорлупой, и у живородящих форм (в их число входят хрящевые рыбы и все амниоты) оплодотворение внутреннее, потому что сперматозоид должен достигнуть яйцеклетки прежде, чем она спустится по яйцеводу до скорлуповой железы или матки. Для облегчения попадания сперматозоидов в половые пути самки обычно формируются специальные структуры.

У акул, скатов, химер и по крайней мере одной панцирной рыбы, т. е. у рыб с яйцами, покрытыми мощной скорлупой, оплодотворению способствуют птеригоподии (*pterygopodia*) самцов, задние выросты их брюшных плавников, укрепленные стержневидными скелетными элементами (рис. 145, В). В клоаку самки

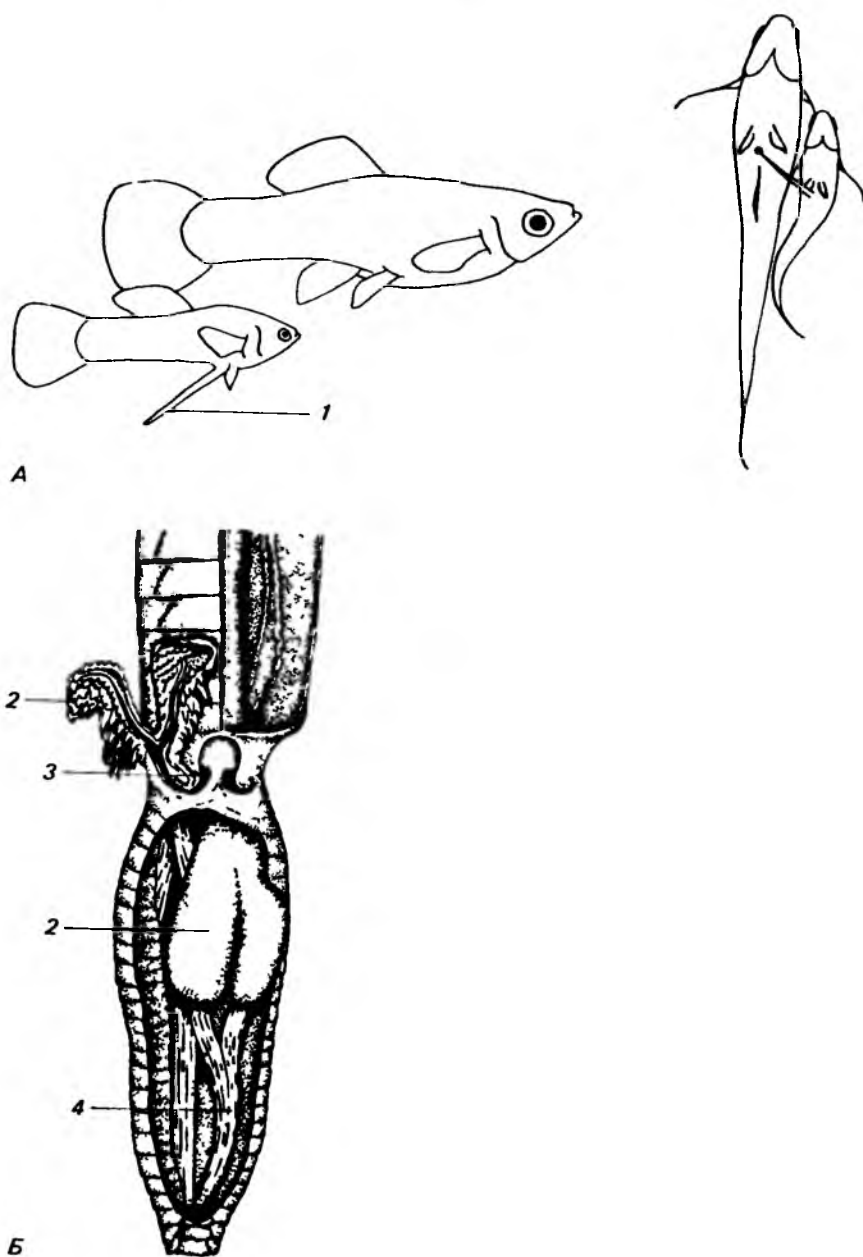


рис. 319. Копулятивные органы низших позвоночных. А. Пецилиевые (гамбузиевые) костистые рыбы; самец имеет образованный из части лучей анального плавника гоноподий, который он может вводить в половой проход самки. Б Гремучая змея, один из копулятивных мешков вывернут наружу, а другой находится в положении покоя внутри основания хвоста. 1 — гоноподий; 2 — копулятивный мешок; 3 — клоака, 4 — мышцы, втягивающие копулятивный мешок. (По Rosen, Gordon, Hoffmann.)

вводится один птеригоподий; складки кожи, свернутые по его длине в трубки, образуют русло для спермы. Некоторым костистым рыбам тоже свойственно внутреннее оплодотворение (и живорождение); в качестве одного из возможных приспособлений для него анальный плавник образует сходный с птеригоподиями копулятивный орган — гоноподий (*gonopodium*), снабженный канавкой или трубкой для проведения спермы (рис. 319, А).



Рис. 320. Поперечный разрез полового члена макака-резуса. А. В дистальной части. Б. В проксимальной части. (Из Wislocki.)

У амниот внутреннее оплодотворение необходимо не только из-за присутствия скорлупы на яйцах или живорождения, но и из-за наземного образа жизни, при котором вне организма отсутствует жидкая среда, необходимая сперматозоидам для оплодотворения яйцеклеток. У предковых амниот прямого контакта клоак самца и самки, вероятно, было достаточно для передачи спермы, ибо у гаттерии копулятивных органов нет, как нет их и у большинства птиц (у последних их отсутствие почти наверняка вторично).

Однако у самцов многих рептилий имеется тот или иной вспомогательный орган для передачи спермы — половой член. У змей и ящериц это особые образования — пара копулятивных мешков (*hemipenes*), представляющих собой подкожные впячивания, прилегающие к отверстию клоаки и часто снабженные шипами. При спаривании они, вывернувшись наизнанку, выпячиваются наружу, и один из них вводится в клоаку самки, куда направляется сперма (рис. 319, Б). У черепах и крокодилов особые образования (рис. 317, А) можно считать морфологическим прототипом полового члена (*penis*), присущего млекопитающим. У этих рептилий по вентральной стенке клоаки проходит пара продольных гребней, между которыми остается канавка. Это — пещеристые тела полового члена (*corpora cavernosa penis*), образованные (как видно из названия) губчатой волокнистой соединительной тканью. У выходного конца канавки расположена еще одна пещеристая структура — головка полового члена (*glans penis*). При половом возбуждении эти образования, наполняясь кровью, раздуваются, в результате чего головка высовывается из клоаки самца наружу и может быть введена в клоаку самки, а собственно пещеристые тела, расширившись, смыкаются краями, превращая канавку между ними в трубку для проведения спермы. Рассматриваемые структуры закладываются у зародыша на индифферентной стадии и у взрослой самки сохраняются в недоразвитом виде как бесполезный для спаривания клитор (*clitoris*). У бескилевых, гусеобразных и некоторых других птиц половой член и клитор относительно развиты, но большинством пернатых они утрачены.

У типичных млекопитающих копулятивный орган — более совершенное образование (рис. 314, 320), хотя у однопроходных он в некоторых отношениях еще находится на переходной от рептилий стадии (рис. 317, Б). Клитор у млекопитающих устроен проще полового члена. Головка и пещеристые тела пениса остаются его главными эректильными элементами, но во взрослом состоянии они сращены между собой и с дополнительным эректильным телом, являющимся проксимальным продолжением головки и называемым пещеристым телом канала (*corpus cavernosum urethrae*), или губчатым телом полового члена. Эти структуры образуют трубку, представляющую собой дистальный отдел мужского мочеиспускатель-

ного канала и проводящую как мочу, так и сперму. У рептилий пещеристые элементы лежат в стенках клоаки, а у типичных млекопитающих весь половой член стал наружным придатком тела; его головка окружена складкой кожи — крайней плотью (preputium). Как упоминалось выше, у ряда млекопитающих, в первую очередь у хищных, в соединительной ткани полового члена образовалась косточка — бакулюм (os penis).

Глава 14

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Многим мелким беспозвоночным сердечно-сосудистая система не требуется. Расстояния здесь невелики, структуры просты, и транспорт веществ внутри организма может обеспечиваться диффузией и теми потоками тканевых жидкостей, которые возникают при движениях тела. С увеличением размеров и сложности строения возникает потребность в особой сердечно-сосудистой системе. Здесь уместно сравнение с населенными пунктами. В деревне транспортная система необязательна, поскольку магазины, школа и церковь расположены неподалеку от жилых домов. С увеличением поселка положение меняется, и общественной необходимостью становится наличие организованной транспортной сети.

Среди беспозвоночных встречается сердечно-сосудистая система двух типов — открытая и замкнутая. В первом случае сердце, выполняющее функцию насоса, через систему сосудов (артерий) выталкивает кровь к различным частям тела. Оттуда, где заканчиваются сосуды, она возвращается назад к сердцу, просачиваясь в промежутки между тканями (возвратные сосуды отсутствуют). В более совершенной замкнутой системе (свойственной и позвоночным) кровь почти никогда не покидает сосуды, т. е. не вступает в контакт с клетками тела, которые омываются особой тканевой жидкостью. Обмен веществ между ними и кровью идет благодаря диффузии через тонкие стенки мелких концевых сосудов — капилляров. Затем кровь возвращается в сердце по другой системе закрытых каналов (по венам). Ланцетник представляет собой промежуточную стадию развития, так как у него артериальные, венозные сосуды и эквиваленты капилляров хотя и присутствуют, но лишены непрерывной эндотелиальной выстилки, наблюдаемой у истинных позвоночных (см. т. 2, с. 153).

ФУНКЦИИ. Первостепенная функция сердечно-сосудистой системы позвоночных заключается в обеспечении клеток (через тканевую жидкость) веществами для поддержания их жизнедеятельности и в удалении образовавшихся отходов. Ткани должны непрерывно снабжаться кислородом, поступающим от жабер, кожи или легких и получать слабый, но непрерывный приток питательных веществ от кишечника, центров запасаения или переработки (в основном из печени). Требуется удалять метаболические отходы: двуокись углерода (через жабры или легкие), конечные продукты азотистого обмена и избыток воды (через почки).

Вторая важная функция сердечно-сосудистой системы заключается в поддержании стабильной, строго определенной внутренней среды, благоприятной для клеток. Постоянное кровообращение приводит к однородности состава тканевых жидкостей во всех частях организма и позволяет сохранять его относительно постоянную температуру.

У сердечно-сосудистой системы есть и другие функции. Она участвует в борьбе с заболеваниями и в заживлении ран. Переносит гормоны, кровь как бы дополняет нервную систему, регулируя деятельность различных органов.

КОМПОНЕНТЫ. Основные структурные особенности сердечно-сосудистой системы позвоночных хорошо известны и могут быть легко очерчены. Мускульный насос — сердце — обеспечивает ток крови через артерии к жабрам или легким и к различным тканям. Самые мелкие структуры — сети капилляров, через стенки которых осуществляется обмен с тканевой жидкостью, омывающей клетки организма. Из капилляров кровь возвращается в сердце через вены. По лимфатическим сосудам, берущим начало в тканях тела и не сообщающимся с артериями, тканевая жидкость может возвращаться в кровяное русло. У млекопитающих лимфатическая система включает также описываемые ниже узлы, участвующие в иммунных реакциях. В определенных случаях кровь из капилляров не возвращается прямо в сердце, а направляется в дополнительную капиллярную сеть какого-либо органа. Вены, соединяющие две системы капилляров, составляют так называемую **воротную систему** органа, к которому они подходят (например, воротная система печени несет кровь к ней от кишечника).

КРОВЬ

Кровь, заполняющую сосуды, можно считать тканью, обладающей особыми свойствами, но тем не менее близкой по определенным параметрам к костной и соединительной тканям, с которыми она тесно связана онтогенетически. Каждая из них состоит из клеток мезенхимного происхождения, погруженных в «матрикс» (межклеточное вещество). В кости оно твердое, в соединительной ткани — студнеобразное, а в крови — жидкое, позволяющее клеткам свободно плавать.

ПЛАЗМА КРОВИ. Жидкая часть крови — плазма¹ — водянистая среда сложного состава. У млекопитающих от 7 до 10% общего объема составляют растворенные вещества. Кровь логично считать лишь заключенной в кровесные сосуды частью сложной тканевой жидкости (в обоих случаях наблюдается практически одинаковый состав солей).

Однако помимо солей она содержит специфические вещества — белки крови — альбумины, глобулины и фибриноген. Они составляют большую часть сухой массы плазмы. Их молекулы настолько велики, что, как правило, не проникают сквозь стенки капилляров и, таким образом, не покидают кровяное русло. Поскольку концентрации солей в крови и тканевой жидкости вне сосудов сравнимы, наличие этих белков (особенно **альбуминов**) повышает осмотическое давление крови по сравнению с тканевой жидкостью, что существенно для функционирования капилляров. **Фибриноген**, составляя незначительный процент общего количества белков, очень важен для свертывания крови в случаях повреждения сосуда. В этом процессе принимает участие и одна из разновидностей **глобулинов**. Другие глобулины связывают чужеродные белки, вызывая, в частности, слипание (агглютинацию) эритроцитов, принадлежащих другому виду или даже (у человека) индивидууму с иной группой крови. Некоторые глобулины — мощ-

¹ Термином **сыворотка** обозначают жидкость, остающуюся после удаления свернувшегося белкового материала (фибрина) из плазмы крови.

ное средство защиты от болезней; они представляют собой антитела, нейтрализующие микроорганизмы или посторонние химические вещества.

Соли и белки крови — стабильные, постоянные составляющие плазмы. Однако анализ крови показывает присутствие и различных временных (транзитных) компонентов. Всегда можно обнаружить некоторое количество глюкозы и несколько меньше жиров и аминокислот, направляющихся к клеткам организма. Присутствуют продукты распада, переносимые к почкам, жабрам или легким, в частности двуокись углерода (преимущественно в форме бикарбоната), конечные продукты азотистого обмена (обычно в форме мочевины или мочевой кислоты), молочная кислота. В еще меньших концентрациях в плазме обнаруживаются ферменты и секреты эндокринных желез — гормоны.

КЛЕТКИ КРОВИ (рис. 321). Клеточные, или форменные, элементы отсутствуют в крови ланцетника, но имеются у всех позвоночных. Обычно это 1) эритроциты (красные кровяные тельца), 2) лейкоциты (белые кровяные тельца) и 3) тромбоциты.

Постоянный перенос кислорода является одной из важнейших функций сердечно-сосудистой системы. В крови большинства обладающих ею животных присутствуют различные содержащие металл (в частности — железо или медь) соединения. Они могут присоединять большие количества кислорода, что необычайно расширяет возможности его переноса кровью. Таких веществ не обнаружено у ланцетника, но почти для всех позвоночных характерен гемоглобин — белок, включающий четыре атома железа, каждый из которых способен связывать ион кислорода. Гемоглобин помогает также извлекать двуокись углерода из тканей.

У большинства беспозвоночных переносимые кислород вещества растворены в крови. У позвоночных гемоглобин содержится в эритроцитах. В большинстве случаев это обычные клетки сплюсненной овальной формы с ядром и цитоплазмой, насыщенной гемоглобином. В массе эритроциты в соответствии с их названием кажутся красными, однако поодиночке они выглядят зеленовато-желтыми.

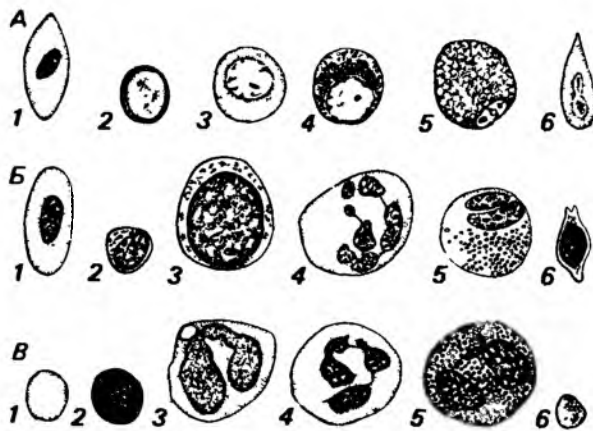


Рис. 321. Клетки крови. А. Костистая рыба (*Labrax*). Б. Лягушка (*Rana*). В. Млекопитающее (человек). А1, Б1, В1 — эритроциты; А2, Б2, В2 — лимфоциты; А3, Б4, В4 — нейтрофильные гранулоциты; А4 — мелкозернистый ацидофильный гранулоцит; А5 — крупнозернистый ацидофильный гранулоцит; А6, Б6 — тромбоциты; В3, В3 — моноциты; В6 — кровяная пластинка. Увеличение: А — приблизительно 1800; Б, В — 1200. (А — по Duthie; Б — по Jordan; В — по Maximow, Bloom.)

Строение эритроцита млекопитающих необычно. За исключением лам и верблюдов, у всех представителей этого класса он скорее круглый, нежели овальный и в зрелом состоянии у всех млекопитающих теряет ядро.

Размеры эритроцитов сильно варьируют. Например, у человека их диаметр составляет лишь 7—8 мкм, а у козы вдвое меньше. Эритроциты представителей низших классов крупнее, чем у птиц и млекопитающих. У некоторых амфибий они в 100 раз и более превышают по размерам человеческие. Несмотря на это, содержание гемоглобина в единице объема крови различных животных приблизительно одинаково, поскольку чем больше размеры телец, тем меньше их число. Однако исключение составляют костистые рыбы: некоторые их мелкие формы, обитающие в очень холодных, насыщенных кислородом антарктических водах, не обладают ни эритроцитами, ни гемоглобином.

Лейкоциты характерны для крови и в меньшей степени для лимфы. Они намного малочисленнее эритроцитов и у амниот почти никогда не превышают 1% общей численности кровяных телец, однако у рыб их доля может достигать до 10% и более. Лейкоциты, характерные для разных групп позвоночных, весьма неодинаковы по внешнему виду и набору типов, поэтому разработать их универсальную классификацию трудно. В целом можно выделить две их основные группы — агранулоциты с простым одиночным ядром и незернистой цитоплазмой и гранулоциты с ядром неправильной формы, часто сегментированным, и цитоплазмой, имеющей зернистое строение.

Среди агранулоцитов обычны **лимфоциты** — округлые клетки от малого до среднего размера с крупным ядром и относительно малым количеством цитоплазмы. Они встречаются во всех классах позвоночных и особенно многочисленны в низших группах. Название эти клетки получили благодаря своему обилию в лимфе. Лимфоциты обычно присутствуют в соединительной ткани и вместе с гранулоцитами скапливаются в поврежденных или инфицированных участках. Они играют важную роль в иммунной защите организма. Две разновидности лимфоцитов имеют различные иммунные свойства и происхождение, но выглядят в целом одинаково. У **моноцитов**, которые раньше считались просто крупными лимфоцитами, относительное количество цитоплазмы больше, а ядро несколько неправильной или бобовидной формы. Это потенциальные фагоциты, перемещающиеся с кровью к различным участкам тканей.

Вторая характерная группа лейкоцитов — **гранулоциты**, или **полиморфно-ядерные лейкоциты**. Подобно моноцитам, это крупные клетки. Как следует из их второго названия, ядро здесь неправильной формы и в той или иной степени подразделено на доли. Наиболее характерна для них выраженная зернистость обильной цитоплазмы. В некоторых случаях гранулы окрашиваются кислыми красителями, в других — основными, а иногда в той или иной степени эффективны оба типа красителей. Вполне логично поэтому, что эти три типа «полиморфов» называются соответственно **ацидофилами (эозинофилами)**, **базофилами** и **гетерофилами (нейтрофилами)**. Среди гранулоцитов наиболее обильны во всех классах позвоночных (за исключением, видимо, рептилий) **нейтрофилы**. Эозинофилы нехарактерны для человека, но широко распространены среди других групп. Базофилы обычно еще малочисленнее и редко обнаруживаются у рыб.

Гранулоциты в кровяном русле имеют в целом сферическую форму, не способны к амебоидным движениям и могут покидать капилляры и возвращаться в



Рис. 322. Кроветворная ткань — костный мозг из бедренной кости млекопитающего. Хорошо заметен развитый ретикулярный каркас. Представлены две ретикулярные клетки, две разновидности зернистых лейкоцитов в процессе дифференцировки и эритробласты, из которых развиваются эритроциты. Мегакариоцит представляет собой гигантскую клетку, из которой образуются кровяные пластинки. (По Mahlow, Bloom.)

них, протискиваясь между их эндотелиальными клетками. Они проявляют тенденцию к скоплению в поврежденных, воспаленных или зараженных тканях. Нейтрофилы — активные фагоциты, т. е. «клетки-пожиратели», играющие основную роль в борьбе с бактериальной инфекцией. Эозинофилы участвуют в иммунных и аллергических реакциях.

Тромбоциты связаны с процессом свертывания крови. У млекопитающих они представлены **кровяными пластинками**. Это мелкие безъядерные диски, образующиеся путем фрагментации гигантских клеток — **мегакариоцитов** (рис. 322), присутствующих в кроветворных тканях. У большинства других позвоночных тромбоциты имеют форму **веретенообразных клеток** — мелких овальных, заостренных на концах структур с ядром в центре, которые, возможно, связаны происхождением с лейкоцитами. Когда тромбоциты покидают кровяное русло (например, из порезанного сосуда), они разрушаются, высвобождая вещества, вызывающие свертывание крови. У млекопитающих значительную часть сгустка образуют сами пластинки.

КРОВЕТВОРНЫЕ ТКАНИ

Обычно клеточная дифференцировка тканей тела происходит в основном на эмбриональных стадиях, однако пролиферация и дифференцировка клеток крови продолжают в течение всей жизни животного. Срок существования индивидуальной клетки крови невелик. Например, эритроциты млекопитающих, насколько известно, живут не более нескольких месяцев, а некоторые лейкоциты — считанные дни или даже часы. Вследствие этого животное должно на протяжении всей жизни сохранять **гемопозитические (кроветворные) ткани**, в которых

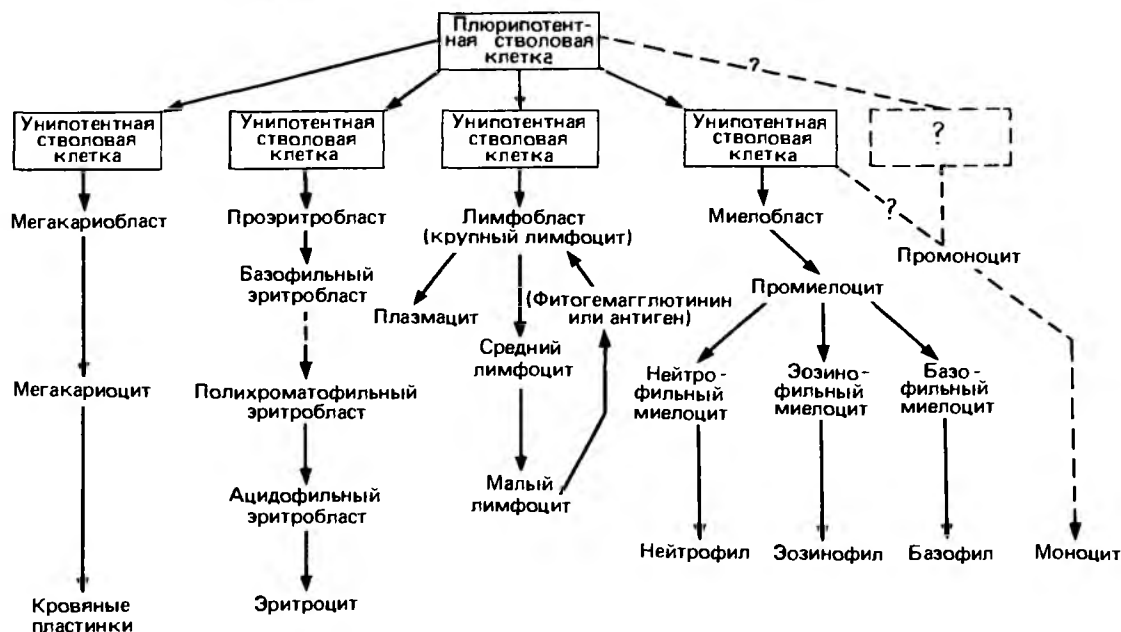


Рис. 323. Развитие различных типов клеток крови из плюрипотентных стволовых клеток. Приводимая схема, отражающая стадии, наблюдаемые в костном мозге у млекопитающих, не является окончательной (обратите внимание на знаки вопроса, расставленные вдоль предполагаемых путей дифференцировки моноцитов). Здесь мы не ставили перед собой задачу описать или дать определения всем многочисленным типам клеток, участвующим в процессе. (По W. Bloom, D. W. Fawcett, A textbook of histology, 10th ed., W. B. Saunders Co., Philadelphia, 1975.)

постоянно формируются клетки крови, а кроме того, обеспечивать изъятие отслуживших клеток.

Ученые, изучавшие кровь, посвятили большой объем исследований формированию ее клеток, но некоторые стороны этого процесса до сих пор неясны (рис. 323). Большинство других дифференцированных клеток являются компонентами тканей, занимающих определенное пространственное положение, где и протекает их развитие. Клетки крови, напротив, — подвижные элементы, и не так важно, где они формируются, лишь бы эта область сообщалась с кровеносными сосудами. Поэтому кроветворные ткани у различных позвоночных можно обнаружить в самых разнообразных местах. В сердечно-сосудистой системе в отличие от других систем органов в лучшем случае лишь незначительная часть компонентов развивается из эпителиальных листков раннего зародыша. Как кровеносные сосуды, так и клетки крови — производные мезенхимы, т. е. того же материала, что дает начало и соединительным тканям.

За исключением определенных структур, используемых на ранних эмбриональных стадиях, кроветворные ткани, где образуются и накапливаются клетки крови, имеют в целом сходную организацию (рис. 322). Все это либо расширенные участки транспортных сосудов, либо примыкающие к ним области. «Скелет» кроветворной ткани образован сетью волокон. Вдоль них располагаются ответственные за формирование этой сети ретикулярные клетки. Они относятся к системе макрофагов, т. е. фагоцитов, способных пожирать отходы или посторонние частицы типа бактерий или поврежденных клеток крови. Макрофаги

встречаются не только в кроветворных органах. Их можно обнаружить рядом с кровеносными сосудами, особенно в селезенке и печени; они присутствуют и в соединительных тканях как свободные амебоидные элементы, выполняющие «санитарные» функции.

В ячейках ретикулярного каркаса кроветворной ткани заключены скопления размножающихся и дифференцирующихся клеток крови. Первичной неспециализированной клеткой, из которой развиваются все их типы (эритроциты, лейкоциты, мегакариоциты, рис. 323), является производное зародышевой мезенхимы — **плюрипотентная стволовая клетка**, или **гемоцитобласт**, небольшого размера с относительно малым количеством прозрачной цитоплазмы.

КРОВЕТВОРНЫЕ ОБЛАСТИ У ЗАРОДЫША Формирование первых клеток крови — эритроцитов — идет параллельно развитию первых кровеносных сосудов зародыша, обеспечивающих перенос по его телу питательных веществ. У форм с мезолецитальными яйцами источником пищи служит заполненная желтком кишка, и первые сосуды и клетки крови образуются в мезенхиме нижней части живота. В случае телеolecитальных яиц они формируются в желточном мешке обычно как скопления клеток, называемые **кровяными островками** (рис. 271, А), а у млекопитающих — в хориональной части плаценты. Несколько позднее, по мере проникновения сосудов все дальше в тело, клетки крови могут локально возникать в мезенхиме различных областей и еще долго дифференцироваться из стенок кровеносных сосудов. На еще более поздних стадиях развития кроветворение становится четко локализованным, причем эмбриональные кроветворные ткани часто располагаются совсем не там, где их обнаруживают у взрослого животного. У зародышей многих форм от акул до пресмыкающихся и птиц важный центр кроветворения — почка. Ткани глоточной области (в особенности тимус) — также важный источник клеток крови у многих зародышей и молодых животных. Печень и селезенка играют роль основных кроветворных органов у зародышей млекопитающих, но теряют ее во взрослом состоянии.

ТИМУС. Тимус (thymus) имеется почти у всех позвоночных и крайне необходим в начальный период жизни. Он состоит из гроздей мягкого железистого материала, различным образом организованного в области жабер или горла. У форм с сильно развитым тимусом он подразделен на доли, в каждой из которой различимы корковое и мозговое вещество (рис. 324). Для тимуса характерны **ретикулярные клетки**, образующие сплошную сеть внутри него и дающие основной объем мозгового вещества. Корковое вещество состоит в основном из лимфоцитов. Кроме того, здесь могут встречаться и другие гистологические элементы —



Рис. 324. Небольшой участок тимуса млекопитающего с многочисленными лимфоцитами, клетками, образующими ретикулярный каркас, и специфичным для данного органа сферическим тельцем. (По Dahlgren, Kepner.)

продолговатые клетки, напоминающие мышечные волокна, сферические тельца (в мозговом веществе), скорее всего являющиеся скоплениями дегенерирующих клеток, и т. п. У миксин наличие тимуса точно не установлено, хотя клетки некоторых мышц глотки имеют определенные особенности, специфические для этого органа. Однако у всех более продвинутых позвоночных (включая миног) он всегда присутствует и обычно представлен серией парных неправильной формы скоплений мягкой ткани глубоко под поверхностью тела над каждой жаберной щелью или над некоторыми из них. У земноводных тимус лежит в глубине шеи, по бокам ее, позади глотки. У лягушек он состоит из единственной пары компактных овальных тел; их дополняет еще пара **яремых тел** — тимусоподобных лимфоидных образований, производных жаберных карманов. В двух других отрядах земноводных тимус обычно представляет собой диффузное дольчатое скопление ткани. У молодых рептилий он часто выглядит как тяжи ткани, проходящие вдоль обеих сторон шеи. У крокодилов такая картина сохраняется и во взрослом состоянии, но у других пресмыкающихся обычно формируются более компактные тела тимуса — у гаттерии, ящериц и змей — две пары; у большинства черепах — одна. У птиц, как и у родственных им крокодилов, тимус обычно имеет вид тканевого тяжа, проходящего вдоль всей длины шеи и различным образом неправильно подразделенного на лопасти. Среди млекопитающих наиболее распространено строение тимуса в виде пары структур, перемещенных из области горла назад, в передне-нижнюю часть туловища под грудину, к месту отхождения главных сосудов от сердца. Впрочем, иногда тимус остается в шейном отделе, а у некоторых млекопитающих могут присутствовать как шейные, так и туловищные тела этого органа.

Ретикулярная часть тимуса развивается из энтодермальной выстилки жаберных карманов зародыша, обычно из утолщений эпителия, формирующихся на дорсальной стороне этих карманов. Однако у разных форм вопрос о том, какие именно карманы участвуют в этом процессе, решается весьма неодинаково (рис. 269). У рыб каждый типичный жаберный карман (а у акул даже брызгальце) может производить почку тимуса. У безногих земноводных источником материала для развития тимуса служит каждый жаберный карман, у хвостатых число карманов, из которых формируется этот орган, сокращается, а у бесхвостых используется только первая постгиоидная щель. Среди пресмыкающихся также наблюдается расхождение, но обычно тимус взрослого животного развивается из двух пар карманов. У птиц он, как правило, происходит из второго и третьего постгиоидных карманов. У млекопитающих его закладка происходит на уровне второй постспиракулярной жаберной щели. Здесь почки тимуса развиваются из вентральной, а не из дорсальной части жаберных карманов. Другая необычная особенность млекопитающих состоит в том, что уже упоминавшаяся шейная часть тимуса, присутствующая у некоторых форм, развивается вовсе не из энтодермы, но в результате впячивания кожи внутрь шеи зародыша. Возможно, речь идет о новообразовании, сравнимом по структуре с истинным тимусом, но не гомологичном ему. Лимфоидные клетки тимуса развиваются (как и другие форменные элементы крови) из мезенхимы, которая мигрирует в этот орган из других кроветворных структур.

В течение жизни зародыша тимус быстро растет и у личинок и молоди позвоночных часто превращается в массивную структуру глоточной области.

Однако ко времени достижения половой зрелости он прекращает рост и часто уменьшается по относительным, а часто и по абсолютным размерам. Его ткани обнаруживают тенденцию к дегенерации, и у многих взрослых млекопитающих тимус полностью исчезает. Его функция состоит в интенсивном продуцировании лимфоцитов в ходе зародышевого развития и на начальных этапах постэмбриональной жизни животного. На более взрослых стадиях лимфоциты пролиферируют в селезенке, костном мозге и (у млекопитающих) в лимфатических узлах. Тимус во всех случаях важен для становления иммунных реакций развивающегося организма, которые, как уже отмечалось, связаны с деятельностью лимфоцитов.

КРОВЕТВОРНЫЕ ТКАНИ ВЗРОСЛОГО ЖИВОТНОГО. У взрослых позвоночных в зависимости от таксономической группы производить клетки крови могут самые разнообразные органы. У рыб значительная часть периода созревания эритроцитов проходит в кровеносных сосудах. Селезенка — важный кроветворный орган всех позвоночных, за исключением птиц и млекопитающих. У миног, пластиножаберных, многих костистых рыб и земноводных существенным источником клеток крови на протяжении всей жизни остается почка. У хрящевых рыб лейкоциты формируются в гонадах. У костистых рыб, земноводных и черепах гемопоэтические ткани имеются в печени, причем у хвостатых амфибий она дает значительную долю лейкоцитов. У осетров и веслоносов кроветворная ткань окружает сердце. Массы лимфоидной ткани присутствуют в стенках кишечника (сохранение эмбрионального состояния), и у многих взрослых позвоночных кроветворение идет в области глотки. У земноводных и многих млекопитающих скопления лимфоидной ткани в стенках ротовой полости и глотки известны как миндалины (нёбные, язычные и глоточные). Лимфатическими узлами являются и пейеровы бляшки в стенках тонкой кишки, а у некоторых форм (например, у человека) в значительной части стенок аппендикса. Крупное скопление образующей лимфоциты ткани находится в пищеводе у акул. Сходные пищеводные «миндалины» присутствуют наряду с тимусом и у некоторых амниот.

У высших позвоночных важный центр кроветворения — костный мозг. Появление пустот в крупных костях, вероятно, исходно было адаптацией, повышающей эффективность использования костной ткани и снижающей вес тела. Вместе с тем освободившееся пространство оказалось пригодно для новых целей: полости стали использоваться для размещения запасов жира и кроветворных тканей. Часть гемопоэза проходит здесь у лягушек (особенно у самцов в период размножения) и у ящериц. Эта область — очень важный источник клеток крови у всех птиц и млекопитающих. У рептилий и птиц костный мозг дает все типы клеток крови, однако у млекопитающих, хотя здесь и формируется некоторая часть лимфоцитов, в основном их пролиферация идет все же в лимфатических узлах, а костный мозг продуцирует главным образом эритроциты, гранулоциты и моноциты.

ФАБРИЦИЕВА СУМКА. Другой лимфоидный орган, во многих отношениях подобный тимусу, это фабрициева сумка (*bursa Fabricii*) птиц (рис. 299), развивающаяся в виде дорсального кармана клоаки. Ее судьба, т. е. ранняя закладка в концевой области кишки, быстрый рост, продуцирование лимфоцитов у зародыша, редукция или исчезновение в зрелом возрасте, близка к онтогенезу тимуса. Гистологически лимфоидная ткань фабрициевой сумки похожа на ткань тимуса,

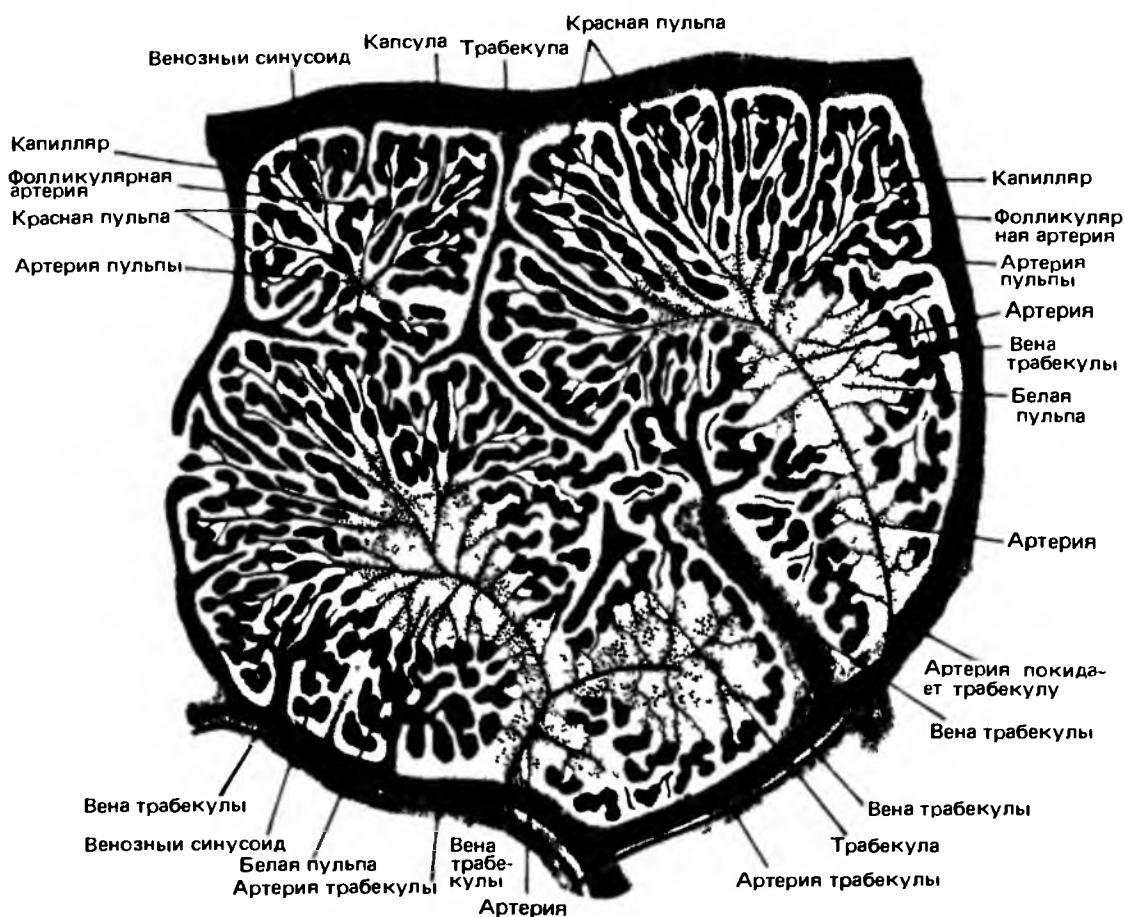


Рис 325 Схема участка селезенки млекопитающего Синусоиды (венозные полости) обозначены черным, белая пульпа — точками, соединительнотканная капсула и трабекулы — серым цветом, участки, соответствующие красной пульпе, оставлены белыми Скопления белой пульпы вокруг фолликулярных артерий заштрихованы (По W Bloom, D W Fawcett, A textbook of histology, 10th ed, W B Saunders Co, Philadelphia, 1975)

но в ней еще сохраняется более или менее нормальный слизистый эпителий. Возможно, он служит источником лимфоцитов, но (как всегда) вопрос об их происхождении остается открытым. У птиц лимфоциты фабрициевой сумки отличаются от лимфоцитов тимуса по своим функциям в иммунной системе Интересно, что у млекопитающих хотя и нет фабрициевой сумки, все же присутствуют лимфоциты образуемого ею типа, источник которых неизвестен.

СЕЛЕЗЕНКА (рис. 325). Среди кроветворных тканей взрослых животных только селезенка (lien s. splen) и лимфатические узлы, характерные для млекопитающих, приобретают статус отдельных органов. Селезенка — это крупнейшее в теле позвоночного скопление ретикулярной ткани и важная область продуцирования, накопления и разрушения клеток крови. Она также участвует в защите от заболеваний. У большинства позвоночных это красноватое тело, расположенное рядом с желудком в дорсальной брыжейке и окруженное соединительнотканной капсулой. Соединительная ткань проникает и внутрь, образуя мощную ретикулярную сеть, ячейки которой содержат два типа ткани: белую и красную пульпу. Первая, как нетрудно догадаться, содержит скопления лимфоцитов.

Красная пульпа состоит из плотных масс всех форменных элементов крови, включая, конечно, значительную долю эритроцитов. У рыб и некоторых земноводных пульпа преимущественно красная, но у высших четвероногих обычна также и белая. Кровь поступает в селезенку через артерию и отводится веной, а лимфатические сосуды здесь развиваются редко. Внутреннее кровообращение селезенки заметно усложнено, причем большая часть крови проходит здесь через своеобразную «незамкнутую» кровеносную систему. Белая пульпа сконцентрирована около концевых артериол, красная — располагается вблизи от выходов вен.

Селезенка всегда служит важным центром воспроизведения клеток крови. У зародышей всех позвоночных здесь формируются эритроциты и гранулоциты; эта функция сохраняется и у взрослых животных всех групп, за исключением млекопитающих. В последнем классе развитие эритроцитов происходит в костном мозге, и гемопоэз в селезенке взрослых особей, по-видимому, ограничен продуцированием лимфоцитов. Здесь же хранится большой объем эритроцитов и идет разрушение этих клеток с участием многочисленных макрофагов. Макрофаги селезенки играют, кроме того, важную роль в уничтожении болезнетворных агентов в проходящей через этот орган крови. В этом отношении он напоминает сильно разросшийся лимфатический узел.

Селезенка появилась на ранних этапах эволюции позвоночных: она имеется у большинства рыб и всех четвероногих. Похоже, филогенетически она связана с первичной областью кроветворения зародыша, поскольку ее развитие сопряжено с эмбриогенезом кишечной трубки. У круглоротых и двоякодышащих рыб оформленная селезенка отсутствует. В первой группе она представлена слоем ретикулярной кроветворной ткани, окружающей большую часть кишки, а во второй — несколько более компактной массой ткани, все еще лежащей под наружной выстилкой кишки. У остальных рыб — как хрящевых, так и лучеперых — эта ткань обособляется, образуя настоящую селезенку. Ее форма изменчива: похоже, что она легко меняет свои очертания в зависимости от строения соседних органов. Первична, по-видимому, селезенка продолговатой формы, тянущаяся вдоль большей части кишки. В таком виде она сохраняется у большинства рыб, хвостатых амфибий и рептилий. Однако у некоторых рыб и хвостатых земноводных, бесхвостых земноводных, некоторых пресмыкающихся, многих птиц и у всех млекопитающих выше уровня однопроходных ее строение более компактно.

У многих млекопитающих между артериолами и венами встречаются мелкие красные образования, называемые гемальными узлами. Каждый из них по строению — как бы селезенка в миниатюре. Не исключено, что они выполняют сходные функции.

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ УЗЛЫ (рис. 326). В большинстве своем лимфатические узлы (*nodus lymphaticus*) — это специализированные структуры, характерные для млекопитающих. Хотя они имеются у всех позвоночных, лишь на уровне этого класса с ними связаны значительные скопления гемопоэтических тканей. Правда, у некоторых бесхвостых земноводных, крокодилов и ряда водных птиц можно наблюдать небольшое число узлоподобных лимфатических разрастаний, но у млекопитающих лимфатические узлы многочисленны и разнообразны и находятся как в подкожных тканях, так и в глубине тела.

Эти узлы представляют собой округлые инкапсулированные скопления рети-

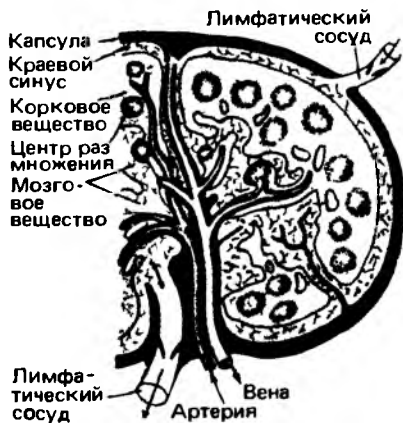


Рис. 326. Схема строения лимфатического узла. Наряду с лимфатическими сосудами узел снабжен небольшими артерией и веной. (По Portmann, Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere, Benno Schwabe & Co.)

кулярной ткани, по строению сопоставимые с небольшой селезенкой, но резко отличающиеся от нее тем, что расположены по ходу не кровеносных, а лимфатических сосудов. Их клеточное содержимое практически полностью соответствует различного размера лимфоцитам. У млекопитающих это специализированная область их продуцирования, тогда как у менее высокоорганизованных взрослых позвоночных лимфоциты развиваются в тех же органах, где и другие типы клеток крови. В ретикулярной части узлов макрофаги уничтожают бактерии и другие чужеродные материалы, проникшие в организм и попавшие в лимфатическую систему, а также продукты распада. При обилии этих агентов может происходить увеличение узла. У некоторых форм, в том числе у кошки, лимфатические узлы брюшной полости сливаются в крупное тело, часто называемое азеллиевой поджелудочной железой.

СОСУДЫ

Сосуды кровеносной системы, как и клетки крови, развиваются из эмбриональной мезенхимы. Как только в теле раннего зародыша обозначаются потоки питающих жидкостей, прилежащие мезенхимные клетки собираются около таких потоков и окружают их, образуя тонкую сплошную стенку. Так идет раннее развитие всех основных кровеносных сосудов. На более поздних стадиях клетки, выстилающие установившееся кровяное русло, образуют наружные разрастания, превращающиеся в мелкие кровеносные сосуды. В течение всей жизни животного в соответствии с изменениями в тканях тела таким способом часто возникают новые сосуды. После ранения или повреждения разрывы сосудов зарастают, и кровообращение восстанавливается. Рост ткани или органа сопровождается появлением дополнительных сосудов.

Внутренняя выстилка сосудов образована эндотелием — особым типом эпителия, который развивается *de novo* и не происходит из каких-либо первичных эпителиев зародыша. Он состоит из одного слоя тонких листовидных клеток, соединяющихся друг с другом краями. Морфологические особенности в виде отверстий и пор здесь отсутствуют, и даже промежутки, наблюдаемые между клетками на ультраструктурном уровне, обычно закрыты тончайшей мембраной. В отличие от картины, характерной для многих беспозвоночных, у позвоночных в норме циркулирующая жидкость нигде не соприкасается с тканевой жидкостью

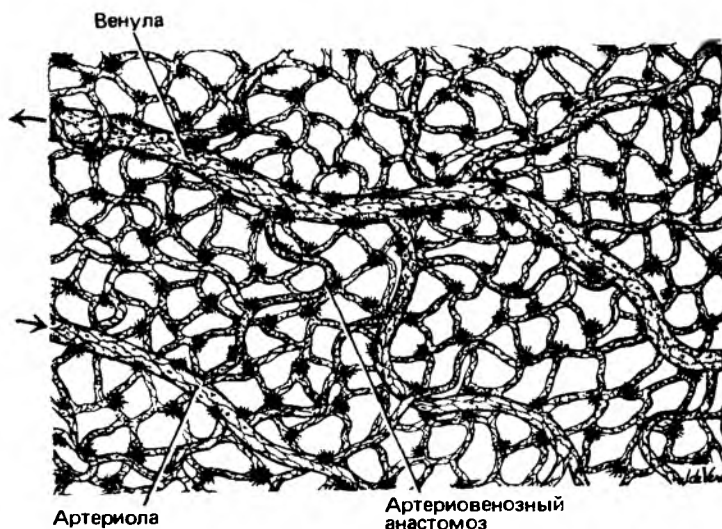


Рис. 327. Участок капиллярной сети в плавательной перепонке стопы лягушки, включающий артериолу, венулу, капилляры и артериовенозный анастомоз. (По Young, *The life of mammals*, Oxford University Press.)

и клетками, лежащими вне сосудов, хотя большая часть составляющих плазмы может свободно проникать через эндотелиальную мембрану.

Сосуды кровеносной системы включают 1) сердце; 2) артерии (несущие кровь от сердца тканям тела); 3) капилляры и аналогичные структуры (обычно — мелкие сосуды, соединяющие артерии с венами); 4) вены (возвращающие кровь в сердце); 5) дополнительные лимфатические сосуды (сосуды, способствующие оттоку жидкости от тканей).

КАПИЛЛЯРЫ (рис. 327, 330). Эти мельчайшие сосуды, как правило, имеют диаметр, достаточный лишь для прохождения одного эритроцита. В относительно малоактивной ткани они могут сжиматься и пропускать малое количество крови, а то и вовсе закрываться. Строение капилляров простое. Они берут начало от артериол или вен (в воротных системах) и, извиваясь, проходят между клетками большинства тканей тела таким образом, что любая из них оказывается в близости от какого-либо капилляра. Степень васкуляризации ткани капиллярами обычно пропорциональна метаболической активности этой ткани. Из дистальных отделов капилляров кровь продолжает свое течение по более крупным сосудам (чаще всего по венам). В большинстве случаев стенки капилляров состоят просто из тонкого сплошного слоя эндотелиальных клеток, которые иногда дополняются соединительнотканными, другими мезенхимоподобными клетками или даже волокнами гладкой мускулатуры.

Капилляры — слишком мелкий объект для обычного препарирования, поэтому они часто выпадают из поля зрения макроанатомов. В то же время нельзя забывать, что с функциональной точки зрения это важнейшая часть сердечно-сосудистой системы. Здесь кровь совершает свою «работу», тогда как другие отделы она проходит транзитом. В целом эндотелий образует преграду для клеток и крупных молекул, но белые кровяные тельца могут протискиваться наружу между его клетками. Мелкие молекулы и ионы свободно проходят через эндотелий, поэтому через стенки капилляров идет активная диффузия веществ.

В типичном случае в своей проксимальной части капилляр отдает наружу кислород и питательные соединения, а в дистальной — получает конечные продукты обмена и двуокись углерода из тканей. Такая жизненно необходимая смена направления диффузии обеспечивается изменением баланса физического и осмотического давлений крови в процессе ее прохождения по капиллярам. Благодаря присутствию в ней специфических белков возникает тенденция к перемещению веществ из тканевой жидкости в кровяное русло. Однако в проксимальной части капилляра гидростатическое давление, создаваемое сердечным насосом, более чем уравнивает эту тенденцию. В дистальной части гидростатическое давление снижено из-за трения жидкости о стенки капилляров, и осмотическое давление начинает перевешивать физическое.

В тканях тела капиллярные сети обычно соединяют артериальные сосуды с венозными. В то же время разветвление на капилляры и обратное слияние последних в более крупные сосуды может местами происходить и по ходу артерий или вен. У позвоночных, имеющих жабры, артерии прерываются капиллярной системой в жабрах для насыщения крови кислородом¹. Возвращающаяся от тканей венозная кровь может также проходить через капилляры воротной системы. У всех позвоночных кровь от кишечника проходит через воротную систему вен в капилляры печени, а у большинства форм (за исключением высших и низших) часть венозной крови, возвращающейся из задней части тела, направляется через воротную систему в капилляры почек. Воротные системы меньшего размера, но также важные функционально, встречаются и в других органах, например в гипофизе.

Несмотря на то что основной тип артериовенозных соединений составляют капилляры, существуют и другие их типы. Микроскопические исследования иногда показывают существование между мелкими артериями и венами прямых соединений более крупного калибра — анастомозов, которые способны регулировать поток крови через капилляры данного органа. В некоторых случаях диффузия веществ между тканями и кровью осуществляется в небольших тонкостенных емкостях неправильной формы, называемых синусоидами. Они представляют собой расширенные, часто уплощенные капилляры и встречаются в печени, селезенке и других органах. В селезенке они могут иметь неполные стенки, делая соответствующий участок кровеносной системы «незамкнутым». Иногда в связи с особыми функциями органа кровеносный сосуд подразделяется на тончайшие веточки, образующие сложное сплетение, удачно называемое «чудесной сетью» (*rete mirabile*). Примером может служить почечный клубочек. Сходные образования обнаружены также в красном теле плавательного пузыря костистых рыб и в лицевой (терморцепторной) ямке ямколовых змей. Особая разновидность такой сети иногда присутствует в дистальном отделе конечности, особенно у длинноногих птиц, обитающих на мелководье, и в лапах водных млекопитающих. Лабиринт тончайших артериальных веточек может окружать здесь возвращающие кровь вены. Похоже, что такие структуры способствуют сохранению тепла ценой озябших конечностей.

¹ Зрительно мы привыкли воспринимать артериальную кровь как насыщенную кислородом, то есть ярко-красную, но у рыб кровь в артериях между сердцем и жабрами, конечно же, темная, венозного типа. У четвероногих артерии и вены легких также наполнены вопреки своим названиям темным и ярким типами крови соответственно.

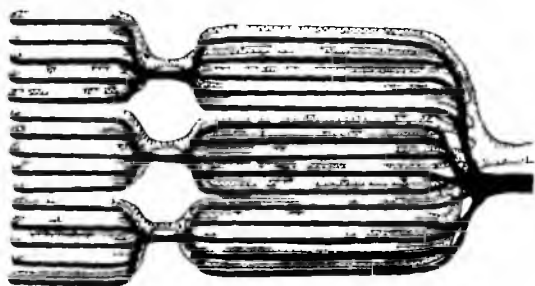


Рис. 328. Схема чудесной сети в красном теле плавательного пузыря угря. Параллельные артериальные (обозначены серым) и венозные (обозначены черным) сосуды образуют противоточную умножающую систему, обеспечивающую в данном случае подачу газа в плавательный пузырь под большим давлением, чем то, которое существует в кровеносной системе. (По Giersberg, Rietschel.)

От артерий оно передается венам и коротким путем возвращается в тело. Эти и многие другие сети могут состоять из многочисленных параллельно идущих сосудов и служить для концентрирования веществ или сохранения тепла по принципу «противоточной умножающей системы» (рис. 328). В хвостах многих млекопитающих (например, у кошки, собаки, крысы) находятся небольшие структуры, хвостовые клубочки, включающие чудесные сети. У человека сохраняется одно из таких образований — копчиковый клубочек. Они могут представлять собой просто массу перепутанных сосудов, и, по-видимому, не используются в качестве противоточных умножающих систем. К этой же категории сосудистых сплетений относятся образованные крупными сосудами целомические сети многих водных млекопитающих¹.

АРТЕРИИ И ВЕНЫ (рис. 329). Поверх обязательно присутствующего эндотелия в состав стенок всех сосудов — не только крупных (артерий и вен), но и мелких ответвлений (артериол и венул), а также, по-видимому, главных лимфатических сосудов — входят и другие компоненты. К ним относятся соединительнотканые, эластические (эластиновые) и гладкие мышечные волокна в различных сочетаниях и соотношениях. Наблюдаются также нервные волокна, обслуживающие гладкую мускулатуру, а стенки крупных артерий и вен питают специальные мелкие кровеносные сосуды.

Принято считать, что стенки кровеносного сосуда состоят из трех слоев — внутренней (*tunica intima*), средней (*tunica media*) и наружной (*tunica externa* s. *adventitia*) оболочек. У простейших типов мелких артерий и вен первая может состоять исключительно из эндотелия, вторая — из немногочисленных мышечных волокон (в самых мелких венах последние отсутствуют), а последняя — из небольшого количества соединительной ткани. Однако у толстых оболочек крупных сосудов сложное и разнообразное строение.

В типичной крупной артерии эндотелий внутренней оболочки подстилается тонким слоем волокнистой соединительной ткани, поверх которого сосуд окружен внутренней эластической мембраной (*membrana elastica interna*). Средняя оболочка представляет собой преимущественно мускульный слой, хотя содержит

¹ Такие сети встречаются не у всех водных млекопитающих, но в то же время известны у ленивцев и некоторых приматов, поэтому трудно представить себе их функциональное значение

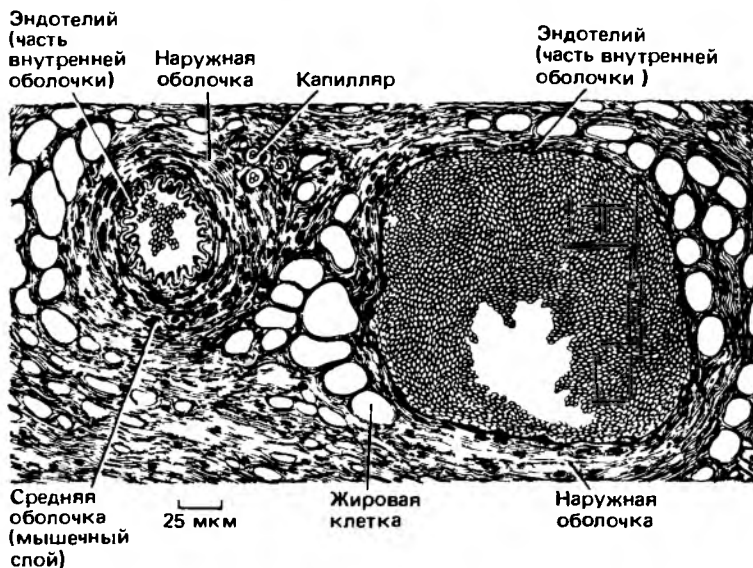


Рис. 329. Поперечный срез через небольшую артерию и сопровождающую ее вену. Отчетливо видны различия в диаметре и толщине стенок. (Из Young, по Maximow, Bloom.)

и немного соединительной ткани; гладкие мышечные волокна иногда встречаются и в двух других оболочках. В случаях сильного развития и продольные, и поперечные мышечные волокна могут располагаться отдельными слоями. Средняя оболочка часто одета **наружной эластической мембраной** (*membrana elastica externa*). Поверх всех названных компонентов находится наружная оболочка из соединительной ткани, часто довольно рыхлой, которая прикрепляет сосуд к соседним структурам.

Строение вен приблизительно такое же, но более простое. В целом здесь гораздо ниже отношение мышечных волокон и эластической ткани к соединительной. Четкие различия между артериями и венами определяются главным образом тем, что в первых кровь находится под большим давлением. Чтобы противостоять ему, стенки у артерий толще, чем у вен, и сложнее устроены. По той же причине просвет артерии гораздо уже, чем у вены сопоставимой значимости, что связано с большей скоростью потока крови в артериях (так, например, для одинакового числа автомобилей при движении по скоростной магистрали требуется меньше рядов, чем при движении по городской улице, где скорости ниже). Часто на микроскопических срезах можно видеть пары лежащих рядом сосудов-близнецов (см. рис. 329); с помощью перечисленных критериев в этих случаях легко отличить артерию от вены. Диаметр артерии на всем ее протяжении остается постоянным и уменьшается только при ее разветвлении. Вена, особенно у акул и круглоротых, может иметь расширение в виде объемистого мешка, или **синуса**. С различиями в давлении и скорости кровяного потока связано и то обстоятельство, что в артериальной системе относительно мало индивидуальных различий, тогда как вены чрезвычайно изменчивы. Так и быстрый горный ручей обычно несется по прямому постоянному руслу, а медленная река меандрирует, разветвляется на рукава и сливается вновь, образуя острова. Вена зародыша часто выглядит сетью изменчивых каналов (см. рис. 357), причем нельзя заранее сказать, какие из них станут ди-

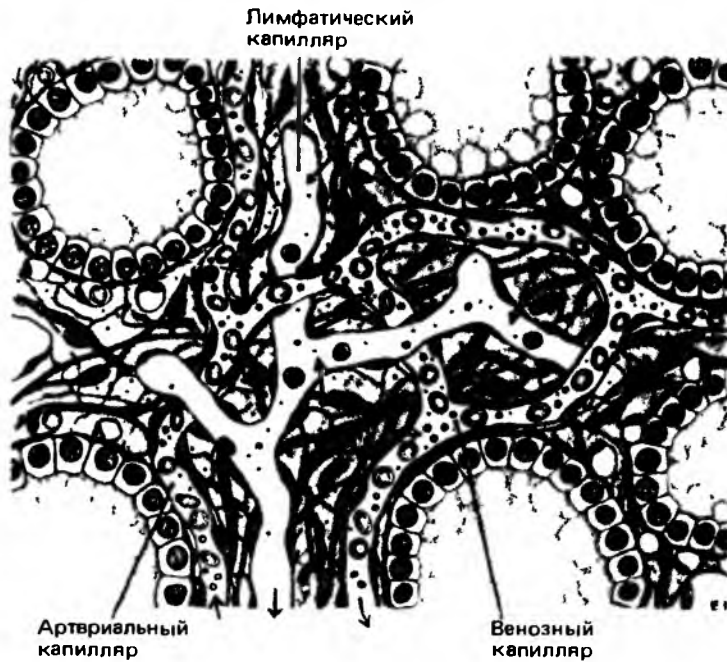


Рис. 330. Схема, иллюстрирующая взаимоотношения между кровеносными и лимфатическими капиллярами в щитовидной железе млекопитающего. Стрелками показаны направления диффузии. (Из Kampmeier.)

финитивной веной; это приводит к большому числу индивидуальных различий в строении. В конечностях артерии расположены глубоко, тогда как часть вен занимает поверхностное положение.

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ СОСУДЫ. Лимфатическая система хорошо развита у большинства позвоночных и служит для оттока жидкости (лимфа может содержать лейкоциты, но не эритроциты) от тканей к сердцу, т. е. по функции аналогична венозной системе и состоит из сосудов, сопоставимых с капиллярами и венами. Однако диаметр ее капилляров больше, а их форма не такая правильная, как у кровеносных (рис. 330). Разумеется, они никак не соединены с артериями, а берут начало в тканях, куда проникают их слепые веточки. Стенки крупных лимфатических сосудов, по которым лимфа медленно течет по направлению к сердцу, еще тоньше, чем у вен, и они могут расширяться, образуя тонкостенные резервуары — лимфатические цистерны.

КЛАПАНЫ И СФИНКТЕРЫ Расширение и сужение кровеносных сосудов обеспечивается мышечной и эластической тканями в составе их стенок. Более активная регуляция потоков крови и лимфы часто осуществляется благодаря развитию сфинктеров и клапанов. В узко локализованной области небольших артерий и вен могут сильно развиваться кольцевые мышечные волокна, образующие сфинктер, способный перекрыть поток крови. Обратному течению крови или лимфы по сосуду иногда препятствует наличие внутри него клапанов. Последние представляют собой складки эндотелия и соединительной ткани с карманообразными впячиваниями сзади. Обратный ток жидкости наполняет этот карман, отгибая складку клапана в просвет сосуда. Обычно двух таких клапанов достаточно для перекрытия сосуда, однако иногда их бывает три

или четыре. Они обычны в венах у четвероногих (но не у рыб), в лимфатических сосудах птиц и млекопитающих (и в лимфатических сердцах низших позвоночных) и, конечно же, сильно развиты в сердце. В артериях клапаны почти никогда не обнаруживаются, поскольку здесь направление перемещения крови однозначно определяется высоким давлением, создаваемым сердцем.

АРТЕРИАЛЬНАЯ СИСТЕМА

СИСТЕМА АРТЕРИАЛЬНЫХ ДУГ У РЫБ (рис. 332, 335). У примитивных, дышащих жабрами позвоночных (а также у ланцетника) вся кровь от области сердца направляется вперед по брюшной аорте (*aorta ventralis*) (рис. 331). Этот раздвоенный спереди срединный ствол, лежащий в дне глотки, отдает серию парных сосудов, которые, дугообразно загибаясь кверху по обе стороны от нее, проходят между последовательными жаберными щелями. В мембранах жабер каждая типичная **артериальная жаберная дуга**¹ подразделяется на капилляры, где кровь насыщается кислородом. Дорсально капилляры вновь объединяются в артерии, направляющиеся к различным тканям головы и туловища. У четвероногих жабры утрачиваются, но артериальные жаберные дуги наблюдаются у каждого зародыша. Их филогенетические преобразования представляют собой одно из самых интересных направлений морфологической эволюции позвоночных.

На схеме примитивного позвоночного (рис. 335, А) эти дуги можно изобразить следующим образом: вперед от сердца отходит **брюшная аорта** (*aorta ventralis*); от нее парные сосуды поднимаются вверх по бокам тела спереди от каждой жаберной щели или жаберного кармана; пройдя через жабры, кровь

¹ Выше уже обсуждалось тройственное употребление термина дуга для жаберной области. В этой главе всюду подразумеваются артериальные дуги.

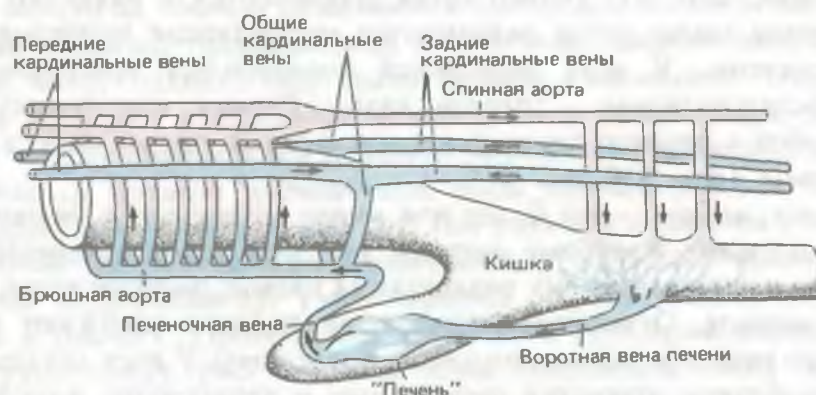


Рис. 331. Схема основных кровеносных сосудов ланцетника. Если пренебречь отсутствием сердца на заднем конце брюшной аорты, то данная система хорошо сопоставима с системой позвоночных животных. Из многочисленных артериальных жаберных дуг показаны лишь несколько. Парные сегментарные сосуды, обслуживающие стенку тела, не изображены. Сосуды окрашены так, как если бы насыщение крови кислородом происходило исключительно в жабрах; в действительности оно в значительной мере осуществляется через кожу, но жабры все же играют ведущую роль. Толщина жаберных сосудов на цветной схеме увеличена, чтобы облегчить сопоставление этого рисунка с двумя последующими.

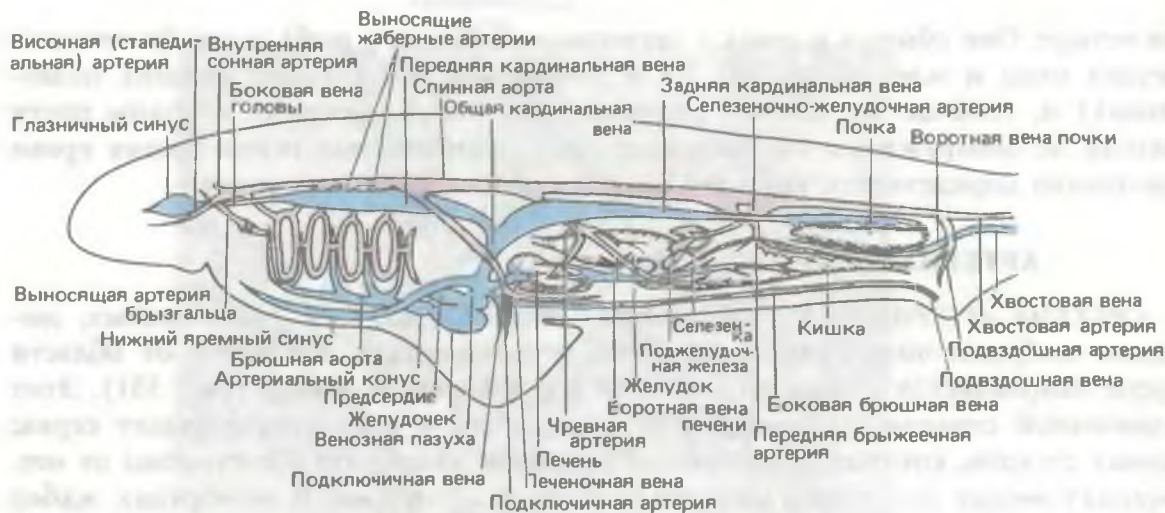


Рис. 332. Схема основных кровеносных сосудов акулы (вид сбоку). Здесь (как и на рис. 333) воротная вена почки изображена ради ясности снизу от почки, а не сверху, как это имеет место в действительности.

попадает в следующий крупный сосуд — **спинную аорту** (*aorta dorsalis*). Сзади эта аорта представляет собой единый срединный сосуд, а спереди разделяется на два сосуда, лежащие по бокам головы. Число артериальных жаберных дуг у предков позвоночных было, вероятно, велико и изменчиво. Их очень много у ланцетника и до 15 у миксин. Однако у большинства ныне живущих челюстно-ротых присутствуют только пять нормально развитых жаберных щелей и брызгальце, т. е. потенциально им требуются шесть пар артериальных дуг, обычно обозначаемых римскими цифрами¹. Вначале у зародыша позвоночного эти дуги представлены обычными сосудами, напрямую соединяющими брюшную аорту со спинной (рис. 336, А). Только когда прорываются и начинают функционировать жаберные щели, здесь развиваются нарушающие непрерывность дуг капиллярные системы. У всех зародышей позвоночных артериальные дуги развиваются последовательно — спереди назад. Первая, или челюстная, дуга представляет собой у раннего зародыша единственный проток между брюшной и спинной аортами (рис. 339, А).

У круглоротых жабры — это более или менее сферические мешкоподобные структуры. Приносящие жаберные артерии (*aa. branchiales advehentes*) восходят между этими мешками, где они разделяются надвое, подводя кровь к половинам соседних мешков. Отдельные приносящие артерии снабжают переднюю половину первого мешка и заднюю половину последнего. У всех остальных ныне живущих рыб жаберные отверстия щелевидные, и приносящие жаберные артерии обычно восходят между соседними щелями (рис. 336). У акул и двоякодышащих приносящий сосуд на протяжении всей жабры остается единым, и капилляры ответвляются непосредственно от него. Выносящие артерии (*aa. branchiales revehentes*) каждой жабры парные и лежат спереди и сзади от нее. Над верхним краем щели пара их сливается, образуя единую выносящую ар-

¹ У трех редких видов акул имеются одна или две дополнительные жаберные щели и, следовательно, дополнительные артериальные дуги.

терию. У лучеперых строение этих сосудов иное: как выносящие, так и приносящие сосуды едины на всем своем протяжении.

Позвоночные упорно отказываются подлаживаться под предлагаемую человеком универсальную схему, и в строении артериальных жаберных дуг (как и в строении других структур) следует отметить отклонения от «идеального» плана. Приносящие и выносящие жаберные артерии изображаются на схемах входящими в жаберную область и покидающими ее в непосредственной близости от жаберных скелетных элементов. Обычно так и бывает, но у взрослых акул (рис. 335, Б) в типичных случаях каждая выносящая жаберная артерия располагается против щели, а не против жаберной перегородки, а у круглоротых такое положение характерно не только для выносящих, но и для приносящих сосудов. Опять-таки, выносящие сосуды в ряду артериальных жаберных дуг в теории дискретны, но на самом деле у многих форм, в том числе у всех хрящевых и многих лучеперых рыб, выносящие артерии последовательных дуг с обеих сторон могут соединяться между собой. Такие соединения чаще всего встречаются в дорсальной области, но могут давать петли и вентральнее жаберных щелей. Развитие некоторых из этих соединений иногда приводит к внешней ресегментации выносящих артерий у пластиножаберных. У всех рыб обычно присутствует гипобранхиальная артерия (*a. hypobranchialis*), не показанная на рисунке, которая развивается как производное выносящей системы и идет назад вдоль глотки, снабжая сердце оксигенированной кровью. Как правило, она берет начало от четвертой дуги. Кроме того, у рыб от выносящих сосудов отходит артерия, направляющаяся вниз и вперед к области нижней челюсти. Это — **наружная сонная артерия** (*arteria carotis externa*). В эмбриогенезе она образуется из переднего конца брюшной аорты, а в ходе дальнейшего развития устанавливает связь с выносящей частью системы, что необходимо для снабжения нижней челюсти кислородом.

У круглоротых все артериальные жаберные дуги развиты одинаково. У рыб на стадии зародыша обычно развиваются шесть дуг, но лишь последние четыре из них, как правило, превращаются в типичные дифинитивные структуры, а первые две могут подвергаться значительным изменениям. Первая — **челюстная** — дуга проходит у зародыша между ртом и брызгальцем, вторая — **подъязычная** — между брызгальцем и первой нормальной жаберной щелью.

Возможно, у предков позвоночных была хорошо развита I артериальная жаберная дуга, восходящая позади рта. Но, хотя она и имеется у зародыша, в типичном случае ее невозможно обнаружить у взрослых ныне живущих челюстноротых (нумерация дуг у круглоротых спорна, поэтому здесь мы не принимаем их в расчет). Приносящая часть этой дуги практически всегда исчезает. У примитивных рыб передний край брызгальца несет жаброподобную структуру, которая теоретически должна обеспечиваться I дугой. Но у взрослых форм она снабжается кровью из выносящей артерии второй дуги или из ответвления спинной аорты. Таким образом, поступающая в переднюю полужабру брызгальца кровь уже оксигенирована, поэтому здесь говорят не об истинной, а о ложной жабре, или псевдобранхии (см. т. 2, с. 44). Выносящая часть I дуги сохраняется у хрящевых и некоторых костных рыб. Она идет от ложной жаберы к глазничной области, входит в черепную коробку, где соединяется с артериями, лежащими под мозгом, и частично снабжает глаз кровью (рис. 332; 335, Б).

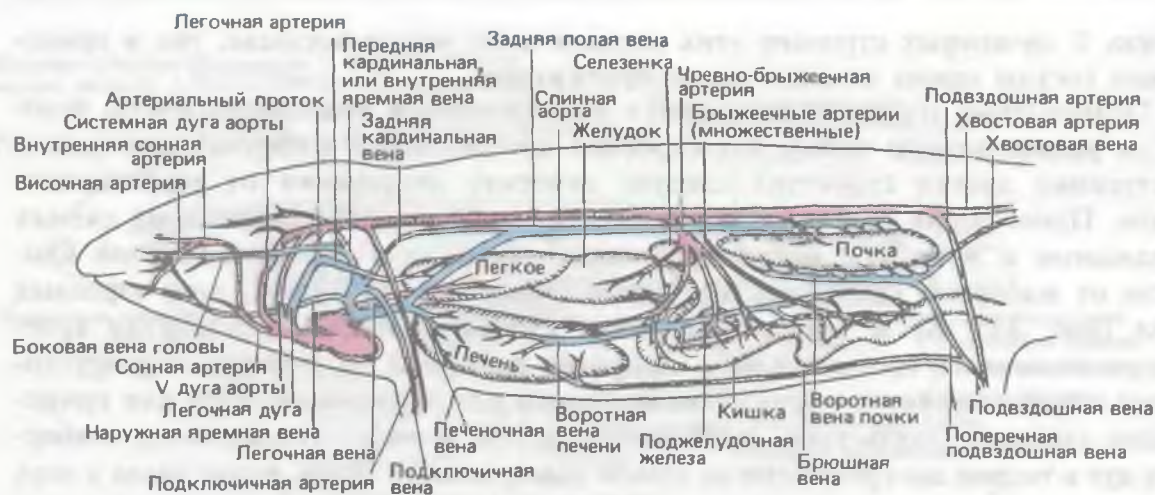


Рис. 333. Схема основных кровеносных сосудов хвостатой амфибии (вид сбоку).

Вторая артериальная жаберная дуга до некоторой степени изменчива, но в целом устойчивее первой. Она имеет строение, типичное для хрящевых рыб, и встречается у некоторых костных рыб. В то же время большинством лучеперых, как и двоякодышащей рыбой *Neoceratodus*, она утрачена.

У рыб III—VI дуги, как уже говорилось, обычно развиты нормально и полно. Интересное исключение представляет двоякодышащая рыба *Protopterus*. Здесь III и IV дуги проходят через жаберную область, не образуя капилляров. Это связано с редукцией жабер и наличием развитого легкого; пример преобразований, отчасти параллельных, наблюдаем мы у родственных двоякодышащим амфибий. Число функциональных жабер также сокращается у некоторых костистых рыб.

Появление легкого у ряда костных рыб не приводит у большинства таких форм к каким-либо значительным изменениям в жаберной системе кровообращения. Легкое у многопера (*Polypterus*) и двоякодышащих (рис. 335, B) снабжается артерией, отходящей от выносящей части шестой артериальной жаберной дуги или от спинной аорты позади этой дуги. Следовательно, кровь попадает в легкое, уже насытившись кислородом в жаберных капиллярах.

АРТЕРИАЛЬНЫЕ ЖАБЕРНЫЕ ДУГИ У ЗЕМНОВОДНЫХ (рис. 333; 335, Д; 337, А). У земноводных в этой системе наблюдаются отчетливые изменения, затрагивающие даже личиночные стадии. I и II дуги исчезают на ранних стадиях развития, хотя и может сохраняться артерия языка (т. е. наружная сонная артерия), проходящая вентрально к нижней челюсти. Остальные четыре дуги бывают представлены у взрослых хвостатых земноводных непрерывными сосудами, что связано с утратой внутренних жабер (наружные жаберы личинок снабжаются дополнительными капиллярными петлями). У лягушек сильное развитие особых жабер приводит на стадии личинки к нарушению непрерывности дуг, однако в ходе метаморфоза она по большей части восстанавливается. У взрослых земноводных обычно присутствует система цельных трубчатых артериальных дуг, всегда включающая третью, четвертую и шестую их пары¹. Пятая

¹ *Necturus*, или американский протей, составляет исключение. У него отсутствует вентральная часть шестой дуги, и легкие снабжаются кровью из ее дорсальной части.

дуга часто сохраняется у хвостатых амфибий, но отсутствует у лягушек и у всех взрослых амниот. У рыб дорсальные концы всех этих дуг соединяются с непрерывной спинной аортой. Однако уже у земноводных такая картина изменяется. Даже у рыб кровь, проходящая через третью дугу, в основном направляется вперед к голове, а не назад — в основной поток спинной аорты; у четвероногих единственной функцией этой дуги становится обеспечение кровью головы. В соответствии с этим участок спинной аорты между III и IV дугами у взрослых тетрапод обычно исчезает, т. е. головной и туловищный отрезки первичной спинной аорты полностью разделяются. Однако этот участок аорты, известный под названием **сонного протока** (*ductus caroticus*), сохраняется во взрослом состоянии у безногих и некоторых хвостатых земноводных и даже у различных пресмыкающихся. Третья дуга и связанная с нею передняя часть спинной аорты представляют собой **внутреннюю сонную артерию** (*arteria carotis interna*), а участок брюшной аорты, впадающий в этот сосуд, становится **общей сонной артерией** (*a. carotis communis*, см. рис. 340).

Четвертая дуга у низших четвероногих всегда представлена крупным билатерально развитым сосудом. Он называется **дугой аорты** или **системной дугой**, поскольку это основной канал, несущий кровь из сердца в тело. Пятая дуга проявляет у тетрапод тенденцию к исчезновению. Как отмечалось выше, она иногда сохраняется у хвостатых земноводных, но во всех других группах может встречаться только на эмбриональных стадиях. Даже у зародыша она обычно мала и недолговечна, а бывает, что и вообще не развивается. До сих пор остается загадкой, почему четвертая, а не пятая дуга, предоставляющая более короткий и прямой путь крови, была отобрана в качестве основного канала, соединяющего сердце с органами.

Как уже отмечалось, легкие снабжаются кровью через VI дугу. У личинок земноводных (и у зародышей амниот) они не функционируют. В течение личиночного периода основная часть крови, проходящей через эту дугу, поступает прямо в спинную аорту, включаясь в общий поток, идущий к органам тела. Однако, когда у земноводного (и у амниот в момент рождения или вылупления) начинают функционировать легкие, дорсальная часть VI дуги должна исчезнуть, чтобы потоки артериальной и венозной крови не смешивались. В редуцированном состоянии эта часть еще присутствует у взрослых хвостатых и безногих земноводных, гаттерии и некоторых черепах в виде **боталлова протока** (*ductus arteriosus*). У бесхвостых амфибий и большинства амниот она исчезает после метаморфоза или рождения.

Первичная брюшная аорта в результате только что описанных преобразований редуцируется до канала, снабжающего кровью III, IV и VI дуги. Последняя, образуя путь в легкие венозной крови, заслуживает обособленного отхождения от сердца. Действительно, у современных земноводных брюшной аорты как таковой не существует. Она расщеплена до самого основания, благодаря чему легочный ствол (*truncus pulmonalis*) отделен от остальной ее части.

У хвостатых амфибий сохраняется относительно полная система артериальных жаберных дуг «рыбьего» типа, но у бесхвостых после описанных выше изменений сложилась картина, сходная с характерной для большинства пресмыкающихся и даже более продвинутой, чем у многих представителей последней группы. На этой преамниотной стадии сохраняются: 1) система сонных

артерий, включающая передний конец брюшной аорты, третью пару и передние концы парной спинной аорты; 2) пара системных дуг, включающая главный базальный ствол брюшной аорты и четвертую пару дуг; 3) легочная система, включающая ствол, отделившийся от брюшной аорты, части шестых дуг и пару легочных артерий (*arteria pulmonalis*), ведущих от них в легкие. Своеобразие современных земноводных состоит в использовании для дыхания кожи, поэтому у лягушки к ней несет кровь особая ветвь легочной дуги.

АРТЕРИАЛЬНЫЕ ДУГИ У АМНИОТ. У амниот дальнейшее развитие артериальных дуг связано в основном с изменениями в их четвертой паре. Если на ранних этапах эволюции дуги были строго симметричны, то у амниот здесь возникает асимметрия.

Вероятно, у предков пресмыкающихся (как и у лягушек) от сердца отходили два вентральных ствола — один к легким, другой — общий для пар системных дуг и сонных артерий. Однако у современных рептилий от сердца отходят уже не два, а три сосуда (рис. 337, В, Г): 1) легочная артерия, 2) сосуд, продолжающийся только левой системной дугой и 3) сосуд правой системной дуги, от которого берут начало как обе сонные артерии, так и обе артерии передних конечностей. Эти три сосуда расположены таким образом, что на первый взгляд левая четвертая дуга должна получать из не полностью разделенного у большинства пресмыкающихся желудочка сердца преимущественно венозную кровь. Тем не менее недавние физиологические исследования показали, что на самом деле эта дуга может содержать как артериальную, так и венозную кровь. Проблема разделения оксигенированного и неоксигенированного потоков будет рассмотрена ниже при обсуждении строения сердца (см. т. 2, с. 188). У птиц, происходящих от пресмыкающихся, близких к крокодилам, левая системная дуга исчезла (рис. 335, Ж), поэтому кроме легочной артерии, выходящей из правого желудочка, у них остается только один ствол, связанный с левым желудочком сердца. Он несет оксигенированную кровь к обоим сонным артериям (т. е. к голове), обоим передним конечностям и к органам тела, являясь единственной системной дугой — правым элементом исходной пары. В связи с особенностями строения длинной и тонкой шеи птиц две сонные артерии у них лежат рядом, проходя под шейными позвонками; один из сосудов этой пары часто редуцируется и может отсутствовать.

Преобразования артериальных дуг у млекопитающих выглядят менее сложными (рис. 334; 335, З; 337, Б). Их предки рано отделились от прочих пресмыкающихся, и нет никаких оснований предполагать, что у представителей филогенетической ветви млекопитающих когда-либо встречалась система из трех артериальных стволов, подобная той, которая наблюдается у современных пресмыкающихся. Предположительно, у раннего рептилийного предка млекопитающих, как и у бесхвостых земноводных, был помимо легочной артерии один-единственный ствол, направляющий кровь из левой части желудочка к двум сонным артериям и двум системным дугам аорты. Но в двойной системной дуге здесь уже отпала необходимость, и на определенном этапе филогенеза млекопитающих правая четвертая дуга была утрачена (за исключением ее основания, сохраняющегося для подачи крови в подключичную артерию, идущую к передней конечности). Таким образом, кровоснабжение всего туловища стало осуществляться через левую из двух дуг аорты, наблюдаемых в эмбриогенезе. Как и у

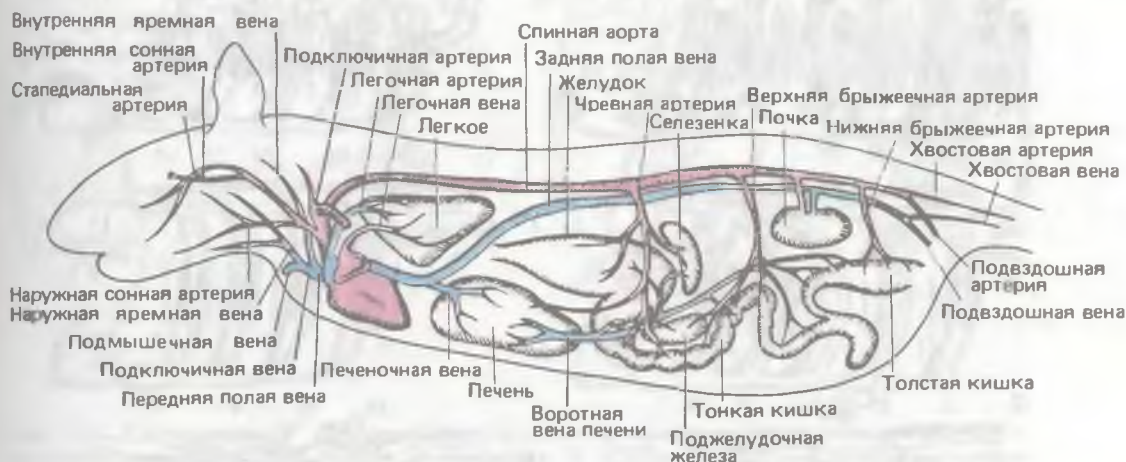


Рис. 334. Схема основных кровеносных сосудов млекопитающего (крысы; вид сбоку).

птиц, у млекопитающих набор системных дуг упростился, но обе эти группы различаются тем, какая дуга пары сохраняется.

У млекопитающих способ отхождения пар сонных артерий и сосудов, несущих кровь к передним конечностям, т. е. **подключичных артерий** (aa. subclaviae), от дуги аорты весьма изменчив (рис. 338). Сонные артерии могут ответвляться от аорты по отдельности, общим основанием, одна или каждая — совместно с соседней подключичной и, наконец, все четыре сосуда иногда начинаются единым крупным стволом.

Эмбриональное развитие артериальных дуг у млекопитающих в значительной степени рекапитулирует филогенетические изменения, описанные выше (рис. 339). Первые протоки, устанавливающие связь сердца с телом зародыша, представлены передней парой дуг, которая, как показывает дальнейшее развитие, соответствует первой паре (мандибулярным дугам) у рыб. Позади нее последовательно спереди назад развивается ряд жаберных карманов, а между ними также последовательно формируются петли II, III и IV артериальных дуг. В ходе эмбриогенеза каждая очередная появляющаяся дуга в определенный момент становится самой крупной. При этом дуги, располагающиеся спереди от нее, теряют свое значение; в частности, первые две перестают функционировать очень рано. Вслед за четвертой дугой развивается шестая, тогда как пятая может отсутствовать вовсе или, в лучшем случае, быть мелкой и быстро исчезать. У зародыша VI дуга направляется непосредственно вверх к спинной аорте, и лишь незначительная часть крови проходит в ответвляющуюся от нее легочную артерию. Однако при рождении верхняя часть этой дуги — *ductus arteriosus* — почти сразу же перекрывается, и весь поток крови направляется в легкое. Тем временем легочный ствол обособляется от аорты, правая четвертая дуга исчезает и закрывается сонный проток, что приводит к картине, характерной для взрослых млекопитающих.

КРОВΟΣНАБЖЕНИЕ ГОЛОВЫ (рис. 340). Несмотря на то что основной дорсальный поток артериальной крови направлен спереди назад — к туловищу, хвосту и конечностям, важной, хотя и незначительной в количественном отношении составляющей кровообращения является поток, идущий вперед — к голове.

Передняя часть системы спинной аорты представлена парным сосудом, исходя-

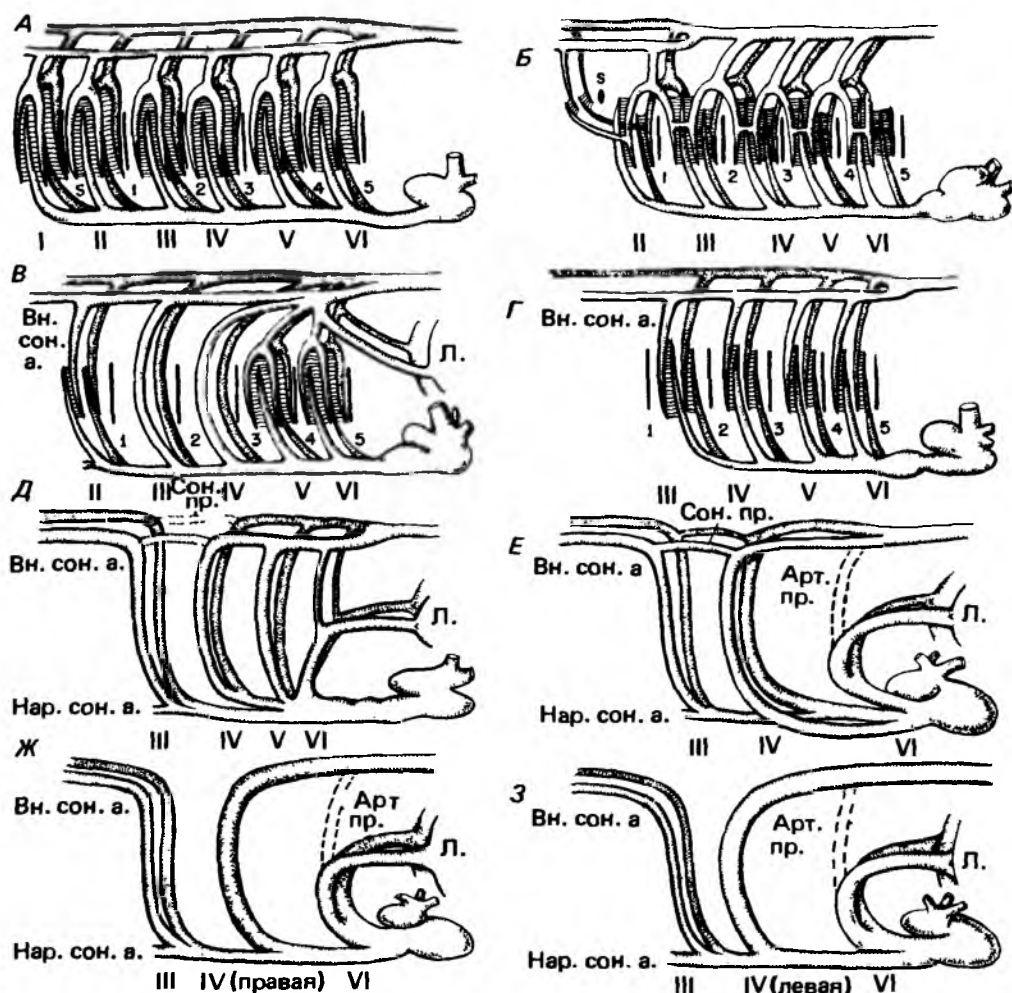
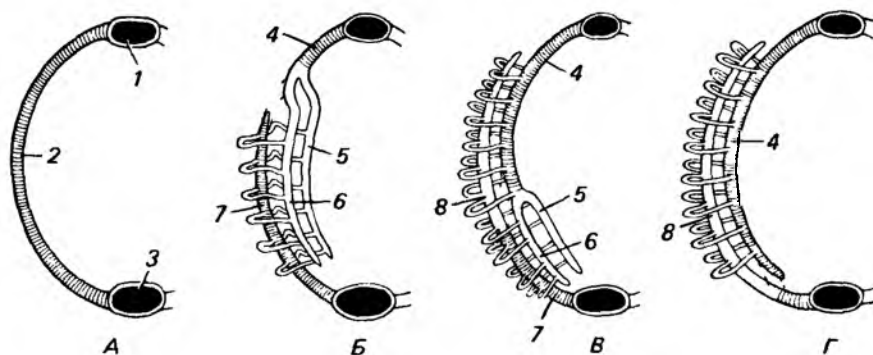


Рис. 335. Схематические изображения артериальных жаберных дуг (дуг аорты) и их производных в различных группах позвоночных животных. А. Гипотетический предок челюстноротых с шестью неспециализированными артериальными дугами. Б. Типичное характерное для рыб состояние (на примере акулы). В. Двоякодышащая рыба *Protopterus*. Г. Костистая рыба. Д. Наземная хвостатая амфибия. Е. Ящерица. Ж. Птица. З. Млекопитающее. Различные дополнительные сосуды не изображены. Сосуды правой стороны выделены более темным цветом. Прохождение сосудов у наземных позвоночных ради схематичности приближено к расположению тех артериальных дуг, из которых они развились. Дуги аорты обозначены римскими цифрами. Жаберные щели, следующие за щелью брызгальца (s), обозначены арабскими цифрами. Сонный проток, показанный на схеме для ящерицы, у других пресмыкающихся, как правило, отсутствует; у черепах сонные артерии ответвляются общим стволом почти у самого сердца. На Е, Ж и З эмбриональный артериальный поток, позволяющий крови из легочной артерии питать легкие, показан штриховой линией. Вн. сон. а.— внутренняя сонная артерия. Нар. сон. а.— наружная сонная артерия. Сон. пр.— сонный проток. Арт. пр.— артериальный проток. Л.— легкое.



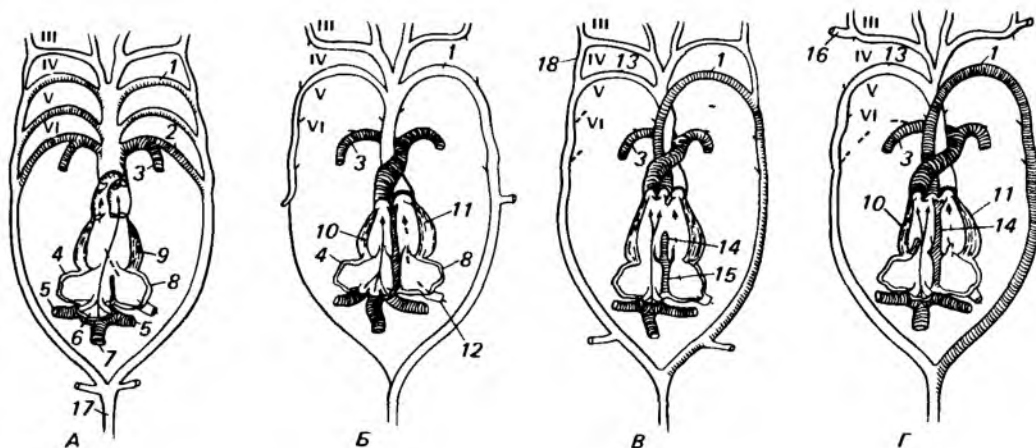


Рис 337 Схематическое изображение сердца и артериальных дуг у различных четвероногих животных (вид снизу) А Амфибия Б Млекопитающее В Типичная современная рептилия Г Крокодил Разрез сердца изображен таким образом, как если бы все камеры располагались в одной плоскости. Верхние концы дуг искусственно разведены в стороны. Сплошные стрелки соответствуют основным потокам венозной крови, штриховые стрелки — потокам крови, приходящей от легких. Сосуды, предположительно несущие богатую кислородом кровь, оставлены незаштрихованными, а сосуды, проводящие, по-видимому, венозную кровь, заштрихованы (как отмечено в тексте, физиологические исследования показывают, что на самом деле ситуация намного сложнее). Два парных сосуда в самой верхней части каждого рисунка представляют собой внутреннюю сонную артерию (латеральнее) и наружную сонную артерию (медиальнее). У амфибий, не обладающих перегородкой между желудочками, два потока крови до некоторой степени смешиваются, подразделение артериального конуса обуславливает тенденцию к частичному разобщению потоков, но некоторое количество венозной крови возвращается в спинную аорту. У млекопитающих (и птиц) желудочек подразделен полностью, артериальный конус преобразован в два отдельных сосуда, а из набора артериальных дуг сохранились лишь системная дуга и легочная артерия. Характерное для млекопитающих состояние, очевидно, сложилось непосредственно на основе примитивного, сохранившегося у земноводных, поскольку у ныне живущих пресмыкающихся наблюдается подразделение артериального конуса не на два сосуда, а на три. Строение сердца на приводимой схеме упрощено (см соответствующий раздел настоящего руководства). У крокодилов имеется почти полная межжелудочковая перегородка, устранение из такой системы левой четвертой дуги даст состояние, характерное для птиц. 1 — левая системная дуга, 2 — артериальный (боталлов) проток, 3 — легочная артерия, 4 — правое предсердие, 5 — передняя полая вена, 6 — венозная пазуха, 7 — задняя полая вена, 8 — левое предсердие, 9 — желудочек, 10 — правый желудочек, 11 — левый желудочек, 12 — легочная вена, 13 — правая системная дуга, 14 — межжелудочковая перегородка, 15 — перегородка предсердий, 16 — подключичная артерия, 17 — спинная аорта, 18 — часть латеральной аорты (корня спинной аорты), сохраняющаяся у некоторых пресмыкающихся (По Goodrich)

Рис 336 Схема кровообращения в левой жабре рыбы (вид сзади) А Эмбриональное состояние — непрерывная артериальная дуга (2) соединяет брюшную аорту (3) со спинной аортой (1), подобное состояние характерно и для ланцетника. Б У акулы из артериальной дуги формируется в основном приносящий (афферентный) жаберный сосуд (7) двойной выносящий (эфферентный) сосуд (5, 6) представляет собой новообразование (дальнейшие изменения в эмбриогенезе акулы приводят к результату, создающему видимость чередования выносящих и приносящих артерий (см рис 335, Б), такое чередование имеет вторичную природу. В Промежуточное состояние между Б и Г, наблюдаемое у осетрообразных. Г Состояние, характерное для костистых рыб. Эмбриональная дуга преобразуется в основном в выносящий сосуд (4), приносящий сосуд (8) представляет собой новообразование (По Северцову, Goodrich)

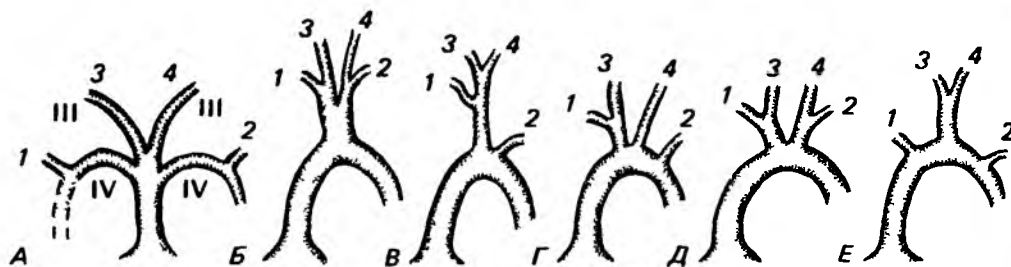


Рис. 338. Схема, иллюстрирующая варианты ветвления основных кровеносных сосудов от дуги аорты у млекопитающих (вид снизу). А. Эмбриональное состояние — брюшная аорта с третьей (сонные артерии) и четвертой парами дуг; позднее правая четвертая дуга дальше ветвления подключичной артерии утрачивается. Различия в скорости роста сосудов обуславливают многообразие состояний (Б—Е). Состояние Г характерно для человека. 1, 2 — правая и левая подключичные артерии; 3, 4 — правая и левая общие сонные артерии. (Частично по Hafferl.)

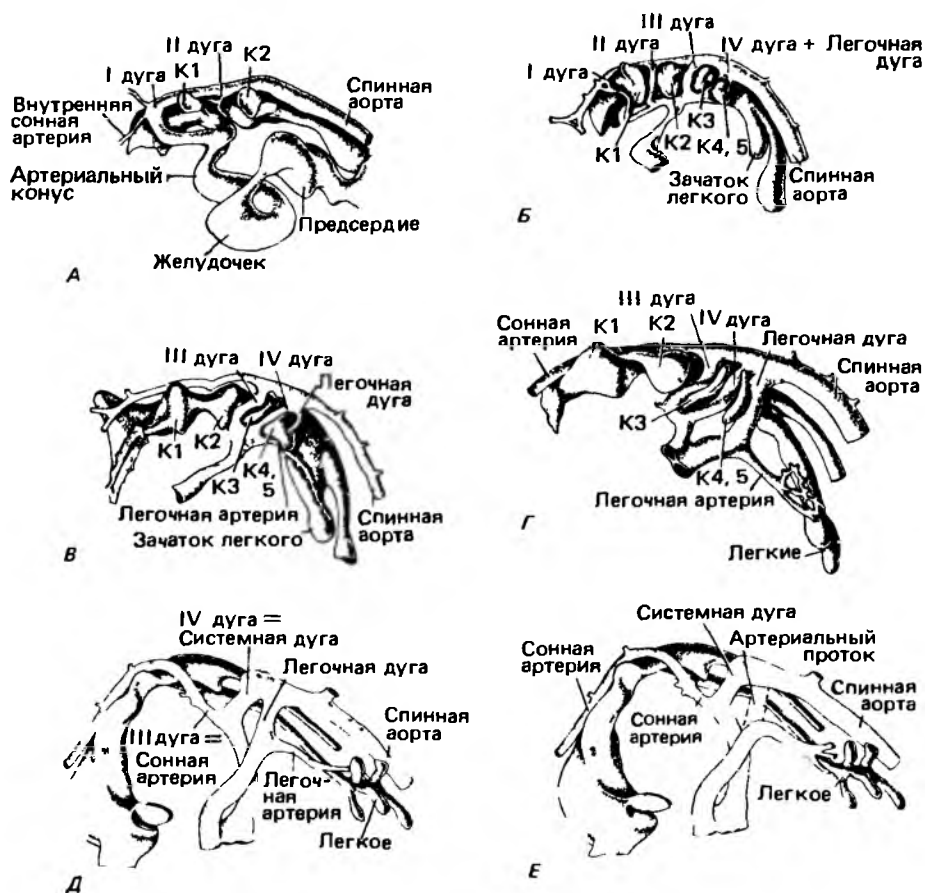


Рис. 339. Развитие артериальных дуг у млекопитающего (*Homo*). Наряду с кровеносными сосудами показаны кишка, жаберные карманы (K1—K5) и развивающиеся легкие. На А представлены отделы сердца; развита I дуга. Б. I дуга уже редуцирована, оформились II и III дуги. В. II дуга исчезла, оформилась IV (системная) дуга, развиваются легочная дуга VI и легочная артерия (V дуга у человека не появляется). Г. Легочная дуга хорошо развита. Д. Сонная дуга (III) утратила свое дорсальное соединение с системной дугой аорты, начало легочной дуги обособляется от брюшной аорты. Е. Схема редукции верхней части VI дуги (артериального протока) при рождении. (По Congdon.)

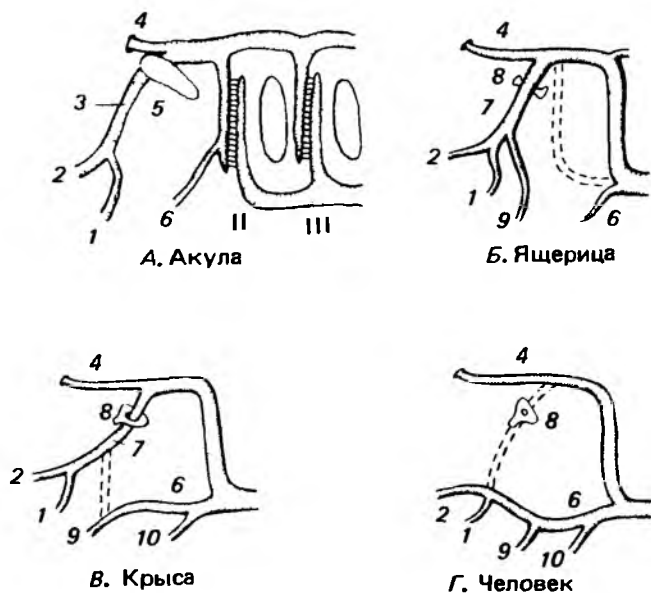


Рис. 340. Схема, отражающая эволюционные преобразования в системе сонных артерий (вид слева). Для удобства сопоставления все рисунки выполнены таким образом, как если бы шея у тетрапод, как и у рыб, отсутствовала. На довольно примитивной стадии, характерной для рыб (А), спинная аорта спереди переходит непосредственно во внутреннюю сонную артерию, которая входит в мозговую коробку в области гипофиза. Перед этим внутренняя сонная артерия отдает крупную ветвь — глазничную артерию, которая, пройдя рядом с гиомандибуляре, снабжает большую часть поверхностных тканей на черепе и верхней челюсти. На схеме не отражено дополнительное поступление крови к голове от брызгальца.

У многих четвероногих (Б) сохраняется сходная ситуация. Здесь глазничную артерию, как правило, именуют стапедиальной, поскольку она проходит вблизи стремени (*stapes*=*hyomandibulare*) или пронизывает его насквозь. Вместе с тем наблюдается разрастание вперед небольшой наружной сонной артерии, берущей начало у основания наружной сонной. Эта наружная сонная артерия у млекопитающих может частично (В) или полностью (Г) принимать на себя функции глазничной (стапедиальной). 1 — подглазничная артерия; 2 — надглазничная артерия; 3 — глазничная артерия; 4 — внутренняя сонная артерия; 5 — гиомандибуляре; 6 — наружная сонная артерия; 7 — стапедиальная артерия; 8 — стремя; 9 — нижнечелюстная артерия; 10 — язычная артерия; II, III — вторая и третья артериальные дуги. На Б—Г конец брюшной аорты превращен в общую сонную артерию.

но лежащим в головной области по обеим сторонам черепной коробки и принимающим в себя кровь из выносящих артерий передних жабер. Задняя часть сосуда считается парной частью спинной аорты, а передняя явно гомологична внутренней сонной артерии высших позвоночных. Проследив ход этой артерии сзади вперед, можно обнаружить, что, отделив крупную ветвь — глазничную (височную, или стапедиальную) артерию (*a. orbitalis*), снабжающую кровью большую часть лицевой области, ее основной ствол изгибается вверх и входит в черепную коробку спереди от гипофиза. Здесь он обеспечивает мозг основной долей омывающей его крови, отдает артерию к главному яблоку и соединяется с выносящей артерией ложной жабры, упоминавшейся выше. Вентрально от основания самой передней выносящей жаберной артерии отходит небольшая наружная сонная (язычная) артерия (*a. lingualis*), несущая кровь к нижней челюсти.

Такая картина является первичной и сохраняется с небольшими вариантами в различных группах рыб. У земноводных наблюдается тенденция к ее изменению в связи с исчезновением внутренних жабер. Единственное, что остается от арте-

риальных жаберных дуг спереди от четвертой их пары — это проксимальная часть системы сонных артерий. Ложножаберная артерия рыб здесь отсутствует.

У типичных земноводных и пресмыкающихся сонная артерия у своего основания, там где она еще занимает вентральное положение, отдает небольшую наружную сонную артерию, снабжающую кровью ткани языка, глотки и иногда некоторые структуры нижней челюсти. Основной ствол сонной артерии, почти как у рыб, продолжается в качестве внутренней сонной артерии вперед и вверх к той части черепа, где находится среднее ухо. Отсюда внутренняя сонная артерия направляется к отверстию в черепной коробке, но сперва в области стремени (*stapes*) отделяет крупную ветвь — **стапедиальную артерию** (*a. stapediales*), которая снабжает кровью все структуры наружной части головы и большую часть челюстной области. Эта артерия соответствует глазничной артерии рыбообразных предков.

У примитивных представителей и у всех зародышей млекопитающих артериальная система головы сохраняется приблизительно в том же виде, но у большинства представителей этого класса в ходе онтогенеза здесь происходят крупные изменения. Исходно небольшая наружная сонная артерия разрастается вперед и вверх, перехватывая ветви стапедиальной. В результате у большинства млекопитающих наружная сонная артерия крупная, а стапедиальная мала или отсутствует, т. е. развивается новый, более короткий путь кровоснабжения лицевой области и челюстей. Этот процесс достигает своего наивысшего развития у кошек: основание внутренней сонной артерии закрывается, и кровь доставляется к мозгу преимущественно ветвями наружной сонной артерии.

КРОВΟΣНАБЖЕНИЕ ТУЛОВИЩА И КОНЕЧНОСТЕЙ (рис. 332—334; 341). У всех позвоночных кровоснабжение туловища, хвоста и конечностей осуществляется в основном спинной аортой и ее ветвями. Самая передняя, головная, часть этой аорты может быть парной, но в туловище она представлена единым сосудом, проходя по средней линии тела под хордой или позвоночником и над основанием брыжейки. Позади она продолжается в виде срединной хвостовой артерии (*arteria caudalis*). Ответвления аорты можно разделить на три типа: 1) срединные вентральные ветви, направляющиеся по брыжейке вниз к кишке и связанным

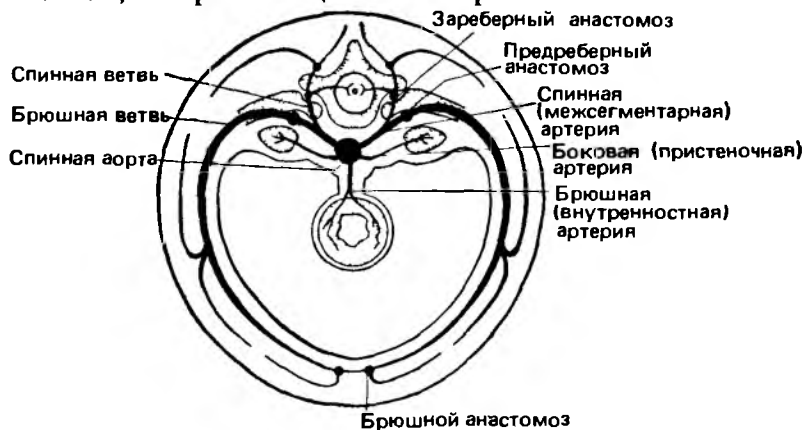


Рис. 341. Схематизированный поперечный разрез тела высшего позвоночного с изображением возможных ответвлений спинной аорты. Наиболее развиты срединные непарные вентральные ветви, идущие в брыжейке к кишке и смежным структурам, и парные межсегментарные артерии, в каждой из которых основная вентральная ветвь проходит вниз по стенке тела между миомерами или прилегая к ребру. В ряде точек между артериями соседних сегментов могут возникать продольные анастомозы. (Из Arey.)

с ней структурам, 2) парные вентролатеральные ветви к мочеполовой системе и 3) парные латеральные ветви к наружным областям тела и конечностям.

Срединные вентральные (внутренностные) сосуды у некоторых низших позвоночных и у зародышей могут быть многочисленными. В целом, однако, наблюдается тенденция к разнообразному их объединению в несколько крупных стволов, обычно включающих **чревную артерию** (*a. coeliaca*), направляющуюся к желудку и печени, и, как правило, две **брыжеечные артерии** (*arteriae mesentericae*), идущие к кишечнику.

Среди парных сосудов короткие боковые (висцеральные) ветви снабжают кровью гонады и почки. Кроме того, имеется серия парных сегментарных и интерсегментарных сосудов, отходящих от аорты вбок и снабжающих кровью осевую мускулатуру, кожу и спинной мозг. В некоторых местах между парными сосудами соседних сегментов могут быть продольные соединения, являющиеся дополнительными по отношению к спинной аорте продольными артериальными каналами. Они наблюдаются преимущественно в дорсальной части тела, в коже спины и боков. Такие каналы создают возможность слияния в дальнейшем сегментарных ветвей спинной аорты в меньшее число крупных сосудов. В результате у высших позвоночных эта исходно сегментарная организация по мере удаления от предкового состояния становится все менее очевидной.

В парных конечностях на ранних стадиях эмбрионального развития наблюдается сеть мелких артерий, связанных с сегментарными артериями прилежащей области туловища (рис. 357). В ходе индивидуального развития какая-то одна из сегментарных артерий становится главной и образует основной канал, соединяющий аорту с конечностью. В передней конечности этот главный ствол в соответствии с его положением у млекопитающих обычно называют **подключичной артерией** (*a. subclavia*), хотя вряд ли в каждом конкретном случае можно говорить о прямой гомологии. Этот ствол отдает ветви к плечевой и грудной областям, входит в конечность под названием **подкрыльцовой**, или **подмышечной, артерии** (*a. axillaris*), а в конечности продолжается как **плечевая артерия** (*a. brachialis*). Точка отхождения подключичной артерии от первичного ствола аорты заметно варьирует, поэтому ее положение относительно сонных артерий и этого ствола у разных четвероногих неодинаково (рис. 333, 334, 338). Подключичные артерии могут брать начало от непарной части ствола спинной аорты (хвостатые земноводные), от парных системных дуг (бесхвостые земноводные) или от правой системной дуги (пресмыкающиеся, птицы). У млекопитающих правая системная дуга отсутствует, но ее основание сохраняется в качестве проксимальной части правой подключичной артерии. У крокодилов подключичные артерии начинаются еще краниальнее — от верхнего отдела III артериальной дуги, поэтому во взрослом состоянии подключичные и сонные артерии имеют общий ствол (рис. 337, Г). То же самое наблюдается у птиц, родственных крокодилам.

В задней конечности, как и в передней, наблюдается тенденция к консолидации кровоснабжающих структур в единый сосуд. Исходно им являлась **седалищная артерия** (*a. ischiadica*), отходящая вбок позади подвздошной кости. У млекопитающих главным стволом становится **подвздошная артерия** (*a. iliaca*), отходящая спереди от тазового пояса. Внутри конечности основной ствол называется: в бедре — **бедренной артерией** (*a. femoralis*), в коленной области — **подколенной артерией** (*a. poplitea*), в голени — **малоберцовой артерией** (*a. peronea*).

ВЕНОЗНАЯ СИСТЕМА

Расположение вен, т. е. сосудов, несущих кровь из капиллярных систем в сердце, сложно и разнообразно. Однако при изучении их эмбрионального развития все же возможно выделить ограниченное число систем. Ниже обсуждение венозной системы будет основано преимущественно на онтогенетических данных. С этих позиций можно выделить ее следующие главные компоненты (рис. 342).

1. Эмбриональная подкишечная система вен, несущих кровь вперед под кишкой. У взрослых животных из нее развиваются **воротная система печени**, направляющаяся от кишки к печени, и **печеночные вены**, идущие от печени к сердцу.
2. Вены, расположенные дорсально по отношению к полости тела и кишке, несущие кровь от верхних частей туловища и от головы (а у высших позвоночных и от парных конечностей) к сердцу. Это **кардинальные вены** или замещающие их (и их притоки) **полые вены**.
3. Относительно малая группа — **брюшные вены** (или вена), отводящие кровь от вентральной стенки туловища и исходно от парных конечностей.
4. У типичных обладающих легкими позвоночных — **легочные вены**, идущие от легких к сердцу.

Первый и четвертый из этих компонентов обеспечивают отток крови от кишечной трубки и ее производных, образуя в основном висцеральную венозную систему. Второй и третий компоненты — это, напротив, главным образом соматические венозные системы, отводящие кровь от наружных стенок тела. У четвероногих третий компонент становится отчасти висцеральным.

ВОРОТНАЯ СИСТЕМА ПЕЧЕНИ И ПЕЧЕНОЧНЫЕ ВЕНЫ (рис. 332—334). Воротная система печени, свойственная всем позвоночным (и даже ланцетнику — см. рис. 331), состоит из вен, собирающих кровь от тонкой кишки и доставляющих ее в синусоиды печени. Ее функциональное значение огромно: капилляры тонкой кишки всасывают все продукты переваривания пищи (за исключением некоторых жиров), и наличие такой воротной системы гарантирует печени «право первого отбора» питательных веществ для хранения и переработки, прежде чем они поступят в общее кровяное русло.

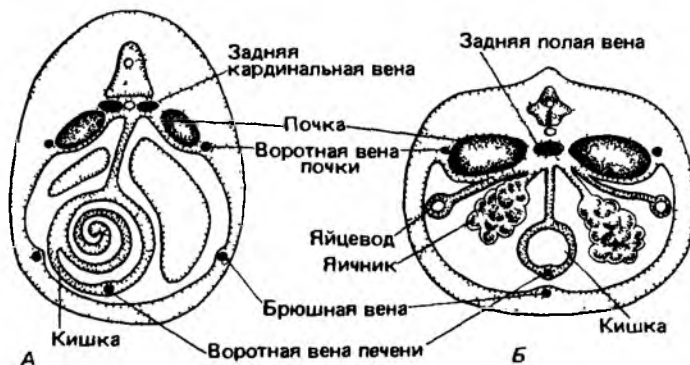


Рис. 342. А Поперечный срез брюшной полости акулы, на котором показано расположение основных вен. Обычно воротная вена почки располагается скорее сверху, нежели сбоку от почки. Б. То же у хвостатой амфибии.

Пройдя через печень, кровь от тонкой кишки собирается в печеночную вену (*vena hepatica*) или вены. У большинства рыб это крупный срединный сосуд, открывающийся непосредственно в венозный синус сердца. Однако у двоякодышащих рыб и четвероногих, как показано ниже (см. т. 2, с. 177), часть печеночной вены использована для образования задней полый вены, несущей основной поток крови от дорсальной области туловища вперед к сердцу. В этих группах значение термина «печеночная вена» сужается — он обозначает только сосуд или сосуды, идущие из печени к дистальному концу задней полый вены.

У зародыша воротная вена печени (*v. portae hepatis*) и печеночные вены развиваются как единая система. Обычно у зародышей животных, которым свойственны мезолецитальные яйца, первые кровеносные сосуды развиваются в виде пары вен в нижней стенке кишки. Они сливаются в направленный вперед непарный вентральный канал — подкишечную вену (*v. subintestinalis*) (рис. 358). Из самого переднего участка этого ствола развиваются сердце и брюшная аорта, которые нас в настоящий момент не интересуют, а остальная его часть дает начало печеночной вене и воротной вене печени.

У форм, яйца которых содержат много желтка (например, у пластиножаберных, пресмыкающихся и птиц), зародыш как бы распластан по его поверхности и лишен оформленной вентральной части. Сосуды, соответствующие подкишечной вене, здесь представляют собой парные образования, собирающие кровь с поверхности желтка. По мере оформления тела зародыша те их части, которые лежат внутри последнего, сливаются, образуя типичный подкишечный сосуд, а части, остающиеся снаружи, сохраняются в качестве крупных и важных эмбриональных структур, желточных (*venae vitellinae*) или пупочно-брыжеечных (*venae omphalomesentericae*) вен (рис. 359). Сходные вены формируются на ранних стадиях развития млекопитающих, хотя желток здесь отсутствует. В ходе онтогенеза по мере рассасывания и исчезновения желточного мешка наружные (по отношению к зародышу) части этой системы исчезают.

На ранних стадиях развития подкишечная или желточная система несет кровь под кишкой вперед, непосредственно в сердце. Однако со временем из кишки вентрально разрастается печень. В процессе своего роста она пересекает венозный ствол, подразделяющийся в этой области на небольшие сосуды, которые затем превращаются в систему синусоидов печени (см. т. 2, с. 89), что в конечном итоге приводит к формированию отдельного воротного ствола позади них и печеночной вены (рис. 360). У типичных рыб других серьезных изменений уже не наблюдается, но у зародышей более высокоорганизованных позвоночных в брыжейке развивается дорсальная ветвь печеночной вены, перехватывающая заднюю кардинальную систему с образованием передней части задней полый вены (см. т. 2, с. 177). Воротная вена печени продолжает оставаться важным крупным сосудом, собирающим кровь не только от тонкого кишечника, но и от желудка, поджелудочной железы, селезенки и (у костистых рыб) плавательного пузыря, чтобы доставить ее в печень.

ДОРСАЛЬНЫЕ ВЕНЫ — КАРДИНАЛЬНЫЕ И ПОЛЫЕ ВЕНЫ. Основной отток крови от «наружной трубки» тела осуществляется важными продольными сосудами, расположенными дорсально, над кишкой и брыжейкой. У низших позвоночных эту функцию выполняют кардинальные вены. У высших форм последние существенно изменяются с образованием полых вен.

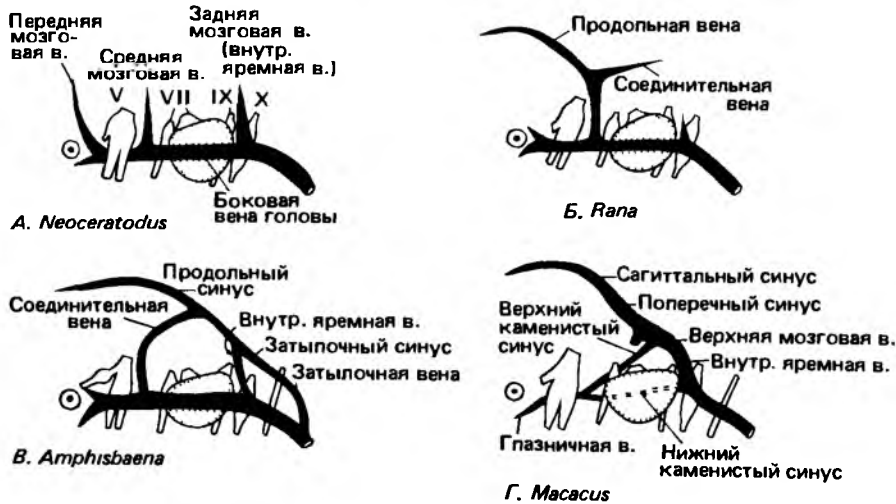


Рис. 343. Схема, отражающая эволюционные преобразования системы вен головы (вид слева). Изображены корешки некоторых черепных нервов (римские цифры); отмечено положение глаза (кружок с точкой в центре); слуховая капсула выделена точками. У низших позвоночных основная часть оттока осуществляется через боковую вену головы, которая оформляется в глазничной области и тянется назад, переходя в переднюю кардинальную вену. Исходно она принимает в себя несколько последовательно расположенных вен, выходящих изнутри черепа. Внутри мозговой коробки развивается ряд синусов; у млекопитающих боковая вена головы исчезает и кровь из глазничной области направляется в эту систему синусов. Отсюда отвод всей крови, покидающей череп, осуществляется внутренней яремной веной. А. Двоякодышащая рыба. Б. Лягушка. В. Амфисбена. Г. Млекопитающее (макак). (По van Gelderen.)

У зародышей всех позвоночных (и у ланцетника) на ранних стадиях развития в тканях, лежащих над целомической полостью, по обе стороны от средней линии тела появляются парные вены (рис. 359). Это — первичные кардинальные вены. Задние кардинальные вены (*venae cardinales posteriores*) тянутся вдоль туловища с обеих сторон от спинной аорты и заканчиваются над сердцем. Парные передние кардинальные вены (*venae cardinales anteriores*) начинаются как вены головы по бокам от развивающегося черепа, идут дорсально назад над жабрами или вдоль шеи и соединяются с задними кардинальными венами. С обеих сторон, из мест каждого такого соединения, нисходит по крупному сосуду, впадающему в венозный синус сердца. Это общие кардинальные вены (*venae cardinales communes*), или кьюьеровы протоки. Кардинальная система, характерная для зародышей, почти в хрестоматийном виде сохраняется у взрослых пластиножаберных рыб (рис. 332) и присутствует также у лучеперых рыб. Ниже мы обсудим отдельно преобразования передних и задних частей этой системы.

Во всех классах позвоночных, кроме млекопитающих, главный ствол каждой передней кардинальной вены (или передней полой вены) представлен боковой веной головы (*vena capitis lateralis*) (рис. 343). Последняя в типичном случае начинается глубоко в глазнице, где часто имеет вид расширенного синуса, и принимает сосуды от различных областей передней части головы. Направляясь назад вдоль боковых стенок черепной коробки и слуховой области, боковые вены головы через притоки получают кровь от мозга, а затем впадают в общие кардинальные вены. У двоякодышащих рыб и четвероногих (где задние карди-

нальные вены замещаются задней поллой веной) каждая общая кардинальная вена впадает в ствол передней кардинальной вены своей стороны; в этот же сосуд впадает подключичная вена (*v. subclavia*) из передней конечности. Вследствие таких преобразований передние кардинальные вены приобретают сходство с сосудами, которые у млекопитающих называются передними полыми венами, в связи с чем по отношению к ним часто используется этот термин.

У млекопитающих (и до определенной степени у крокодилов и птиц) в кровоснабжении головы наблюдаются значительные изменения. В увеличенной полости черепа развивается система сообщающихся венозных синусов. Боковые вены головы исчезают, большая часть венозных сосудов передней части головы входит в черепную коробку и, получив венозную кровь от мозга, выходит с обеих ее сторон в качестве **внутренних яремных вен** (*venae jugulares internes*). Следуя назад, они сливаются с **наружными яремными венами** (*venae jugulares externes*), собирающими кровь от поверхностных частей головы; таким образом формируются **общие яремные вены** (*venae jugulares communes*). Их продолжение, начиная от места соединения с подключичной веной и до сердца, называется **передней поллой веной** (*vena cava anterior*). Нетрудно узнать в этих сосудах предковые передние и общие кардинальные вены, если принять во внимание, что внутричерепные сосуды заменили боковые вены головы, исходно составляющие самую переднюю часть стволов передних кардинальных вен.

У многих млекопитающих (включая человека) конечная часть этой системы претерпевает дальнейшие изменения (рис. 344). У зародыша неподалеку от сердца между двумя передними кардинальными венами развивается соединение, позади которого левая общая кардинальная вена исчезает. Вся кровь из левой передней кардинальной вены теперь поступает в сердце через правую половину кардинальной системы, и у взрослого животного остается только одна передняя (или верхняя) полая вена. Приблизительно такие же изменения наблюдаются у птиц.

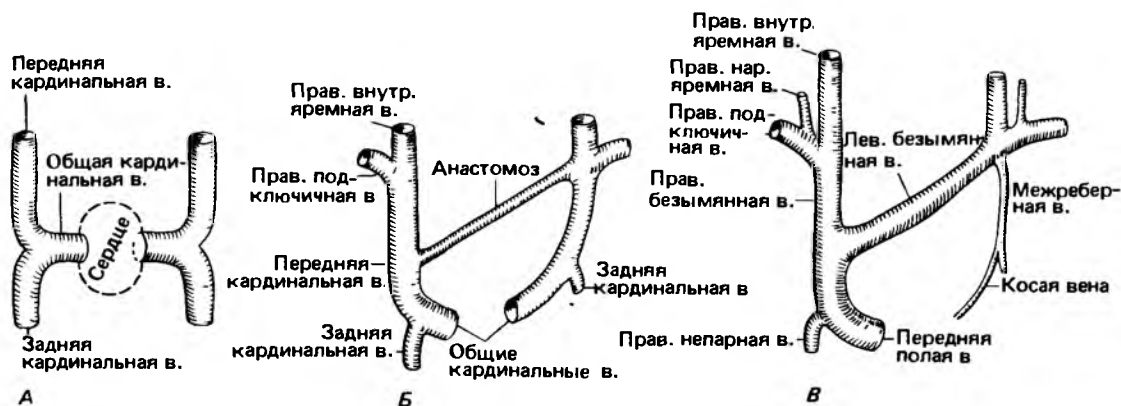


Рис. 344. Последовательные стадии развития вен, лежащих спереди от сердца, у человека и некоторых других млекопитающих (вид снизу). Видно, как из пары передних кардинальных вен образуется непарная передняя (верхняя) полая вена. Межреберная вена и небольшая вена, связанная со стенкой левого предсердия (косая вена), являются остатками прежней левой передней кардинальной вены. (Из Агеу.)

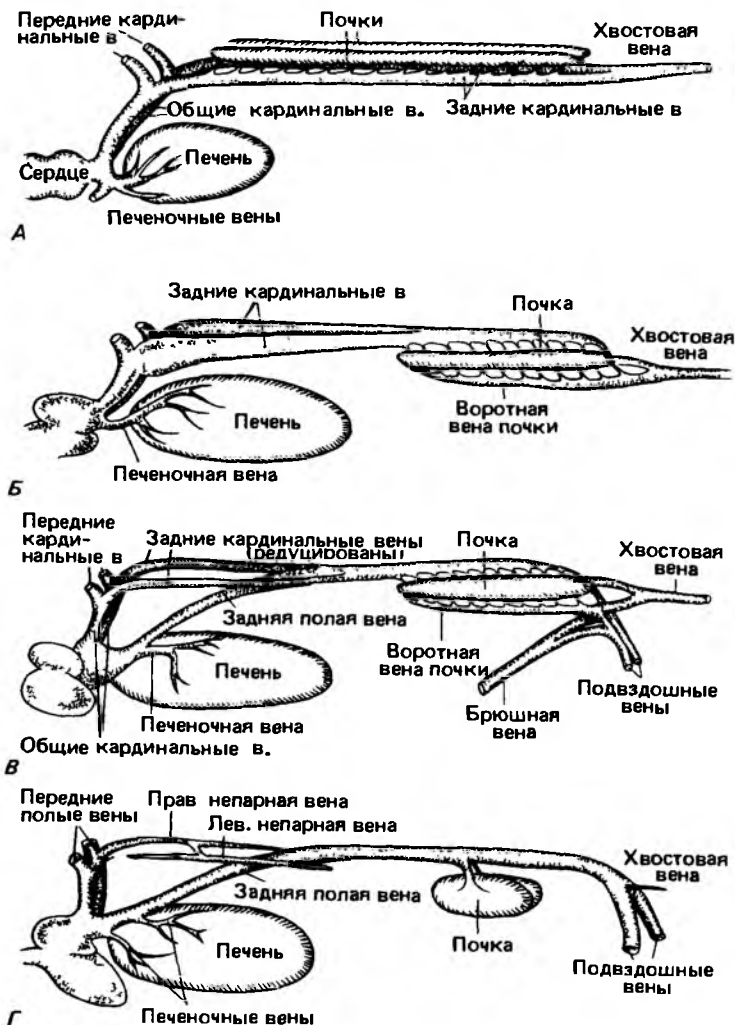


Рис. 345. Схема, отражающая эволюционные преобразования задних кардинальных вен и развитие задней полой вены (вид слева). А. Минога (личинка). Б. Состояние, типичное для рыб; появляется воротная система почек. В. Двоякодышащая рыба или примитивное четвероногое; прибавляется более короткий путь к сердцу за счет появления задней полой вены на базе системы печеночной вены. Г. Млекопитающее; воротная система почки исчезает, задние кардинальные вены отделяются от задней полой вены. Сосуды правой стороны темнее.

Преобразования задних кардинальных вен сложнее (рис. 345, 346). У примитивных позвоночных это пара довольно простых дорсальных сосудов, идущих вперед и впадающих в сердце через общие кардинальные вены. Наиболее продвинутое состояние наблюдается у млекопитающих: кровь от задней части тела отводится единственным сосудом сложного происхождения — задней полой веной (*v. cava posterior*). Между этими двумя крайними вариантами лежит длительный путь эволюционного развития.

У круглоротых задние кардинальные вены представляют собой простые парные сосуды, получающие кровь из срединной хвостовой вены, от почек, гонад и дорсальной мускулатуры тела. Без перерывов они следуют вперед, к общим кардинальным венам. У рыб в этой системе появляется особенность, которой суж-

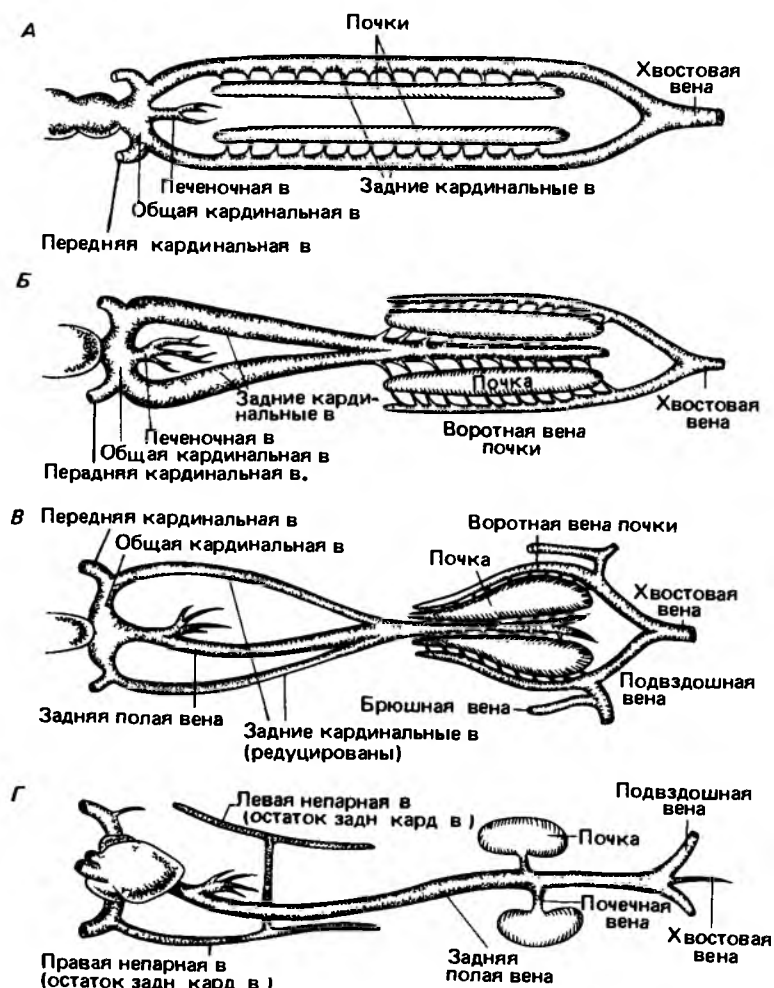


Рис 346 Схема, отражающая эволюционные преобразования задних кардинальных вен и развитие задней полой вены (вид снизу) Стадии те же, что и на рис 345

дено сохраниться у всех вышестоящих групп, за исключением млекопитающих. Это — **воротная система почек**. Кровь от задней части туловища и хвоста уже не направляется непосредственно в сердце. Кардинальные сосуды в области почек прерываются, и она поступает в сеть капилляров, окружающую почечные канальцы (*не* в клубочки), а затем собирается в новые сосуды, которые несут ее в отрезки прерванных стволов задних кардинальных вен, ведущие к сердцу. У рыб сосуды, соединяющие почки с сердцем, принято называть задними кардинальными венами на протяжении всей длины. Но, конечно же, только их передняя часть гомологична «подлинным» задним кардинальным венам круглоротых или зародышей, у которых еще не появилась воротная система почек.

У мясистолапастных, как можно видеть на примере современных двоякодышащих рыб, второе прогрессивное преобразование знаменует начало формирования задней полой вены. Одна из ветвей печеночных вен, отводящих кровь от печени, направляется мимо печени вверх вдоль легочного мешка к дорсальной стороне полости тела и «подключается» к правой задней кардинальной вене несколько позади ее места впадения в общую кардинальную вену. Теперь кровь

из правой кардинальной вены может поступать в сердце по новому, более короткому пути. Кроме того, кровь из левой кардинальной вены может перебрасываться в правую, поскольку в области почек намечается тенденция к слиянию этих сосудов. У двоякодышащих рыб и хвостатых земноводных еще частично используется путь по древним задним кардинальным венам к сердцу, но у лягушек и высших четвероногих обе они теряют связь с задними частями своих стволов и сохраняются (обе или только одна из них) в качестве стока для мелких и изменчивых так называемых непарных вен (*v. azygos*, *v. hemiazygos*), отводящих кровь от части боковых стенок туловища. Новый крупный ствол, берущий начало от почек, проходящий мимо печени и впадающий в сердце, у двоякодышащих рыб и всех вышестоящих групп получает название задней полый вены.

У пресмыкающихся и даже у некоторых земноводных воротная система почек начинает редуцироваться, и большая часть крови из их воротных вен (*vena portae renalis*) может либо направляться в обход почек, либо проходить сквозь них, не попадая в капиллярные сети вокруг канальцев. У птиц воротная система почек очень сложна. Основная часть крови, притекающей к почкам, проходит их на пути к сердцу, не попадая в систему капилляров. Однако имеющиеся здесь мускульные клапаны способны перекрыть шунты и заставить кровь течь по капиллярам, окружающим почечные канальцы. У млекопитающих воротная система почек совершенно отсутствует, и кровь от задних конечностей и хвоста (если он имеется) поступает прямо в заднюю полую вену. Задняя ее часть может быть раздвоенной, но на протяжении большей части длины (если не по всей длине) это единый крупный сосуд, следующий без перерывов от хвостовой вены (в области крестца) до сердца.

Задняя полая вена млекопитающих кажется простой по строению. Однако, как показывает ее филогенетическое развитие, это сложная составная структура, включающая участки предковых задних кардинальных вен, многие сосуды, относившиеся к системе выносящих вен почек на стадиях существования их воротной системы, и спереди ветвь исходных печеночных вен. В процессе эволюционного преобразования задних кардинальных вен в заднюю полую вену различаются три этапа: 1) появление воротной системы почек; 2) перехват крови из правой задней кардинальной вены печеночной веной и последующая редукция большей части передних концов задних кардинальных вен; 3) редукция и исчезновение у млекопитающих воротной системы почек.

Как и следует ожидать от структуры с таким непростым эволюционным прошлым, эмбриональное развитие задней полый вены у высших четвероногих также протекает сложно. Однако, поскольку сердечно-сосудистая система должна функционировать на всех этапах онтогенеза, последний является далеко не идеальной рекапитуляцией эволюционных преобразований (рис. 347). Развитие задней полый вены детально изучалось у нескольких видов млекопитающих; несмотря на значительные межвидовые различия, общий его характер одинаков. В дорсальной области туловища последовательно закладываются три пары продольных сосудов: 1) пара, соответствующая собственно задним кардинальным венам; 2) вторая пара, расположенная вентральнее и медиальнее первой, называемая субкардинальными венами и присутствующая у пластиножаберных и вышестоящих групп в виде сосудов, отводящих кровь от почек и впадающих в «обрезки» задних кардинальных вен; 3) супракардинальные вены, занимающие

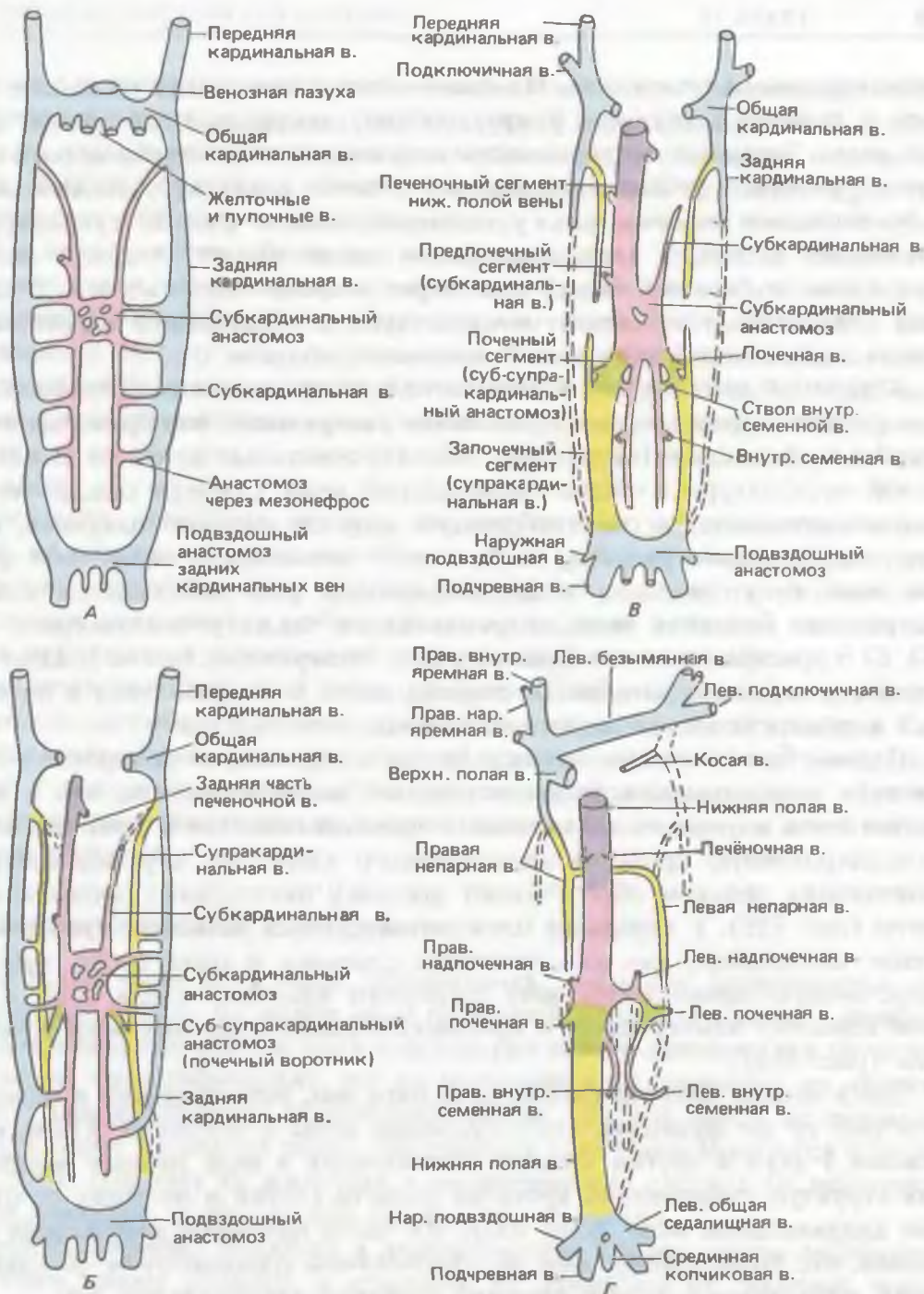


Рис. 347. Развитие нижней (задней) полых вен у человека в эмбриогенезе, в общих чертах повторяющем эволюционную историю. Исходная система кардинальных вен выделена голубым цветом. Довольно рано развиваются субкардинальные сосуды (обозначены красным). Они соответствуют выносящим венам воротной системы почек, присутствующей начиная с акул. На *Б* кровь из этой системы вен перехватывается (как у двоякодышащих рыб) ветвью системы печеночных вен (обозначены фиолетовым). Третья система эмбриональных вен, образуемая супракардинальными венами (обозначены желтым), не имеет сколько-нибудь полных аналогов в историческом развитии. Зеленым выделены сосуды, которые развиваются у амниот в обход почки для ликвидации ее воротной системы. На *Г* видно, что дефинитивная нижняя полая вена состоит из участков всех рассмотренных структур. (Из Arey, по McClure, Butler.)

медиодорсальное положение. Их филогенетическая судьба не вполне ясна. Сначала в полную длину, как у круглоротых, закладываются задние кардинальные вены. Затем их непрерывность нарушается появлением воротной системы почек с участием субкардинальных вен и почти сразу же устанавливается связь с печеночными венами, как у двоякодышащих. Судьба супракардинальных вен бывает разной. У некоторых форм они не имеют большого значения, отводя кровь от боковых частей тела через систему непарных вен. В других случаях (например, у человека) они участвуют в образовании значительной части ствола задней полую вены в его каудальной области.

БРЮШНЫЕ ВЕНЫ; ВЕНЫ КОНЕЧНОСТЕЙ. У хрящевых рыб глубоко в стенках тела с обеих сторон залегают продольные латеральные, или брюшные вены (*venae laterales s. abdominales*) (рис. 332, 342, А), отводящие кровь от нижних отделов осевой мускулатуры в общие кардинальные вены. Спереди каждая из латеральных вен принимает в себя небольшую вену от грудного плавника, а сзади — вену еще меньшего размера, от брюшного плавника. У лучеперых рыб брюшные вены отсутствуют, а у двоякодышащих рыб наблюдается единственная вентральная брюшная вена, сохраняющаяся также у земноводных (рис. 333, 342, Б) и пресмыкающихся. Однако у этих четвероногих она не впадает непосредственно в сердце, а загибается спереди вверх и направляется в печень, становясь в сущности частью воротной системы этого органа.

Парные брюшные вены (даже если они и отсутствуют во взрослом состоянии) имеются у зародышей всех амниот по той важной причине, что в них открываются вены, идущие от аллантаиса. У пресмыкающихся и птиц они несут в тело оксигенированную кровь из аллантаидного «легкого», а у плацентарных млекопитающих целиком обеспечивают доставку питательных материалов из плаценты (рис. 359). У зародыша млекопитающего их называют пупочными венами (*venae umbilicales*), так как, частично сливаясь в один сосуд, они образуют единственную приносящую вену пупочного канатика плода. Как и брюшные вены взрослых земноводных и пресмыкающихся, пупочные вены впадают в печень (рис. 360).

Здесь можно попутно рассмотреть пару вен, выполняющих в передней части тела рыб ту же функцию, что и брюшные вены в туловище. Такие вены обнаружены у акул и других низших позвоночных в виде парных вентролатеральных структур, собирающих кровь из области глотки и несущих ее назад, в общие кардинальные вены (рис. 332). Их часто называют наружными яремными венами, но, по-видимому, они не гомологичны одноименным сосудам четвероногих, являющимся частью системы передних кардинальных вен.

Если говорить о венах конечностей, то те из них, которые связаны с грудными плавниками, у лучеперых рыб теряют связь с брюшными венами и открываются непосредственно в общие кардинальные вены; у четвероногих отведение крови от передних конечностей осуществляется подключичными венами, впадающими в переднюю полую вену. Вены задних конечностей, называемые у тетрапод подвздошными (*venae iliacae*), прошли сложный эволюционный путь. У акул, как уже отмечалось выше, они впадают в брюшные вены. Однако у костных рыб они связаны дорсально с воротной системой почек — соединением, сохраняющимся и у более высокоорганизованных форм, обладающих задней полую веной. У лучеперых присутствует лишь эта дорсальная связь,

в то время как у двоякодышащих рыб, земноводных и пресмыкающихся остаются как вентральные, так и дорсальные соединения подвздошных вен. В результате кровь из задней конечности может направляться к сердцу по одному из двух путей. В обоих случаях у низших четвероногих она проходит через дополнительную сеть капилляров (или синусоидов) в печени или в почках. У лучеперых рыб и взрослых птиц брюшные вены отсутствуют. Однако в обеих этих группах имеется вена, возможно происходящая от древней брюшной вены, которая направляется от воротной системы почек в тазовой области вниз и вперед, где впадает в систему синусоидов печени. Таким образом, она также обеспечивает крови, оттекающей от задних конечностей и задних частей тела, возможность «выбора» дальнейшего пути. У млекопитающих отсутствуют как брюшная вена, так и ее аналоги, и единственным отводящим каналом служит задняя полая вена.

ЛЕГОЧНЫЕ ВЕНЫ. Эти вены, конечно же, отсутствуют у большинства современных рыб, не обладающих легкими. У лучеперой рыбы многопера с функциональным легким легочные вены (*venae pulmonales*) впадают в печеночную, и кровь из легких смешивается с общим потоком, идущим от тканей тела. Сходная картина наблюдается у костистых рыб с плавательным пузырем.

Однако у двоякодышащих рыб легочный ствол обходит венозный синус и открывается непосредственно в полость предсердия, причем с левой стороны. Такая обособленность потока оксигенированной крови на пути от легких к сердцу сохраняется у всех четвероногих. Впадение легочной вены в левую область сердца подготавливает возможность подразделения предсердия, а в конечном итоге — и всего сердца.

ЛИМФАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

У большинства, если не у всех, позвоночных, жидкость возвращается от тканей в сердце не только по венам, но и по второй системе сосудов — лимфатической. Лимфатические сосуды, хотя и дублируют многие функции вен (и часто сопровождают их топографически), все же отличаются от последних во многих отношениях. Главное различие заключается в том, что они никак не связаны с артериями, а берут начало из своих собственных слепо начинающихся капилляров (рис. 330). Поэтому на жидкость в лимфатических сосудах не действует артериальное давление, и обычно она течет очень медленно.

Эта жидкость (**лимфа**) попадает в лимфатические сосуды путем диффузии через их стенки, таким образом, в сущности не отличаясь от тканевой жидкости и (если не принимать во внимание отсутствие белков крови) от плазмы в кровеносных сосудах, куда лимфатические сосуды впадают. Как правило, в лимфе мало форменных элементов, но белые амебоидные клетки крови могут проникать сюда из примыкающих полостей в тканях. Лимфоциты обязаны своим названием тому обстоятельству, что у млекопитающих главным местом их образования являются лимфатические узлы (см. т. 2, с. 152), расположенные по ходу лимфатических сосудов. Поэтому лимфоциты бывают обильно представлены в лимфе. Однако это свойственно почти исключительно млекопитающим, а в других группах позвоночных приуроченность этих клеток к лимфатической системе слабая или вообще отсутствует.

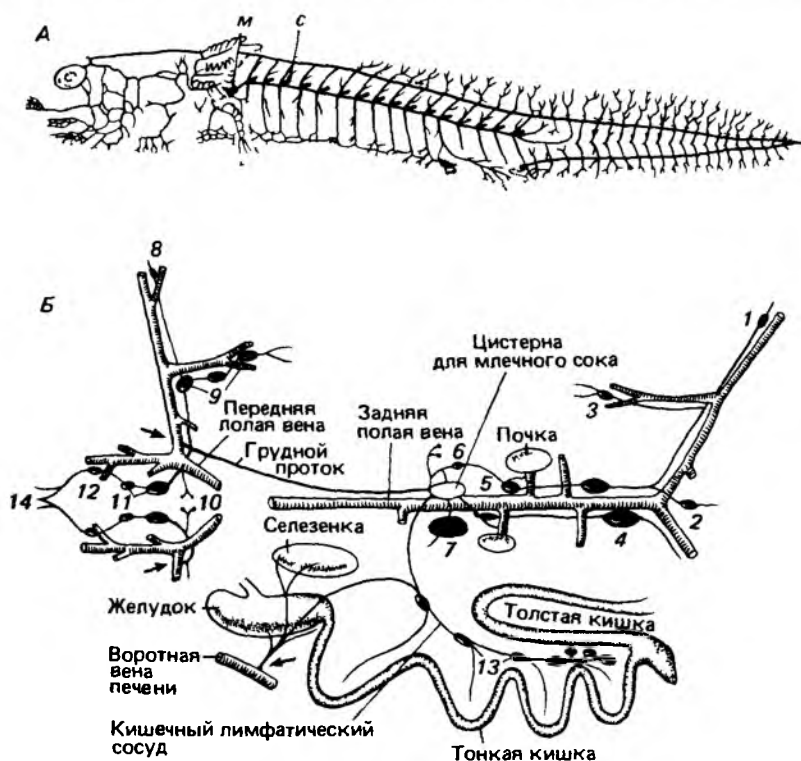


Рис. 348. А. Поверхностные лимфатические сосуды хвостатого земноводного (вид сбоку). Имеются дорсальный, латеральный и вентральный продольные сосуды. Вдоль латерального сосуда располагается серия лимфатических сердец (с). Из этого сосуда лимфа поступает в вены через подмышечный мешок (м). Лимфа из вентрального сосуда поступает через паховый мешок. Б. Схема глубоких сосудов лимфатической системы крысы (передний конец слева; вид снизу). Лимфатическая система выделена черным цветом. Изображены также прилежащие вены. Лимфатические узлы обозначены цифрами. Их названия соответствуют их положению. 1 — коленный; 2 — хвостовой; 3 — паховый; 4 — поясничный; 5 — почечный; 6 — узлы возле цистерны для млечного сока; 7 — кишечный узел; 8 — локтевой; 9 — подмышечный; 10 — грудной; 11 — шейный; 12 — подчелюстной; 13 — брыжеечные узлы; 14 — лимфатическое сосудистое сплетение в области языка и губ. Стрелками показаны точки проникновения лимфы в венозные сосуды (в области впадения подключичной вены в яремную и на воротной вене печени). (А — по Hoyer, Udziela; Б — по Job.)

В соответствии с низким давлением в системе стенки лимфатических сосудов тонкие, и, следовательно, их трудно обнаружить и препарировать без специальной инъекции. Оболочки даже наиболее крупных лимфатических сосудов, состоящие из мышечных и соединительнотканых элементов, настолько тонки, что сопоставимы только с оболочками мельчайших вен. В целом движение лимфы обусловлено движениями тела и различных его органов. У птиц и млекопитающих лимфатические сосуды снабжены многочисленными клапанами, предотвращающими обратное ее течение. У земноводных, пресмыкающихся и некоторых птиц имеются лимфатические сердца — мелкие двухкамерные мышечные структуры, расположенные в местах впадения лимфатических сосудов в вены (рис. 348, А) и активно перекачивающие лимфу в общее кровяное русло. Как правило, такие сердца малочисленны, но у безногих амфибий их может быть около сотни в парных рядах. У хвостатых и бесхвостых земноводных осо-

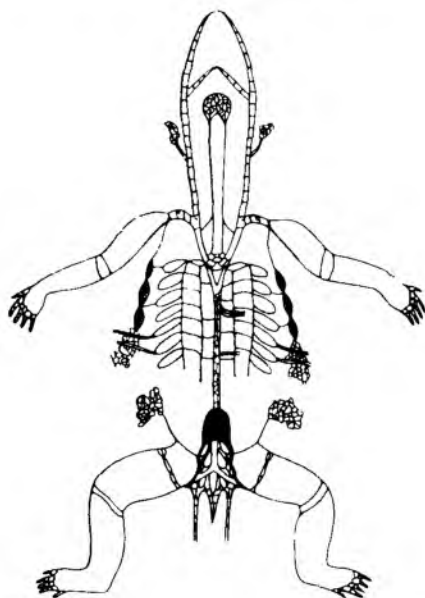


Рис. 349. Схема расположения основных лимфатических стволов крокодила. Несмотря на сложность, настоящая схема представляет собой пример крайнего упрощения. У крокодила (и у других пресмыкающихся) сети лимфатических сосудов окружают многие кровеносные сосуды (срединное сплетение оплетает спинную аорту) и различные органы или размещаются внутри последних (сеть в области горла охватывает гортань) и подстилают кожу (сплетения в задней части боков туловища). Млечные сосуды и многие другие важные компоненты системы не изображены. (По Ottaviani, Tazzi.)

бенно сильно развита пара лимфатических сердец в тазовой области. Она сохраняется у пресмыкающихся и некоторых птиц (в частности, у страуса). Лимфатические сердца находятся также в хвосте костистых рыб. Однако ни у большинства птиц, ни у млекопитающих их не обнаружено. В лимфатической системе могут встречаться расширения сосудов — лимфатические синусы.

У бесчелюстных и хрящевых рыб имеется ряд тонкостенных синусоидов, впадающих в вены, но совсем или почти не соединяющихся с артериями. Хотя не все согласны считать их подлинно лимфатическими структурами, они все же напоминают элементы этой системы, еще очень простой и, возможно, примитивной. Настоящая лимфатическая система имеется у костных рыб и четвероногих. Она сильно развита у земноводных. Здесь лимфатические сосуды весьма многочисленны под кожей как приспособление для защиты от пересыхания. Благодаря лимфатическим сердцам у амфибий идет относительно активная циркуляция лимфы. Очень сложна лимфатическая система пресмыкающихся. Ее многочисленные сосудистые сплетения окружают вены (рис. 349).

У высших позвоночных лимфатические сосуды пронизывают большинство тканей организма, за исключением центральной нервной системы, печени, хряща, зубов, кости и костного мозга. Сильно развиты они в области кишечника. Значение тех из них, что связаны с тонкой кишкой, огромно, ибо, если аминокислоты и углеводы поступают в воротную вену печени, то жиры транспортируются преимущественно лимфатической системой. Возможно, это обстоятельство связано с относительно крупными размерами молекул жиров и с трудностями их проникновения в капилляры тонкой кишки навстречу давлению.

В разных группах животных расположение лимфатических сосудов весьма неодинаково (рис. 348, 349). Они впадают в вены, обычно в дорсальные — кардинальные или полые. Исходно такие соединения могли быть многочисленными и даже более или менее метамерно распределенными. Примерно такая картина преобладает у хвостатых и безногих земноводных; даже у амниот мелкие лимфатические сосуды впадают в вены в различных местах. Однако в целом наблюдается тенденция к концентрации мест впадения лимфы в вены в трех областях: 1) передняя — один или более основных входов в передние кардинальные или яремные вены рядом с сердцем, где давление в венах, конечно же, самое низкое, и поступление в них дополнительной жидкости может происходить практически беспрепятственно; 2) средняя — соединения по ходу задних кардинальных вен или задней полый вены изменчивы, редко встречаются у млекопитающих, но многочисленны у хвостатых земноводных; 3) задняя — у рыб и птиц (но не у млекопитающих) мощный поток лимфы может впадать в вены тазовой области.

От тонкого кишечника по так называемым млечным сосудам оттекает лимфа, богатая жирами, называемая млечным соком, или хилусом. Эти сосуды расположены в брыжейке, и их содержимое внешне напоминает молоко. Вдоль дорсальной поверхности полости тела, параллельно задним кардинальным венам или задней полый вене обычно формируется пара продольных лимфатических, так называемых туловищных протоков, впадающих в названные вены спереди, а иногда сзади и принимающих в себя хилус из млечных сосудов. Парные туловищные протоки характерны для рыб, пресмыкающихся и птиц, но у некоторых рыб и пресмыкающихся и у всех млекопитающих они, как правило, слиты в единый асимметричный проток. По его ходу или в его заднем конце, лежащем в поясничной области, может развиваться крупное расширение — хилезная цистерна (*cisterna chyli*).

Лимфатические сосуды часто сопровождают вены. Некоторые из них, по видимому, развиваются у зародыша как выросты последних, поэтому считалось, что они представляют собой часть эмбриональной венозной системы. Это предположение остается спорным: по крайней мере в постэмбриональный период рост лимфатических сосудов не зависит от роста вен.

Понять функциональный смысл лимфатической системы помогает тот факт, что она хорошо развита у четвероногих, у которых из артериального круга исключены жабры и кровь циркулирует под более высоким давлением, чем у рыб. В результате жидкостям здесь труднее проникнуть из тканей в капилляры навстречу давлению, чем у их рыбообразных предков. Лимфатическая система предоставляет каналы с относительно низким давлением для отведения тканевой жидкости в вены, где давление крови минимально.

СЕРДЦЕ

Для эффективной циркуляции крови необходимо какое-либо мускульное насосное устройство. Большое разнообразие сердец наблюдается у беспозвоночных. У ланцетника целый билатеральный ряд «сердечек» расположен у оснований артериальных жаберных дуг и, кроме того, способна сокращаться брюшная аорта. У миксин имеется дополнительное заднее «сердце»; у всех

прочих позвоночных сердце единственное. Оно занимает вентральное положение в переднем конце туловища, принимает сзади венозную кровь и у низших позвоночных качает ее вперед — в систему артериальных дуг и к жабрам. Исходное сердце состоит из четырех последовательных камер: венозной пазухи, или венозного синуса (*sinus venosus*), предсердия (*atrium*), желудочка (*ventriculus*) и артериального конуса (*conus arteriosus*). У продвинутых групп первая и последняя камеры утрачиваются, а предсердие и желудочек проявляют тенденцию к подразделению.

Сердце расположено вентральнее кишки в особом переднем отделе полости тела. У взрослых животных оно прикрепляется к стенкам этой полости только в местах входа и выхода из него кровеносных сосудов, поэтому может легко изменять свою форму в процессе мощных сокращений. Эта так называемая перикардальная полость во взрослом состоянии (рис. 352; см. также т. 2, с. 7—8) обычно полностью обособлена от основной полости тела, хотя у круглоротых и хрящевых рыб между ними все-таки сохраняются очень узкие соединения.

В целом сердце — это ряд расширений основного кровеносного ствола. Его гистологическая структура, хотя и претерпела крупные изменения, в общих чертах сравнима с наблюдаемой у других кровеносных сосудов. Здесь присутствует тонкая внутренняя выстилка — **эндокард**, а наружная оболочка представляет собой тонкий мезодермальный эпителий — **эпикард**, сходный с выстилкой полости тела. Основная масса сердца — **миокард** — состоит из соединительной ткани и мышцы. Соединительная ткань может быть плотной (особенно вокруг желудочков) и служить своеобразным скелетом. Иногда (например, у различных копытных) в ней развиваются хрящ или кость. В полости желудочка (а иногда и предсердия) можно обнаружить тяжи соединительной или мышечной ткани, соединяющие противоположные стенки сердца и предохраняющие его от чрезмерного расширения под действием давления. Мышечная ткань уже рассматривалась ранее. Между камерами сердца и в областях входа и выхода крови расположены **сердечные клапаны**, в принципе сходные с присутствующими в венах и лимфатических сосудах, но, как правило, более мощные и сложнее устроенные. Они дают крови свободно проходить в одном направлении, но предотвращают ее обратный ток при сокращении сердечной камеры. Часто имеются сухожильные тяжи, ограничивающие вдавливание клапана в закрываемое отверстие. У некоторых высших позвоночных клапаны между желудочком и предсердием обслуживаются даже собственными маленькими мышцами, которые сокращаются вместе со всей сердечной мышцей и обеспечивают сохранение необходимой длины соединительнотканых тяжей при изменении формы желудочка в ходе сокращения.

Само сердце, разумеется, тоже снабжается кровью через разнообразные **коронарные сосуды**, разветвляющиеся в его мышечных стенках. Значение этих сосудов, несмотря на их небольшие размеры, огромно. Закрытие коронарных артерий может привести к внезапной смерти от остановки сердца.

СЕРДЕЧНЫЕ СОКРАЩЕНИЯ. У всех позвоночных, кроме миксин, сердце (венозная пазуха или предсердие) иннервируется волокнами вегетативной нервной системы, которые способны регулировать ритм сердечных сокращений. Однако, поскольку мышца сердца продолжает сокращаться даже тогда, когда его жизнедеятельность поддерживается вне организма, можно считать, что в целом оно

регулирует свою работу самостоятельно. Частота сокращений сильно варьирует, отчасти в связи с изменчивыми потребностями в обеспечении кислородом. Она имеет тенденцию к понижению у крупных животных и к повышению у теплокровных. Так, у трески сердце сокращается приблизительно 20 раз в минуту, у слона — 30, у человека и страуса — около 70, у крысы — 350, у колибри — 600 и более. У представителей низших классов позвоночных четыре последовательно расположенные сердечные камеры сокращаются поочередно, начиная с задней, т. е. первой сокращается венозная пазуха. Распространяющаяся волна сокращения ее мускулатуры служит так называемым водителем ритма для предсердия и т. д. У рыб дополнительный центр стимуляции находится в мышцах атриовентрикулярного клапана. У костистых рыб значение стимуляции венозной пазухи в общем невелико, зато имеется дополнительный водитель ритма в предсердии. У амниот непрерывный переход мышечных волокон от предсердий к желудочкам нарушается, и для управления сердечной деятельностью развивается уникальная проводящая синовентрикулярная система — фактически локальный аналог нервной (рис. 350). Она состоит из тяжей и скоплений особых мышечных волокон, специализированных не для сокращений, а для проведения импульсов, т. е. аналогичных нервам. Синоатриальный узел из такой ткани, расположенный в правом предсердии, запускает сокращение. Стимул отсюда передается преимущественно второму узлу, лежащему в перегородке между предсердиями, откуда так называемый атриовентрикулярный пучок волокон нисходит в мускулатуру желудочков, обуславливая их сокращение. Асимметричное положение водителя ритма можно объяснить с филогенетических позиций: в примитивном сердце стимул распространялся от венозной пазухи, которая впоследствии у амниот была поглощена правым предсердием.

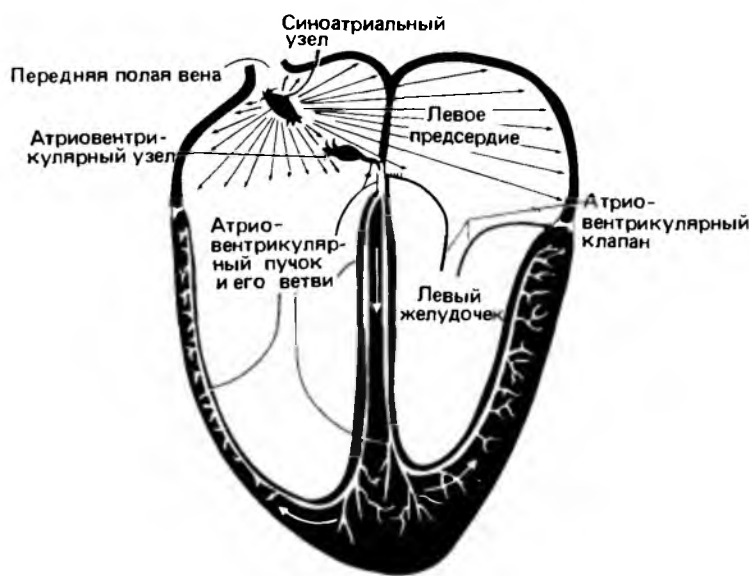


Рис. 350. Схема строения сердца млекопитающего. Вентральная стенка удалена для демонстрации проводящей системы. (Из Carlson, Johnson, *The machinery of the body*, University of Chicago Press.)

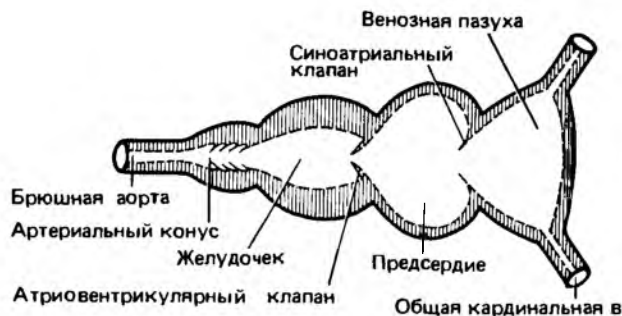


Рис. 351. Схема отделов сердца примитивных позвоночных животных. (По Ihle et al.)

ПРИМИТИВНОЕ СЕРДЦЕ. Сердце типичных рыб представляет собой единую трубку из четырех последовательно расположенных камер. У птиц и млекопитающих оно также четырехкамерное, но камеры здесь не соответствуют исходным, поэтому правильнее было бы считать его двойным насосом, каждая из половин которого двухкамерная. Эволюция сердца сопровождается крупными изменениями, связанными с переходом от жаберного дыхания к легочному, что потребовало перестройки системы кровообращения.

В примитивном сердце позвоночных (рис. 351; 352, А) различают следующие четыре камеры.

1. **Венозная пазуха (венозный синус)** — мешок с тонкими стенками, содержащими мало мышечной ткани. Это главным образом резервуар для сбора венозной крови. Венозная пазуха — самая задняя камера сердца, лежащая неподалеку от перегородки между перикардиальной полостью



Рис. 352. Схематические изображения сердца у различных позвоночных животных (вид слева). Схемы иллюстрируют положение сердца в перикардиальной полости и эволюционные преобразования его отделов. А. Гипотетическое предковое состояние, воспроизводимое исключительно у зародышей (см. рис. 351). Четыре исходных отдела располагаются друг за другом по прямой; все еще сохраняется дорсальная брыжейка сердца. Б. Состояние, характерное для акул; брыжейка отсутствует; предсердие наползает на желудочек сверху, но венозная пазуха сохраняет свое каудальное положение. В. Состояние, характерное для земноводных; пазуха и связанные с ней сосуды переместились вперед. Г. Состояние, наблюдаемое у амниот; венозная пазуха и артериальный конус разделены; сердце прикреплено к стенке перикардиальной полости лишь в своей передней части. (По Goodrich, 1930.)

- и остальным целомом. В нее впадают сзади печеночная вена (или вены) и с боков пара общих кардинальных вен.
2. Предсердие (или ушко¹) — следующая по направлению вперед камера, еще относительно тонкостенная и растяжимая.
 3. Желудочек — основная толстостенная сократимая часть сердца.
 4. Артериальный конус² — толстостенная камера малого диаметра, часто с несколькими группами клапанов.

Все четыре камеры расположены у зародышей низших позвоночных в один продольный ряд. Однако в процессе развития передняя часть сердечной трубки имеет тенденцию к S-образному изгибанию (вниз и иногда вправо), что позволяет совместить значительную длину с компактностью. В результате самые задние камеры сердца, даже у рыб, располагаются, как правило, дорсальнее передних, и предсердие может лежать сверху и спереди желудочка. Последний обычно располагается таким образом, что образует «свободный» задний карман, тогда как вход из предсердия и артериальный выход (через конус) сближены на переднем конце. Подобная «упаковка» маскирует конструкцию сердца, и нередко (см., например, рис. 337, 351) на схемах его изображают «растянутым» до состояния эмбрионального продольного ряда.

Описанный примитивный тип строения характерен для хрящевых рыб; сходно устроено сердце также многих других рыб и круглоротых. Однако уже здесь наблюдаются и незначительные отклонения от этой схемы. Например, у круглоротых венозная пазуха проявляет тенденцию к уменьшению размера, а у костистых рыб практически отсутствует артериальный конус, который в этой группе более или менее замещается луковицей аорты.

ЭВОЛЮЦИЯ РАЗДЕЛЕНИЯ ДВУХ ПОТОКОВ КРОВИ В СЕРДЦЕ (см. рис. 337). Перед двоякодышащими рыбами и земноводными встает трудноразрешимая задача, связанная с заменой жабер на легкие в качестве органов дыхания. Теперь сердце получает кровь двух различных типов: «использованную» венозную от органов тела и «свежую», оксигенированную из легких. Потоки крови этих двух типов необходимо, насколько это возможно, отделить друг от друга и направить по различным путям: венозную — в легкие, «свежую» — к органам тела. Выйдя из сердца, в соответствии с этими двумя направлениями подразделяются артериальные сосуды, но как изолировать потоки внутри единого насоса?

Окончательное решение этой задачи было найдено только на уровне птиц и млекопитающих, но уже двоякодышащие рыбы и земноводные достигли в разделении двух потоков некоторых успехов. У двоякодышащих рыб легочные вены, приносящие кровь от легких, впадают не в венозную пазуху, как прочие вены (и как легочные вены многопера), а прямо и отдельно от прочих в левую часть предсердия. Венозная пазуха, таким образом, остается связанной только с типичной венозной системой; у двоякодышащих рыб и хвостатых земноводных эта камера сохраняет крупные размеры, но у бесхвостых амфибий она умень-

¹ Ушко (auriculum) — термин, часто используемый как синоним предсердия. Обозначает собственно ушкоподобные козырьки предсердий в сердце млекопитающих.

² Часто артериальный конус путают с луковицей аорты (bulbus aortae), развивающейся в проксимальной части брюшной аорты непосредственно спереди от сердца. Для обозначения эмбрионального эквивалента артериального конуса у млекопитающих часто используют термин bulbus cordis.

шается, у пресмыкающихся и птиц либо рудиментарна, либо полностью утрачена, а у млекопитающих она целиком поглощена предсердием.

Вторая линия изменений заключается в постепенном подразделении исходно единого предсердия. Легочный венозный ствол входит в его камеру слева. Разделение предсердия надвое направлено на то, чтобы левая его половина получала только кровь из легких, а правая (в которую открывается венозная пазуха) — типично венозную. У двоякодышащих рыб между двумя половинами предсердия сформирована неполная перегородка, а у типичных земноводных оно уже разделено полностью. Однако у этих форм еще сохраняется единое отверстие, ведущее из предсердия в желудочек. Исходно оно замыкалось парой клапанов. У двоякодышащих рыб это отверстие (уже функционально двойственное) вместо клапанов закрывается специальной подушкой — **атриовентрикулярной пробкой**, отходящей от задней (исходно вентральной) стенки сердца. У земноводных здесь четыре клапана, хотя отверстие еще единое.

Подразделение предсердия было бы все же бесполезным, если бы два потока крови встречались и смешивались в желудочке. У двоякодышащих рыб вдоль его задней стенки развивается неполная перегородка, в сущности продолжающая перегородку предсердия. Сердце современных земноводных устроено проще (рис. 337, А; 353, А), поскольку видимого подразделения желудочка здесь нет. На первый взгляд можно принять это состояние за примитивное, а картину, наблюдаемую у двоякодышащих рыб, — за параллелизм со строением сердца высших позвоночных. Возможно, однако, что более простое сердце земноводных — результат вторичной редукции; имеющиеся данные не позволяют с уверенностью высказаться в пользу какой-либо одной из этих гипотез. У древних земноводных и их рыбообразных предков воздушное дыхание целиком осуществлялось легкими¹. В то же время у большинства современных амфибий

¹ Представление об отсутствии у вымерших амфибий и их рыбообразных предков кожного дыхания едва ли можно считать доказанным — *Прим ред*

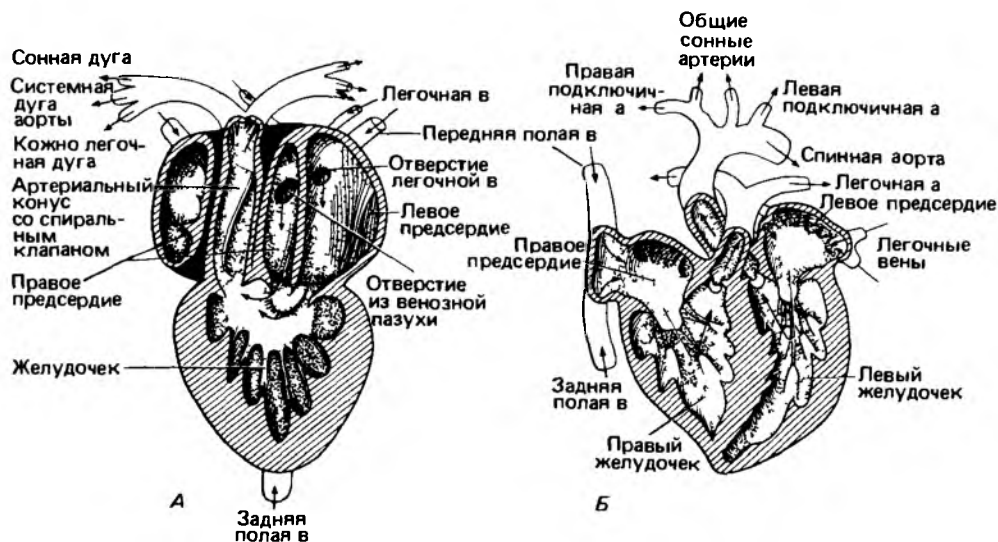


Рис. 353. Схематическое изображение сердца в разрезе. А Лягушка. Б. Типичное млекопитающее. (Частично по Jammes.)

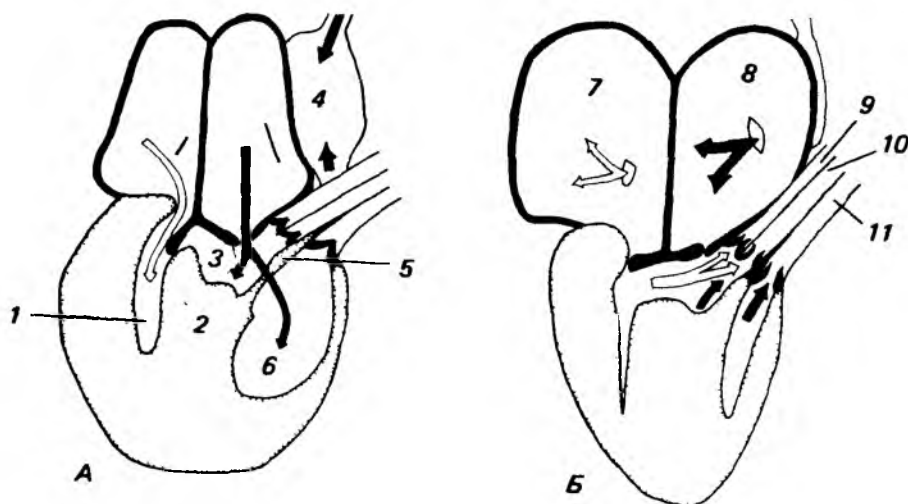


Рис. 354. Схема циркуляции крови в сердце варановой ящерицы; представленная картина характерна не для всех ныне живущих пресмыкающихся, весьма многообразных в отношении способов циркуляции. А. Сердце в момент сокращения (систола) предсердий и расслабления (диастолы) желудочка. Б. В момент диастолы предсердий и систолы желудочка. Белыми стрелками показаны потоки артериальной крови, а черными — потоки венозной. В данном случае желудочек частично подразделен вертикальной перегородкой (2) на артериальную полость (1) и второй объем, который также подразделен другой неполной перегородкой, часто именуемой мышечным гребнем (5), на венозную полость (3) и легочную полость (6). На А черная стрелка обходит свободный край мышечного гребня. 4 — венозная пазуха; 7 — левое предсердие; 8 — правое предсердие; 9 — правая системная дуга; 10 — левая системная дуга; 11 — легочная артерия. (По Webb, Heatwole, deBavay.)

значительная часть газообмена происходит в коже, откуда оксигенированная кровь направляется в правое предсердие. В такой ситуации разделение потоков крови имеет мало смысла. Тем не менее даже здесь они в различной степени разделяются функционально: стенки желудочка имеют ячеистое строение, что ограничивает свободное перемешивание крови. Во многих случаях сонная артерия и системная дуга получают оксигенированную кровь преимущественно из левого предсердия, а сосуды, идущие к легким и коже, заполняются из правого. Однако иногда, по-видимому, происходит значительное перемешивание крови.

В желудочке сердца пресмыкающихся развивается перегородка, или, точнее, две неполные перегородки. Однако у черепах, ящериц и змей между половинами этой камеры сохраняется крупная брешь вблизи мест входа и выхода потоков крови, и смешение потоков крови все-таки возможно. В целом желудочек рептилий устроен крайне сложно (рис. 337, В — крайне упрощенная схема). Он разделен на дорсальную и вентральную части, из коих первая подразделена на левую и правую половины (рис. 354), в некоторых отношениях соответствующие отдельным желудочкам более высокоорганизованных форм; кровь из обоих предсердий поступает в дорсальную камеру. Анатомический осмотр позволяет предположить, что правая системная дуга аорты как будто должна получать оксигенированную кровь из левой половины сердца, тогда как левая системная дуга, как и легочная артерия, — неоксигенированную из правой половины. Однако ситуация не столь проста. Хотя левая системная дуга в определенных условиях и может получать «смешанную» или даже венозную кровь, это случается редко;

обычно в нее попадает *исключительно* артериальная кровь. Тут, кстати, следует отметить, что предположение о необходимости смешения потоков в силу того, что легочное кровообращение не способно справиться с половиной всей циркулирующей крови, не подтверждается экспериментальными исследованиями.

У крокодилов перегородка между желудочками практически полная. Венозная кровь попадает в легочный ствол и в левую системную дугу из правого желудочка, а оксигенированная — в правую системную дугу из левого желудочка. Но даже здесь у основания артериальных стволов сохраняется проход (рис. 337, Г) — **панищево отверстие**. Физиологические исследования показывают, что в большинстве случаев почти вся кровь, попадающая в левую дугу аорты, идет из левого желудочка через это отверстие.

В двух наиболее продвинутых классах позвоночных — у птиц и млекопитающих (рис. 337, Б; 353, Б) — желудочки разделились до конца, и два потока крови наконец-то полностью обособились в сердце. Несомненно, такое преобразование произошло в обоих случаях независимо, поскольку эти классы эволюционировали от разных групп примитивных рептилий. Действительно, маловероятно и даже невозможно, чтобы межжелудочковая перегородка птиц была полностью гомологична таковой у млекопитающих. Как и следовало ожидать, у птиц она во многом напоминает присутствующую у крокодилов, а вопрос о том, насколько этот вывод можно распространить на млекопитающих, в настоящее время интенсивно обсуждается.

Из разделения потоков крови в сердце будет мало проку, если, покидая его, она не будет направляться в надлежащие артериальные сосуды: оксигенированная — к голове и органам тела, венозная — к легким. Выше уже описывалось (см. т. 2, с. 163) подразделение вентрального артериального ствола, связанное с изоляцией этих потоков. Теперь, наконец, можно рассмотреть эволюцию самого переднего отдела сердца — **артериального конуса** — исходной соединительной структуры между желудочком и аортой.

Вначале (это заметно у акул) хорошо развитый конус представлял собой снабженное клапанами трубчатое образование с единственным дистальным выходом в брюшную аорту, а сама аорта была единым стволом (во всяком случае, ее задний отрезок). Как отмечалось ранее, у четвероногих она разделяется, т. е. по крайней мере легочные артерии шестой артериальной дуги изолируются от лежащих спереди от них дуг, несущих кровь к голове и органам тела. Необходимо обеспечить разделение крови и в артериальном конусе — самой передней из камер сердца. Уже у двоякодышащих рыб и земноводных он видоизменяется. Если исходно в нем находились простые, типичные для сердца клапаны, то у этих примитивных легочных животных по всей длине конуса развивается закрученный «спиральный клапан», частично подразделяющий его на два канала (рис. 337, А; 353, А), причем у южноамериканской двоякодышащей рыбы и земноводных конус разделен на протяжении части своей длины полностью. Структура и особенности работы сердца таковы, что венозная кровь направляется преимущественно в один из двух каналов, а оксигенированная кровь — в другой; первый проводит кровь главным образом в легочный ствол, второй — в дуги, ведущие к голове и органам тела. Таким образом, у двоякодышащих рыб и земноводных, несмотря на неполное разделение сердца, потоки крови оказываются в некоторой степени разобщенными.

У амниот артериальный конус редуцируется и неразличим у взрослых животных. Отчасти он может поглощаться желудочком, а отчасти — подразделяться, образуя основания главных артериальных стволов: трех у пресмыкающихся, двух у птиц и млекопитающих (рис. 337, Б—Г). За счет того что артериальные стволы подобным образом преобразуются и напрямую соединяются у птиц и млекопитающих с полностью разделенными желудочками, происходит полная изоляция двух кругов кровообращения. Через правую половину сердца кровь направляется из тела в легкие, через левую — из легких в тело.

Таким образом, включение легких в систему кровообращения продвинутых рыб нарушило работу простой кровеносной системы примитивных позвоночных и создало «проблему», оказавшуюся трудноразрешимой для эволюционно продвинутых форм. Двоякодышащие рыбы, земноводные и пресмыкающиеся еще и сегодня не справились с ней полностью, хотя, очевидно, что и найденные этими группами половинчатые решения позволили им выжить и даже в свое время преуспеть. Кстати, «полного» решения ни для двоякодышащих рыб (использующих для дыхания наряду с легкими жабры), ни для земноводных (пользующихся с этой же целью наряду с легкими кожей) и не может существовать; почти при любой системе будет происходить смешение: в одном организме совмещены два или более разнородных органов дыхания. В определенных условиях переброс крови из одной половины сердца в другую, вероятно, выгоден, поскольку различные способствующие ему механизмы сохраняются и совершенствуются. Только у птиц и млекопитающих круги кровообращения полностью разделены: единый насос, каким сердце было исходно, превратился в двойной, и каждая половина эффективно выполняет свою собственную задачу.

РАЗВИТИЕ СЕРДЦА (рис. 355). Уже отмечалось, что у типичных зародышей позвоночных первыми развиваются желточные сосуды. Со временем они сливаются, образуя подкишечную вену, несущую кровь вперед под кишкой. Сердце формируется по ходу этой продольной трубки и занимает как у зародышей, так и у взрослых низших позвоночных стратегически важное положение около ее переднего конца, непосредственно позади жаберного аппарата. Потребность в насосе для осуществления циркуляции возникает на ранних стадиях онтогенеза, и у зародышей форм с особенно богатыми желтком яйцами функционирование

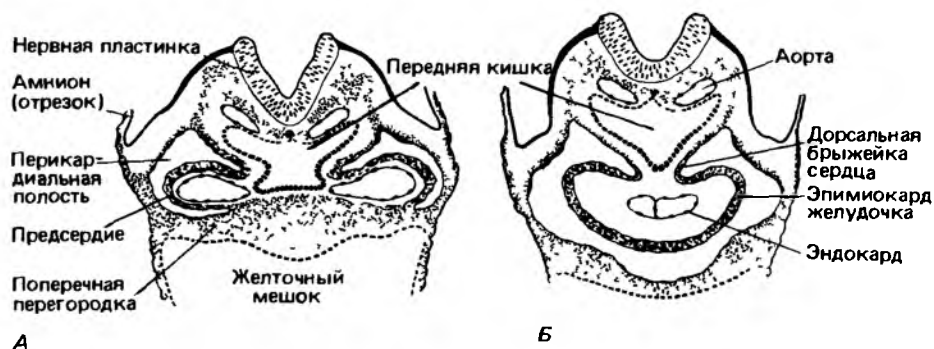


Рис. 355. Поперечные срезы зародыша млекопитающего, на которых представлена ранняя стадия формирования сердца, еще до слияния двух подкишечных сосудов, дающих ему начало. А. Срез на уровне предсердия; сосуды лежат еще далеко один от другого. Б. Далее вперед, в области желудочка, сосуды соприкасаются, помещаясь в единой перикардальной полости, но еще не объединены. (Из Arey.)

сердца может начаться еще до слияния обеих желточных вен; в этом случае оно некоторое время представляет собой парный орган. В мезодерме боковых пластинок по обе стороны от зачатка сердца развиваются целомические полости. Перитонеальная выстилка этих полостей обрастает сердечную трубку. Она дает ей наружную эпикардальную оболочку, служит источником мезенхимы, из которой развивается сердечная мышца, и образует брыжейки — мезокарды (*mesocardia*). Вентральный мезокард существует недолго (если вообще развивается); на ранних стадиях развития исчезает и дорсальный мезокард, в результате чего образуется единая перикардальная полость.

Вскоре позади сердца формируется поперечная перегородка (см. т. 2, с. 7—8), которая у большинства позвоночных изолирует перикардальную полость от остального целома. Рядом с перегородкой в подкишечный сосуд впадает пара вен (общих кардинальных), нисходящих от дорсальных областей тела. Их впадение вызывает расширение задней части сердца, которая превращается в венозную пазуху. Тем временем во впереди лежащей части сердечной трубки намечается серия вздутий, разделенных перехватами. Это, если последовательно перечислять, начиная сзади,— предсердие, желудочек и артериальный конус. Одновременно трубка удлиняется и изгибается, как описано выше при рассмотрении диффинитивных камер, и желудочек теперь оказывается в постероventральном положении относительно предсердия, смещаясь, кроме того, несколько вправо.

В ходе описанных преобразований сердце зародыша приобретает общие структурные черты, свойственные типичным рыбам, и для картины, наблюдаемой у взрослых представителей этой группы, недостает только клапанов. Однако у высших позвоночных дифференцировка идет дальше. Мы уже рассматривали филогенетические этапы подразделения и перестройки сердечных камер в ходе приспособления к дыханию легкими с вытекающей отсюда необходимостью обособления двух потоков крови. В различных классах четвероногих онтогенез в целом рекапитулирует филогенез. Например, при развитии сердца млекопитающих основные изменения включают: 1) подразделение предсердия, желудочка и первоначально единого соединяющего их отверстия; 2) поглощение венозной пазухи правым предсердием; 3) обособление легочных вен и установление прямой связи их с левым предсердием; 4) подразделение артериального конуса на легочный ствол, выходящий из правого желудочка, и главную аорту, выходящую из левого желудочка. Однако, как будет показано ниже, различия в механизмах дыхания у амниот до и после рождения определяют некоторые особенности эмбрионального развития их сердца, не имеющие филогенетических параллелей.

КРУГИ КРОВООБРАЩЕНИЯ

В предшествующих разделах этой главы компоненты системы кровообращения описывались по отдельности. Ниже мы коротко в общих чертах рассмотрим эволюционные преобразования кровеносной системы в целом, уделяя особое внимание кровяному давлению и капиллярным сетям (рис. 356).

Как и при любом перемещении жидкости по трубам, трение крови о стенки сосудов ослабляет давление, создаваемое насосом (сердцем). Капилляры, конечно же, составляют ту часть кровеносной системы, где потери давления наибольшие.

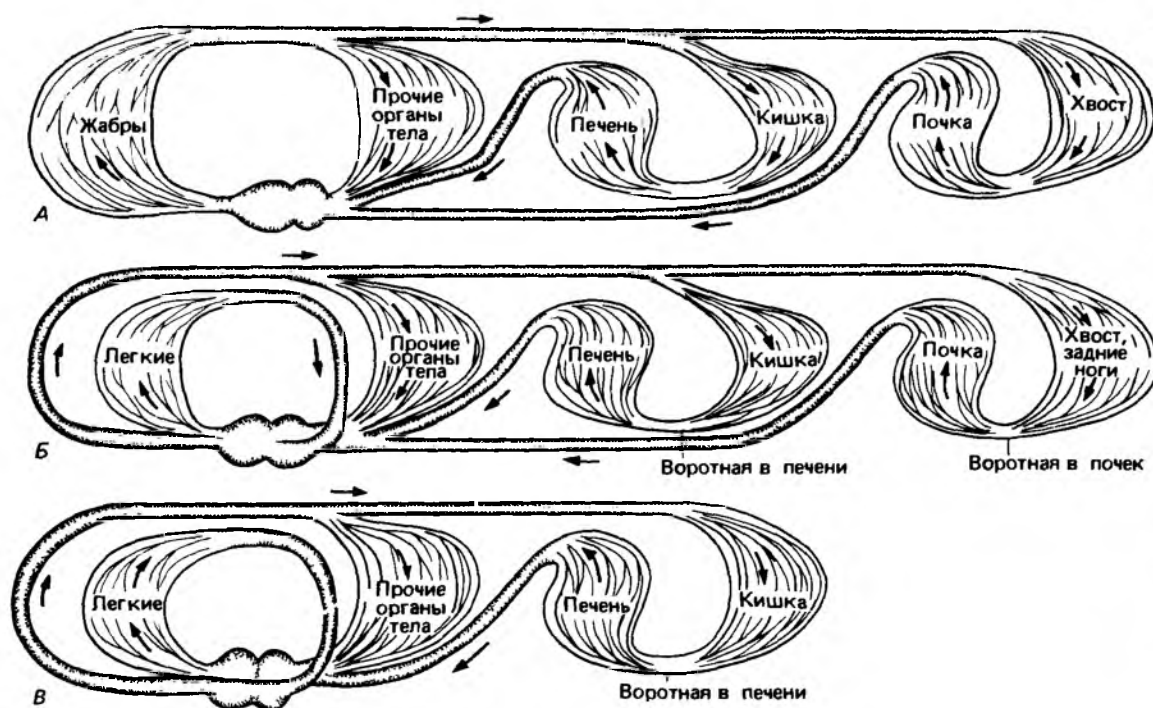


Рис. 356. Обобщенные схемы кругов кровообращения и включенных в них капиллярных сетей у типичной рыбы (А); земноводного или пресмыкающегося, утратившего жаберную сеть капилляров и получившего легочный круг кровообращения (Б); млекопитающего, утратившего воротную систему почек и обладающего полным разделением системного и легочного кругов (В).

Как правило, у первичноводных позвоночных каждая покидающая сердце капля крови должна пройти до своего возвращения в этот орган по крайней мере через две капиллярные системы: сначала в жабрах, где происходит резкий спад давления, а затем, после объединения потока в аорте, — в тканях тела. При этом значительная часть крови, возвращаясь к сердцу, дополнительно пропускается через воротную систему печени (у всех форм), а у рыб также через воротную систему почек, т. е. встречает на своем пути фактически не две, а три капиллярные сети, теряя в каждой из них значительную долю давления.

С появлением в сердечно-сосудистой системе легочного круга и утратой взрослыми земноводными жаберного дыхания эффективность кровообращения сильно повышается. Жаберная капиллярная сеть исчезает, и кровь поступает непосредственно к тканям тела с незначительной потерей давления. Возвращаясь к сердцу от легких и от большинства органов, она завершает круг, пройдя не более одной системы капилляров. Правда, кровь, омывающая задний конец тела или кишку, все же должна пропускаться на обратном пути через воротную систему (печени или почек), но даже в этом случае происходят только два капиллярных спада давления, а не три.

Редукция воротной системы почек у пресмыкающихся и птиц и ее утрата млекопитающими еще больше повышают эффективность кровообращения. У млекопитающих через два капиллярных сплетения проходит только кровь, омы-

вающая кишечник. Ко всем прочим областям тела ¹ она направляется непосредственно из сердца и на обратном пути поступает прямо в него, т. е. единственные капилляры, встречающиеся на ее пути, находятся в органе, который она омывает.

Замена жаберного аппарата легкими в конце концов привела, по-видимому, в силу счастливой случайности, к появлению более эффективной сердечно-сосудистой системы. С другой стороны, развитие у высших позвоночных лимфатической системы, возможно, представляет собой реакцию на затруднения с отведением жидкостей от тканей тела, вызванные повышением давления в сосудах кровеносной системы.

ЗАРОДЫШЕВОЕ КРОВООБРАЩЕНИЕ

В предыдущих разделах этой главы уже упоминалось о развитии различных кровеносных сосудов у зародышей. Здесь мы попытаемся обрисовать общий ход развития сердечно-сосудистой системы (хотя это неизбежно потребует некоторых повторений), уделив особое внимание ряду сосудов, не сохраняющихся у взрослых животных, но обязательно присутствующих в мешках и мембранах полилецитальных зародышей. Необходимо подчеркнуть, что эмбриональная сердечно-сосудистая система не может развиваться так, как будто единственное ее назначение — достижение дефинитивного состояния. Она должна быть функционально эффективной в любой момент каждого зародышевого и личиночного периода. Следует также отметить, что во многих местах (например, в конечностях, рис. 357) кровеносная система развивается сперва в виде неупорядоченной се-

¹ Существуют, правда, еще мелкие воротные системы (например, гипофизарная), но через них проходит очень незначительное количество крови.

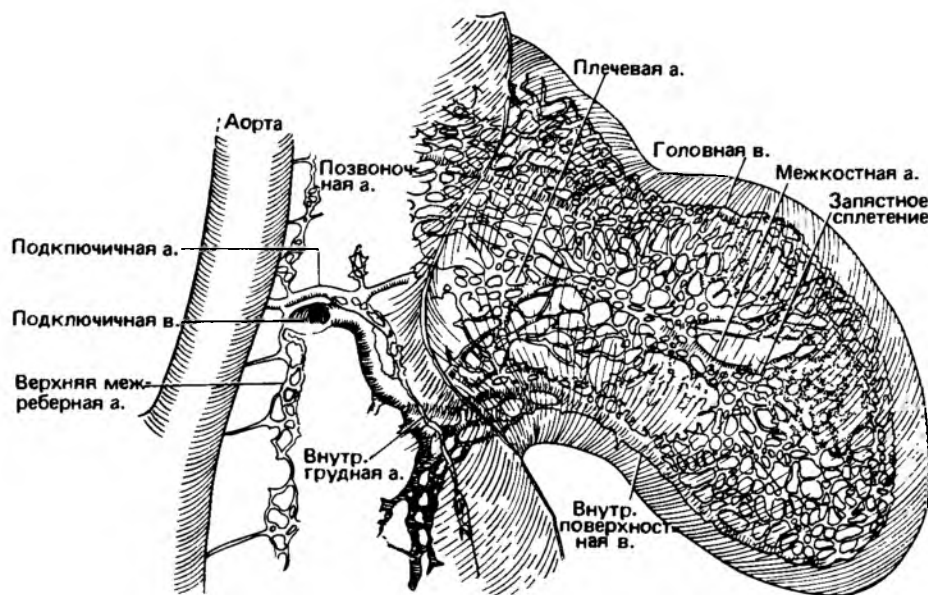


Рис. 357. Ранняя стадия развития передней конечности у зародыша свиньи, показывающая способ формирования кровеносной системы конечности. Видна сеть переплетающихся мелких сосудов, из которых позднее разовьются основные сосуды взрослого животного. Случайный выбор тех или других каналов в качестве дефинитивных определяет существование вариантов и уклонений. (Из Woollard.)

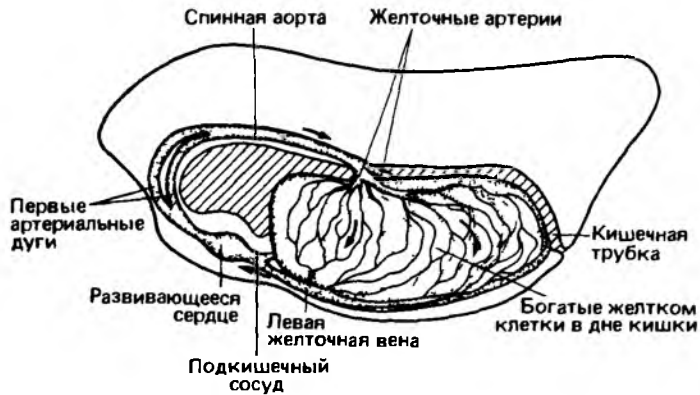


Рис. 358. Схема кровообращения у раннего головастика лягушки. Источники питания все еще служат богатые желтком клетки кишки, и желточное кровообращение имеет важное значение.

ти, в которой только на более поздних стадиях обозначаются крупные сосуды.

Относительно неспециализированный ход развития сосудов (рис. 358) наблюдается у таких низших позвоночных, как земноводные и двоякодышащие рыбы. Их яйцо содержит не очень много желтка, быстро формируется нормальная форма тела, и общая картина не осложняется присутствием сложных внезародышевых оболочек. В основных чертах схема циркуляции крови у позвоночных (в отличие от кольчатых червей) такова: кровь течет вперед в вентральной части тела под кишкой, затем направляется вверх, и возвращается назад под кишкой. У земноводных и двоякодышащих рыб в первую очередь появляются вентральные компоненты системы. Под перегруженной желтком кишкой формируются мелкие сосуды, которые, направляясь вперед, собираются в пару желточных вен, объединяющихся (по крайней мере в своей передней части) с образованием подкишечного сосуда. Самая передняя часть преобразуется в брюшную аорту, а непосредственно следующая за ней вскоре дифференцируется в сердце. Позднее в более каудальную часть этого вентрального сосуда внедряются ткани печени, разбивающие его на отдельные синусоиды. Вентральный ствол между такой «воротной системой» печени и сердцем становится печеночной веной, а позади развивается воротная система печени, у взрослых животных отводящая кровь от кишки.

Еще до того как вентральные сосуды далеко продвинутся в своей дифференцировке, появляется дорсальный артериальный ствол, который, направляясь назад, замыкает кровеносную систему, возвращая кровь стенкам кишки. Спереди от развивающегося сердца от переднего конца подкишечного сосуда отходят ветви, изгибающиеся вверх по обеим сторонам передней части кишки и направляющиеся к дорсальной области тела. Под хордой (и нервной трубкой) над кишкой они поворачивают назад, давая нисходящие ответвления, по которым кровь огибает кишку, чтобы снова влиться в желточную систему. Передняя часть вентрального сосуда становится брюшной аортой. Пара петель, охватывающая головную кишку, — это первые артериальные глоточные дуги (рис. 339). Затем в ходе развития позади них появляются следующие артериальные петли. При оформлении жаберного аппарата они могут прерываться в результате дифференцировки его капиллярных систем. Передние дуги уже на ранних стадиях развития атрофируются или модифицируются. Дорсальный сосуд представляет собой спинную аорту, а его продолжение вперед — внутренние сонные артерии. Первоначально эта аорта может представлять собой парную структуру, и ее

производные остаются парными в самом переднем отделе головы взрослого животного. Однако на большей части длины тела два сосуда рано сливаются в единую срединную аорту. Первые ее ветви, направляющиеся вниз вокруг кишки, исходно парные. По мере уменьшения размеров кишки относительно всего тела они сливаются и следуют вниз по брыжейке в виде срединных сосудов, преобразующихся в чревную, брыжеечную и другие артерии взрослых животных.

С формированием подкишечного сосуда, аорт и соединений между ними завершается развитие первичной кровеносной системы. Надо отметить, что она преимущественно висцеральная, т. е. связана в первую очередь с кишкой. С ростом мезодермальных структур и нервной системы появляется необходимость в сосудах для обеспечения кровью наружной «трубки» тела, т. е. в соматической кровеносной системе. В ней источником артериального кровоснабжения остается спинная аорта, дающая ответвления вбок — к осевой мускулатуре, почкам и гонадам и вверх — к нервной трубке. Капиллярные сети, развивающиеся по обе стороны от аорты, сливаются в выносящие венозные сосуды — парные задние и передние кардинальные вены, которые приобретают связь с сердцем благодаря формированию нисходящих стволов — общих кардинальных вен — по одному с каждой стороны туловищного отдела. У высших позвоночных передние кардинальные вены преобразуются незначительно — в парную (или единую переднюю полую вену). Задние кардинальные вены, как отмечалось выше, претерпевают у двоякодышащих рыб и четвероногих серьезные изменения, становясь задней полую веной. У каждого зародыша такие изменения включают встраивание воротной системы почек, которая вновь исчезает у млекопитающих во взрослом состоянии. Прочие элементы соматического кровообращения — артериальные и венозные сосуды конечностей и (у большинства низших позвоночных) брюшные вены, отводящие кровь от нижней части стенок тела.

У форм, яйца которых содержат большое количество желтка, — пластиножаберных и амниот — присутствует система внезародышевого кровообращения, образованная сосудами, соединяющими зародыш с желточным мешком, а у амниот — с аллантоисом или плацентой. Наличие этих структур осложняет картину эмбрионального развития (рис. 359).

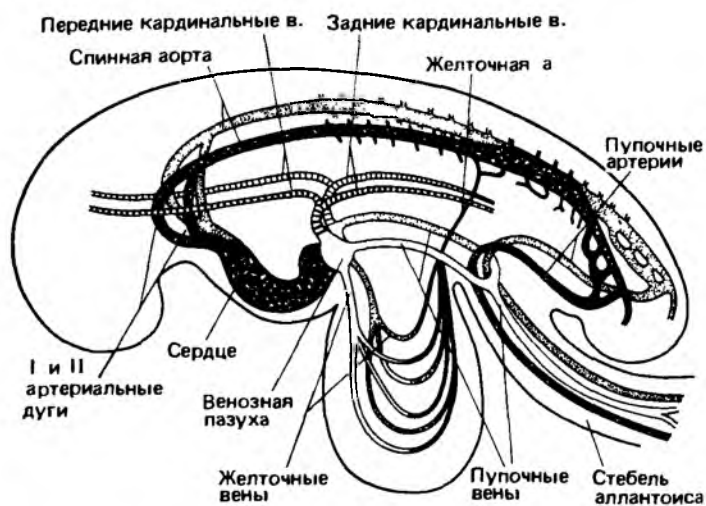


Рис. 359. Кровеносные сосуды зародыша млекопитающего. (По Arey.)

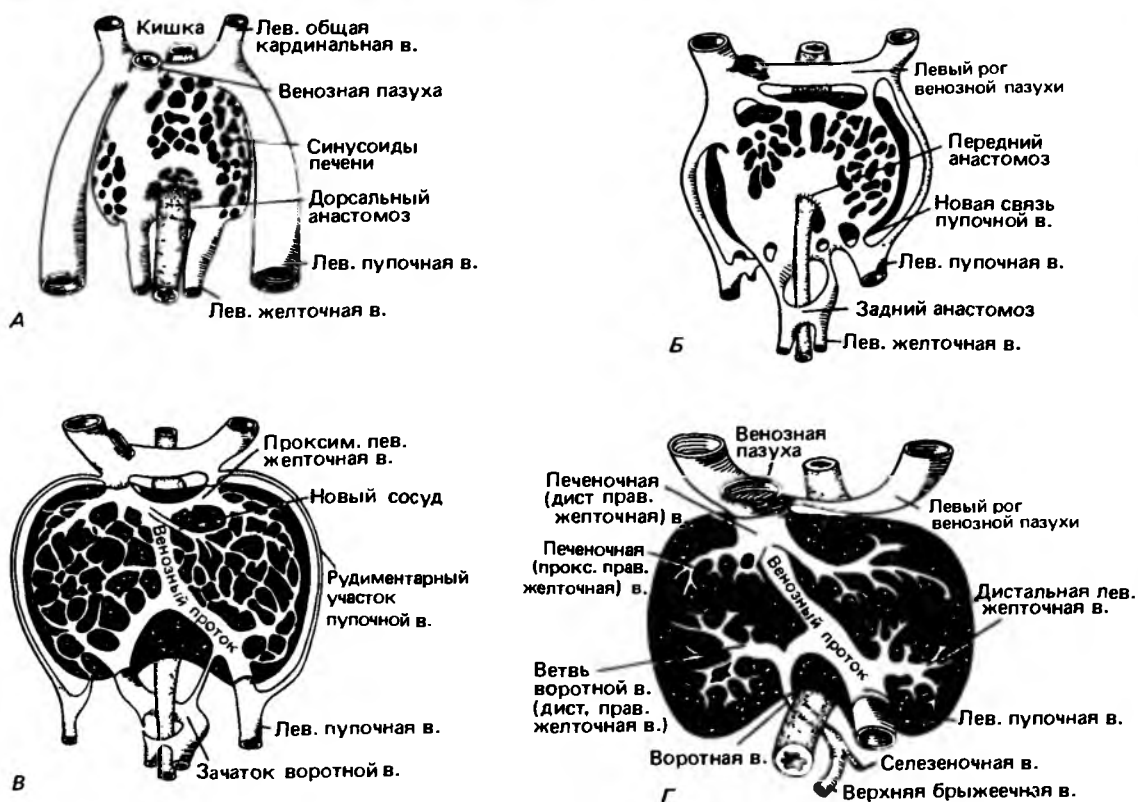


Рис 360. Схемы строения печеночной области у зародышей человека на последовательных стадиях развития (4,5; 5; 6 и 9 мм в длину), отражающие эмбриональные преобразования желточных и пупочных вен (вид снизу). Кишечная трубка выделена точками. На А желточные вены, идущие от желточного мешка, хорошо развиты и пронизывают ткань печени; на Б—Г представлен процесс их преобразования в воротную систему. Пупочные вены (от плаценты) хорошо развиты уже на А, но на этой стадии впадают прямо в венозную пазуху. На более поздних стадиях эти вены соединяются с сетью сосудов печени, и большая часть приносимой ими крови проходит через венозный проток. Правая пупочная вена редуцируется. Левая сохраняется вплоть до рождения, однако вскоре она, так же как и венозный проток, подвергается редукции. Система задних кардинальных вен, которые располагаются дорсально от печени, не показана. (Из Arey.)

Как у пластоножаберных, так и у амниот полость кишки сначала ограничена снизу не дном из заполненных желтком клеток, а непосредственно массой желтка. Вследствие этого в крыше желточного мешка с обеих сторон от кишки развиваются парные желточные вены, несущие питательные вещества к телу. Вплоть до относительно поздних стадий эмбрионального развития формирование единого подкишечного ствола здесь просто невозможно, и вентральные сосуды (а часто также сердце) долгое время существуют в виде парных структур. Сосуды, возвращающие кровь из спинной аорты — желточные артерии (*arteriae vitellinae*), — также долго остаются парными. Хорошо развитая система желточных вен и желточных артерий наблюдается в течение всего зародышевого периода у пластоножаберных, пресмыкающихся и птиц. У млекопитающих, несмотря на отсутствие в желточном мешке желтка, на ранних стадиях эмбриогенеза формируются и некоторое время сохраняются сходные сосуды.

У амниот вторая группа заслуживающих внимания зародышевых сосудов проходит вдоль стебелька аллантаоиса (эмбрионального легкого пресмыкающихся и птиц). Парные аллантаидные, или пупочные, вены входят в тело зародыша и направляются вперед в нижней части его боковых стенок. Здесь они, по-видимому, соответствуют латеральным (брюшным) венам низших позвоночных. У ранних зародышей эти вены направляются прямо к сердцу, как и латеральные вены акул, а на более поздних стадиях развития они спереди углубляются в тело, входят в печень и образуют (вместе с желточными венами) часть ее воротной системы (рис. 360), как брюшная вена земноводных и пресмыкающихся. Однако суммарный приток крови из желточных и пупочных вен, по-видимому, слишком велик для синусоидов печени, и у зародышей амниот большая часть крови проходит через печень по прямому, так называемому венозному потоку (*ductus venosus*). Соответственно пупочным венам от задней части спинной аорты отходят парные аллантаидные, или пупочные, артерии (*arteriae umbilicales*). В противоположность желточным сосудам они спускаются к стебельку аллантаоиса по стенкам тела, а не в области кишки. У млекопитающих этот стебелек становится соединением между зародышем и плацентой, и аллантаидные сосуды приобретают огромное значение, так как обеспечивают зародыш питанием и кислородом. В этом классе позвоночных кровообращение желточного мешка постепенно сокращается, и желточные сосуды исчезают.

Аллантаидные, или пупочные, сосуды амниот сохраняются вплоть до момента рождения, когда они резко прекращают свое функционирование, перекрываясь в том месте, где покидают тело. Их внутренние компоненты, как и венозный проток в печени, вскоре исчезают.

Поскольку у амниот кислород доставляется зародышу пупочными венами, внезапное начало работы легочных сосудов в момент вылупления или рождения требует специальной перестройки эмбрионального кровообращения. Легочные вены и артерии развиваются у зародыша на довольно ранних стадиях, но кровь большей частью направляется в обход этих сосудов. Уже отмечалось, что верхняя часть легочной дуги, от которой начинаются собственно легочные артерии, остается у зародышей амниот неперекрытой, и кровь, следующая из сердца по шестым дугам, не обязательно попадает в легкие, а может направляться в спинную аорту и попадать в общую систему кровообращения тела. У пресмыкающихся и птиц этот артериальный (или боталлов) проток парный, а у млекопитающих присутствует только с левой стороны (см. рис. 339, Д, Е). Находящееся на другом конце легочного круга левое предсердие зародышевого сердца не получает достаточного количества крови, поскольку сюда впадают лишь легочные вены, по которым она практически не течет. На помощь приходит то обстоятельство, что на эмбриональной стадии у всех амниот перегородка между двумя предсердиями неполная, и кровь из правого предсердия может перетекать в левое в количестве, достаточном для нормальной работы системы.

В момент рождения происходит резкое изменение легочного кровообращения. У птиц, млекопитающих и у большинства пресмыкающихся боталлов проток быстро закрывается и вся кровь, поступающая в легочную дугу, проталкивается в легкие. Возвращение этой крови в сердце гарантирует заполнение левого предсердия, что обеспечивает увеличение давления в этом предсердии до уровня, способствующего быстрому закрыванию отверстия между двумя предсердиями.

Глава 15

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Надо полагать, что все клетки способны воспринимать раздражения и реагировать на них, иными словами регистрировать состояние окружающей среды и его изменения. Однако, если адекватный ответ на раздражитель должен исходить от всего организма в целом или от органов (желез или мышц), удаленных от рецепторов, то необходим канал связи между этими частями тела. Такая связь может быть основана на действии гормонов, но, как правило, ее осуществляет нервная система. Окончания нервных волокон сами способны к непосредственному восприятию, но чаще эту функцию у позвоночных выполняют специализированные сенсорные (чувствительные) клетки, имеющие преимущественно эктодермальное происхождение и нередко объединенные в более или менее сложные органы. Последние настроены на специфические физические и химические стимулы и связаны с нервами, проводящими раздражение к специальным областям центральной нервной системы.

В анатомии такие чувствительные нервы подразделяют на две группы: 1) **соматические чувствительные нервы**, проводящие импульсы (осознаваемые человеком) от «наружной оболочки» тела (кожи и других поверхностей) и мышц; 2) **висцеральные чувствительные нервы**, проводящие импульсы (у человека редко достигающие сознания, кроме, конечно, желудочной боли и подобных ей ощущений) от внутренних органов. В физиологии обычно классифицируют рецепторы в соответствии с неврологической схемой. **Экстероцепторами** называют те чувствительные структуры кожи и специальных органов чувств, которые получают информацию из окружающей среды. **Проприоцепторы** располагаются в поперечнополосатых мышцах и сухожилиях. **Интероцепторы** обнаруживаются в других внутренних органах. Первые два типа, как правило, связаны с соматическими чувствительными нервами, третий — с висцеральными чувствительными нервами.

ПРОСТЫЕ ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Одно из широко распространенных чувств — **чувство боли**, — судя по всему, не требует для своего восприятия какого-либо особого органа. Как следует из нашего собственного опыта, боль неспецифична — она вызывается разнообразными физическими и химическими причинами. Это ощущение порождается прямым раздражением окончаний чувствительных нервов. У всех позвоночных эти нервные окончания, по крайней мере в коже, по-видимому, также чувствительны к прикосновениям. У рыб и амфибий чувствующими элементами кожи в основном (за исключением сложных органов чувств) служат свободные нервные окончания.

ЧУВСТВУЮЩИЕ ТЕЛЬЦА. Многие «простые» ощущения воспринимаются мелкими чувствительными структурами, которые могут располагаться практически в любой части тела — в коже, мышцах, внутренних органах. Особенно хорошо они развиты у птиц и млекопитающих. Напротив, у амфибий имеется лишь небольшое число чувствительных телец, а у рыб они совершенно неизвестны. В большинстве своем тельца имеют столь малые размеры, что их изучение — скорее удел гистолога, вооруженного микроскопом, нежели анатома со скальпелем. Их форма и строение весьма разнообразны (рис. 361). Обычно они включают специализированные клетки, с которыми связан запутанный клубок нервных окончаний. Такие тельца часто обнаруживаются в соединительных тканях, но сходные чувствительные структуры могут находиться и в эпителии (например, специальные тактильные клетки в эпидермисе млекопитающих).

Точное определение функций мелких и разнообразных телец такого типа затруднено. Конечно, некоторое представление можно вынести из нашего собственного чувственного опыта и путем экстраполяции сделать приблизительные выводы о чувствах у других млекопитающих и с меньшей степенью достоверности — у представителей прочих классов позвоночных. Кожа млекопитающих наряду с восприятием боли характеризуется по крайней мере еще четырьмя типами чувствительности — к теплу, холоду, прикосновениям и давлению. Считалось, что их воспринимают различные типы телец, но такое заключение во многих случаях представляется сомнительным. Однако можно с уверенностью утверждать, что широко распространенные тельца Пачини (рис. 361, В) восприни-

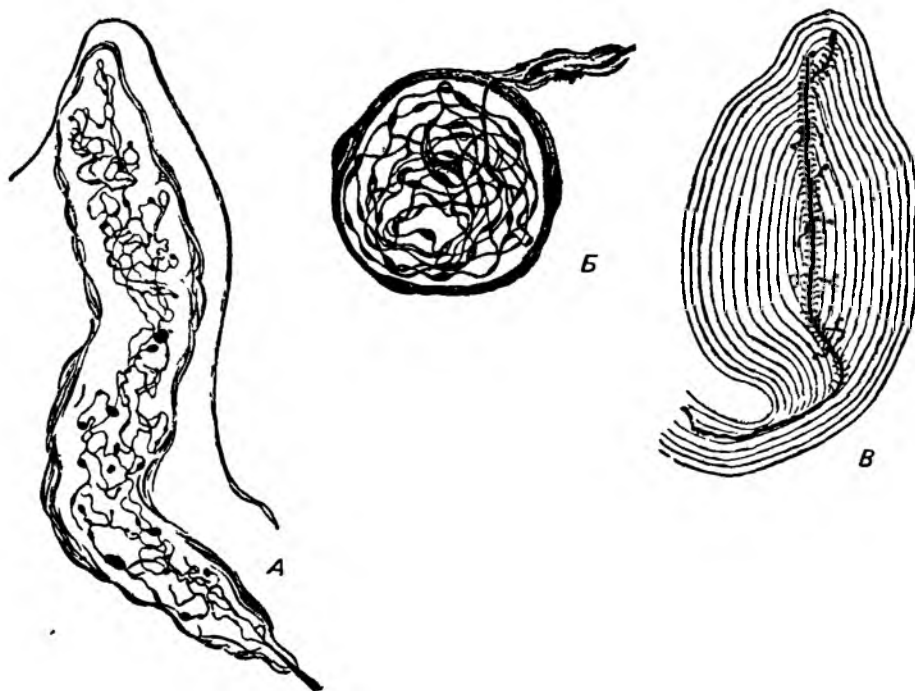


Рис. 361. Некоторые из органов чувств, характерных для тканей млекопитающих. А. Осязательное тельце (тельце Мейснера) из соединительной ткани кожи. Б. Концевая колба Краузе, воспринимающая холод. В. Тельце Фатер-Пачини, реагирующее на давление и растяжение. (Из Ranson, по Dogiel, Sala, Böhm-Davidoff, Huber.)



Рис. 362. Мышечное веретено. (По Windle, Textbook of Histology, McGraw-Hill.)

мают давление. Они относительно крупны — достигают одного миллиметра в длину и напоминают луковицу концентрическим расположением слоев соединительной ткани. У млекопитающих важную роль в восприятии прикосновений играют сложно извитые нервные окончания, окружающие основания волос (особенно вибрисс). Интероцепторные тельца нескольких типов имеются во внутренних органах и в промежутках между ними, но характер ощущений, воспринимаемых ими, трудно определить. Сосуды, принадлежащие к системе артериальных дуг (в частности, сонные артерии у млекопитающих), регистрируют такие параметры, как давление крови и ее химический состав (содержание двуокиси углерода).

Проприоцептивная (по физиологической терминологии) чувствительность обеспечивается сенсорными структурами, расположенными в поперечнополосатых мышцах и сухожилиях, — мышечными веретенами и сухожильными органами. Проприоцепторы неизвестны у рыб, но имеются у всех четвероногих. У низших четвероногих окончания чувствительных нервов просто обвивают мышечные или сухожильные волокна. Однако у млекопитающих мышечные веретена состоят из более тонких и несколько специализированных мышечных волокон, окруженных клубком окончаний чувствительных нервов и заключенных в продолговатую соединительнотканную оболочку (рис. 362). Эти мышечные и сухожильные структуры являются основой «мышечного чувства». Они дают центральной нервной системе сведения о степени сокращения или растяжения мышц. Эти данные необходимо передать прежде, чем по двигательным нервам мышце будет отдана следующая правильная команда. Кроме того, мышечные веретена являются для животного источником информации о положении в пространстве различных частей его тела; эта информация, как нам хорошо известно из собственного опыта, может быть получена без помощи других сенсорных структур и исходит (в отсутствие контактов с другими объектами) от частей нашего тела, в которых имеются поперечнополосатые мышцы или их сухожилия.

ВКУС. Простые чувства — это главным образом ответы на физические раздражители. Чувство вкуса представляет собой ответ на химические раздражители. Кожа примитивных водных позвоночных в известной степени чувствительна к химическим раздражителям, причем рецепторами, очевидно, являются просто свободные окончания нервных волокон. Рецепторами вкуса — чувства, развитого наиболее сильно, — служат небольшие вкусовые луковицы (*caliculi gustatorii*), которые обычно имеют вид компактных скоплений продолговатых клеток, как правило, эктодермального происхождения, погруженных в эпителий (рис. 363, А). В этих луковицах различают два типа клеток — опорные и чувствительные. Каждая вкусовая клетка имеет чувствительный волосовидный вырост. Вкусовые лу-

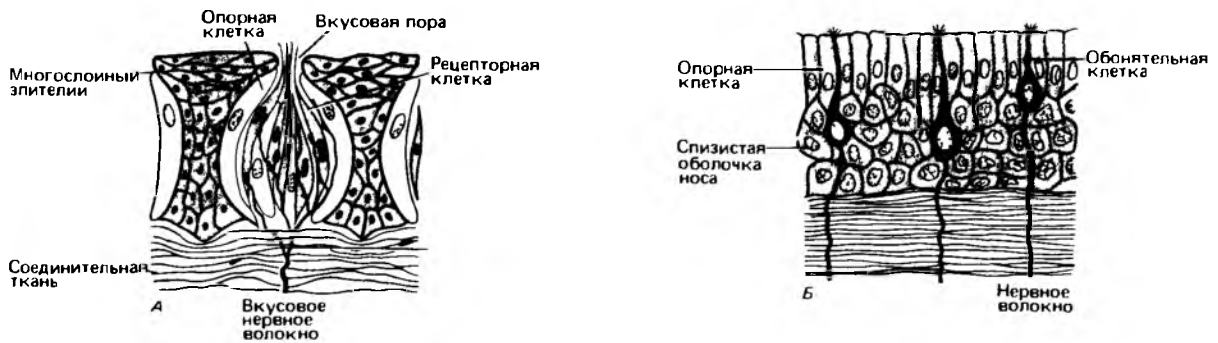


Рис. 363. Микроскопическое строение органов химического чувства. А. Вкусовая луковица. Б. Обонятельный эпителий. (Из De Coursey, The Human Organism.)

ковицы располагаются главным образом в ротовой полости и глотке. У млекопитающих они в основном концентрируются на языке, располагаясь в складках, окружающих небольшие возвышения — сосочки языка (*papillae linguales*). Вкусковые луковицы у рептилий и птиц редко помещаются на языке. У представителей этих групп они располагаются преимущественно в глотке. У рыб и амфибий вкусовые почки могут находиться также в коже. Например, у осетров они многочисленны на нижней поверхности рыла перед ртом, и когда рыба плавает у дна водоема, она может получать вкусовую информацию о потенциальных пищевых объектах еще до того, как с ними поровняется рот. У некоторых сомов, в частности у сомика-кошки (*Amiurus*), вкусовые луковицы очень многочисленны и разбросаны по всему телу, что обеспечивает необычайные возможности для получения приятных (или неприятных) вкусовых ощущений. Надо заметить, что вкусовое восприятие в нашем обыденном понимании на самом деле представляет собой преимущественно обонятельное восприятие содержимого рта (пища безвкусна, когда нос «заложен» во время насморка) и другие «ощущения» от пребывания пищи во рту. Все вкусовые луковицы выглядят одинаково, но у тех животных, у которых они исследовались экспериментально (в том числе и у человека), обнаружено несколько их типов, различающихся функционально: каждый из них реагирует на присутствие в жидкостях, содержащихся во рту (или жидкостях, омывающих тело), определенных молекул или ионов. Например, человек может различать горькое, соленое, кислое и сладкое, и по крайней мере некоторые рыбы способны различать сходные категории. Вместе с тем лягушка, по-видимому, различает только горькое и соленое. Кислоты и кислые соли воспринимаются как кислое; неорганические соли, в особенности хлориды, — как соленое; ощущение горечи вызывается алкалоидами, а сахара и спирты вызывают ощущение сладкого.

СЛОЖНЫЕ ОРГАНЫ ЧУВСТВ. В последующих разделах описаны наиболее значительные из сложных сенсорных структур позвоночных, включая орган обоняния, глаз, ухо и органы боковой линии. Первые три знакомы нам как части нашего собственного аппарата восприятия. Органов боковой линии у человека нет, но они настолько важны для рыб, что нельзя не уделить им внимания.

Полагают, что у других позвоночных, в особенности у представителей низших классов, существуют органы чувств, которые реагируют на незнакомые нам раздражители и с трудом доступны нашему пониманию. Одним из таких органов чувств является **лицевая ямка** так называемых **ямкоголовых змей**, известным

(хотя и не очень приятным) представителем которых является гремучая змея. Эта ямка находится между глазом и носом с каждой стороны головы и заполнена необычной тканью, содержащей многочисленные сосуды и нервные окончания. Экспериментально установлено, что это орган тепловой чувствительности. Ямко-головые змеи могут воспринимать перемещение теплого тела относительно собственной головы на расстоянии одного-двух метров — способность, крайне полезная для этих животных, питающихся теплокровной добычей — грызунами, и характеризующихся слабым развитием остальных органов чувств. У питонов и некоторых удавов вдоль краев челюстей располагается ряд мельчайших ямок, обладающих сходной чувствительностью.

ОРГАН ОБОНЯНИЯ (ORGANUM OLFACTUS)

У четвероногих носовая полость, сообщающаяся с ротовой внутренним отверстием, принадлежит к дыхательным путям, но ее главной функцией, несомненно, является обоняние. В некоторых группах позвоночных восприятие запаха имеет относительно небольшое значение. У костистых рыб обычно, за исключением нескольких особых случаев, оно развито довольно плохо. Слабо развито обоняние у большинства птиц и летучих мышей, у китообразных и высших приматов (включая человека). В большинстве названных групп глаз является доминирующим органом чувств. Но для позвоночных как группы обоняние во многих отношениях — это наиболее важное из всех чувств. Для круглоротых, акул, примитивных костных рыб, амфибий, рептилий и особенно для большинства млекопитающих обоняние является основным источником информации об окружающем мире (о местонахождении врагов, дружественных особей и пищи); ответы на обонятельные стимулы основываются на предшествующем «обонятельном» опыте. То обстоятельство, что у человека это чувство развито слабо, не должно вводить нас в заблуждение относительно его общего значения. Как мы увидим из дальнейшего изложения, высшие нервные центры млекопитающих появляются в областях мозга, первично связанных с обонянием, что служит свидетельством первостепенной исторической роли обоняния у позвоночных.

У большинства рыб органы обоняния представлены парой расположенных в переднем конце головы мешков, не имеющих внутреннего отверстия, открывающегося в ротовую полость. Типично они имеют латеральное расположение, а у акул помещаются на нижней стороне рыла. С наружной средой полость каждого мешка может сообщаться или двумя отверстиями, как у типичных костных рыб (вода входит через переднее отверстие и выходит через заднее), или единым отверстием, частично разделенным кожной складкой, как у акул. Дно обонятельного мешка обычно образует серию гребней — обонятельных складок, расположенных в виде розетки (рис. 364). У многих костистых рыб помимо основного обонятельного мешка могут присутствовать дополнительные карманы. Они, работая по принципу отсасывающего устройства, прогоняют воду над чувствительной поверхностью. У некоторых рыб наблюдается совершенно иное строение органа обоняния; например, у многопера (*Polypterus*) и у ныне живущего целаканта (*Latimeria*) здесь располагается необычная система параллельных трубок. Обонятельные складки, как правило, выстланы однослойным цилиндрическим эпителием. Этот эпителий у всех позвоночных содержит обонятельные клетки, переме-

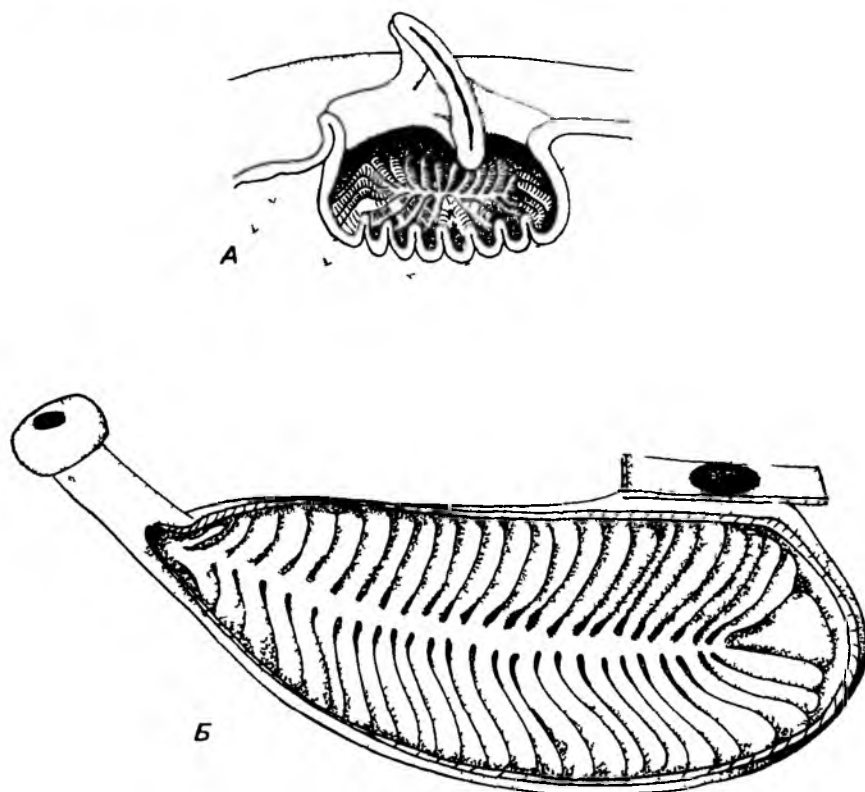


Рис 364 Носовые полости костистых рыб, вскрытые для демонстрации обонятельных складок на дне мешка А Гольян (*Phoxinus*), Б Угорь (*Anguilla*) В обоих случаях передняя наружная ноздря находится слева, а задняя — справа У гольяна вертикальная лопасть помогает направить поток воды через носовую полость (По Giersberg, Rietschel, Liermann)

жающиеся с опорными клетками (рис. 363, Б). У четвероногих в складках располагаются еще и слизистые клетки. Каждая обонятельная клетка несет стержневидный вырост, тянущийся к поверхности эпителия и имеющий на конце распушенную щетку коротких волосовидных отростков. В одном отношении эти клетки замечательным образом отличаются от остальных сенсорных клеток позвоночных. Все прочие органы чувств нуждаются во вспомогательных нервных волокнах для передачи полученной информации¹. Обонятельные же клетки сами выполняют эту функцию: каждая обонятельная клетка посылает к обонятельной луковице мозга длинное волокно. Такой тип организации органа чувств, когда сенсорная клетка сама является также и проводником нервных импульсов, обнаруживается у беспозвоночных и даже у ланцетника и свидетельствует о древности чувства обоняния у позвоночных.

Обонятельные клетки чувствительны к малейшим дозам химических веществ, источаемых удаленными объектами и попадающих на обонятельный эпителий в растворенном состоянии. Несмотря на большой объем проделанной физиологами работы, механизм распознавания запахов в точности не выяснен. Возможно,

¹ Здесь, конечно, речь не идет о тех случаях, когда чувствующими являются окончания отростков нервных клеток, тела которых лежат вдалеке от рецептора — Прим ред

оно осуществляется при помощи микроскопических кармашков различной формы, присутствующих на кончиках сенсорных клеток. Клетка, по-видимому, реагирует на попадание молекулы в тот из кармашков, который соответствует ей по форме.

У бесчелюстных наблюдается удивительное строение органа обоняния. В отличие от органа обоняния всех других ныне живущих позвоночных у круглоротых он представляет собой непарный срединный мешок, открывающийся либо на кончике рыла, как у миксин, либо далеко позади на верхней поверхности головы, как у миног (рис. 17 и 256). Кроме того, как уже отмечалось, он открывается общим проходом с гипофизарным карманом. У миксин внутренний конец последнего прорывается отверстием в глотку, что предположительно позволяет облегчать дыхание через нос, когда у этого паразитического животного рот выполняет иную функцию.

Первична или вторична ситуация, когда непарный обонятельный мешок занимает дорсальное положение? Этот вопрос далеко не ясен. Среди древних щитковых две основные группы из трех похожи в этом отношении на миног, но у третьей группы (*Heterostraci*) ноздри были, вероятно, вентральными и парными, так что оба типа строения существовали еще на ранних стадиях эволюции позвоночных. Некоторые данные эмбриологии свидетельствуют о том, что тип строения, свойственный круглоротым, не является примитивным. У зародыша миноги (рис. 229) обонятельный мешок сперва занимает вентральное положение и только потом перемещается дорсально. У личинки миноги он двулопастной, т. е. отчасти парный. Даже у взрослых особей он частично разделен на правую и левую половины и имеет парную иннервацию.

В предшествующих главах мы указывали, что у типичных кистеперых носовая полость стала открываться не только наружу, но и в крышу ротовой полости¹ и что этот проход используется четвероногими для дыхания воздухом. У типичных рыб обонятельный мешок заполнен водой. У четвероногих вода заместила воздухом, но летучие химические соединения все равно поглощаются пленкой жидкости, покрывающей обонятельный слизистый эпителий. Для того чтобы поддерживать мембраны во влажном состоянии, развиваются специальные железы, выделяющие водянистый секрет и жироподобные вещества. Этому же способствует поступление жидкости от глаза через слезноносовый проток, являющийся, вероятно, также производным обонятельного мешка — бывшая задняя ноздря костных рыб.

У амфибий (рис. 365, А, Б) основной воздушный проход обычно организован просто. С каждой стороны небольшая наружная ноздря (*nares*) ведет в несколько удлиненный мешок, который постероventрально крупным отверстием — хоаной (*choana*), или внутренней ноздрей, — открывается в передней части крыши ротовой полости. У рыб практически все дно обонятельного мешка покрыто сенсорным эпителием, собранным в многочисленные мелкие складки. У амфибий такие складки отсутствуют. Поверхность основной носовой полости, преимущественно используемой в качестве воздухопровода при дыхании, здесь почти гладкая и частично выстлана обычным, не чувствительным эпите-

¹ Подобная ситуация независимо сложилась и у некоторых костистых рыб. Вопрос о том, насколько соединение между ротовой и носовой полостями у двоякодышащих рыб сопоставимо с таковым у кистеперых, в настоящее время обсуждается.

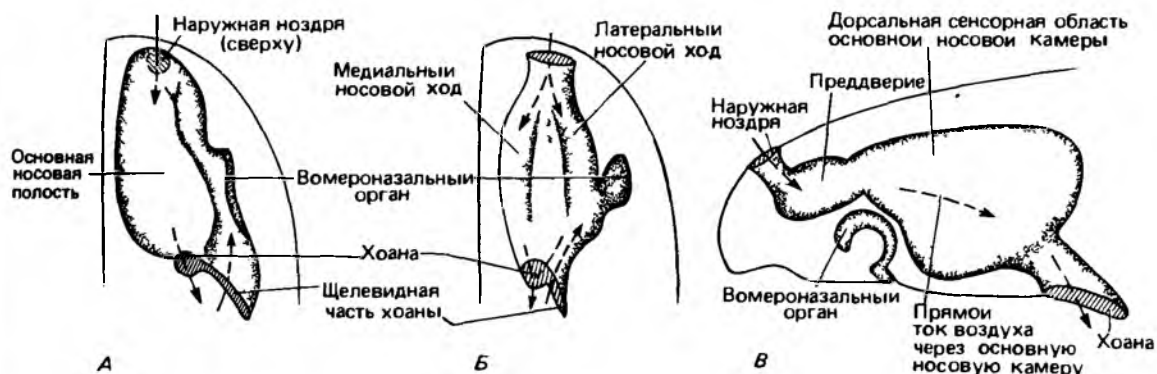


Рис. 365. А Носовая область головы тритона *Triturus* Левая сторона, вид снизу Носовая полость изображена как сплошное тело, окружающие ткани — как прозрачные (см рис 230) Б То же у бесхвостой амфибии (*Pipa*) В Аналогичное изображение носовой области головы ящерицы (вид сбоку) Видны отделения носового аппарата правой стороны. У зародыша ящерицы вомероназальный орган представляет собой медиальный карман основного носового хода У взрослого животного (как и у многих млекопитающих) этот орган обособлен и открывается в ротовую полость отдельным небно-носовым каналом. На всех рисунках стрелками показан основной ток воздуха, направленный в ротовую полость. Для земноводных показан также ток воздуха из ротовой полости в вомероназальный орган (А — по Matthes, Б — по Bancroft, В — по Leydig)

лием. Никто из современных рыб не дышит через нос, даже двоякодышащие и костистые, у которых носовая и ротовая полости сообщаются. Стоит отметить и любопытные обонятельные щупальца, вырастающие из ноздрей у червеподобных безногих амфибий.

У типичных представителей пресмыкающихся носовой аппарат начинает приобретать более сложное строение (рис. 365, В). Воздушный проход здесь длиннее: обычно хоана расположена каудальнее и имеется хорошо выраженная передняя камера, или преддверие (*vestibulum*), через которую проходит вдыхаемый воздух прежде, чем он попадает в основную носовую камеру. Вентральная часть последней — прямой путь воздуха к хоане — обычно выстлана необонятельным эпителием. Расширенная дорсальная часть имеет чувствительную область: латеральная (ни в коем случае не медиальная) стенка этой части камеры образует один или несколько характерных вздутых изогнутых направленных внутрь выростов — раковин (*conchae, turbinalia*), которые увеличивают поверхность сенсорного эпителия. Такие раковины отсутствуют у черепах. Позади от основной камеры находится сужение — носоглоточный ход (*ductus nasopharyngeus*), ведущий к хоане. У большинства ящериц, змей и черепах этот ход короткий. Однако у некоторых черепах частично развито вторичное нёбо, и в связи с этим произошло некоторое удлинение носоглоточного хода. У крокодилов с их вытянутой мордой и далеко заходящим назад вторичным нёбом продолговатая носовая камера с тремя раковинами и носоглоточный ход вместе образуют длинную трубку.

В общем случае у птиц обоняние играет чрезвычайно малую роль в чувственном восприятии, а доминирует зрение, как и следует ожидать для летающего животного. Носовые структуры, организованные по плану строения рептилий, имеют небольшие размеры, и обонятельный эпителий приурочен к небольшому

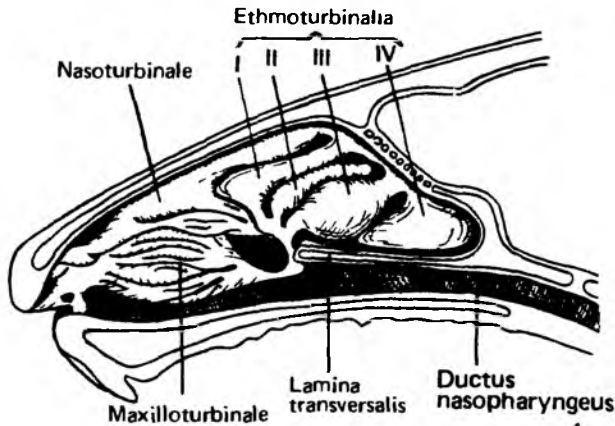


Рис. 366. Разрез через носовую область головы морской свинки. Плоскость разреза располагается несколько правее средней линии, чтобы были видны носовые раковины maxilloturbinale, nasoturbinale и ethmoturbinalia (I—IV). Lamina transversalis — остаток первичного нёба, отделяющий сенсорную область носовой полости от носоглоточного хода. (По Cave.)

участку в постеродорсальной части носовой камеры. Тем не менее птицы сохраняют три носовые раковины, сходные (но не полностью гомологичные) с таковыми их крокодилоподобных родичей. Эти раковины могут превращаться в сложные свитки. Наружные ноздри, обычно расположенные в основании клюва, имеют разнообразную форму и часто, например у курицы и голубя, защищены роговой структурой, слегка напоминающей маленькое глазное веко. Ранее мы уже отмечали (см. т. 2, с. 100) присутствие солевых желез в носовой области птиц; сходные железы обнаруживаются практически у всех четвероногих, а не только у птиц и некоторых рептилий.

Среди млекопитающих у китообразных, летучих мышей и высших приматов наблюдается редукция обоняния. Вместе с тем у типичных представителей класса носовой аппарат достигает предельных размеров (рис. 230, 366). Если у низших позвоночных он обычно занимает короткий участок на переднем конце головы, то у типичных млекопитающих (исключение составляют высшие приматы) он внедряется далеко назад в область глазниц и может занимать более половины длины черепа. Их размер увеличен благодаря тому, что у млекопитающих появилось вторичное нёбо. В результате первичный свод ротовой полости оказался заключенным в носовую полость; бывшая дорсальная часть ротовой полости спереди образовала вентральную часть основной носовой камеры, а позади длинный носоглоточный ход, несущий воздух назад к хоане.

Эти новые дополнения к носовому аппарату преимущественно служат для дыхания, однако обоняние тоже сильно развито. У рептилий имеется тенденция к концентрации чувствительного эпителия в верхней части основной носовой камеры. У млекопитающих ее вентральная часть образует прямой путь воздуха от наружной ноздри к носоглоточному ходу и хоане, а чувствительные области сосредоточены в постеродорсальной части этой камеры.

Основная носовая камера никоим образом не является простым мешком. Для рептилий и птиц мы отмечали загнутые выросты ее латеральной стенки — раковины. У млекопитающих последние достигают сильного развития и имеют

вид закрученных костных свитков¹, покрытых эпителием. Они разделяют воздушный путь на ряд частично изолированных ходов. В типичном случае решетчатая кость образует от двух до четырех раковин, а носовая и верхнечелюстная — еще по одной. Вентральные раковины работают в качестве «кондиционеров», фильтруя и нагревая поступающий воздух. Дорсальные и задние увеличивают, как и у рептилий, площадь чувствительной поверхности.

У большинства млекопитающих (и некоторых рептилий, таких, как крокодилы) носовые полости дают выросты — **воздушные пазухи** (*sinus pneumatici*) в соседние кости, часто в челюстную, лобную, обонятельную и клиновидную; они достигают затылка в высоком куполообразном черепе слона и у некоторых других млекопитающих. Эти пазухи служат для облегчения черепа. Некоторые их печальные свойства, наверное, слишком хорошо известны многим читателям.

У многих четвероногих имеется специализированная часть органа обоняния, именуемая **вомероназальным** или **якобсоновым органом** (*organum vomeronasale s. Jacobsonii*; рис. 365). Похоже, что в большинстве случаев его функция состоит в получении обонятельной информации о пище, находящейся в ротовой полости. У хвостатых земноводных этот орган устроен просто: вдоль каждой из носовых полостей тянется борозда, которая открывается в крыше ротовой полости щелью, продолжающей хоану. В этой борозде имеется участок обонятельного эпителия, совершенно изолированный от основной обонятельной зоны. Его чувствительные нервные волокна образуют обособленную ветвь обонятельного нерва, которая ведет к особой дополнительной обонятельной луковице головного мозга. В двух других отрядах амфибий это выпячивание почти полностью отделено от остальной системы в виде слепого мешка, открывающегося в основную носовую полость.

Вомероназальный отдел несильно обособлен от остальной части носового аппарата у черепах и утрачивается у взрослых крокодилов и птиц. У *Sphenodon* он образует булавовидный слепой мешок, который открывается в носоглоточный ход. У ящериц и змей вомероназальный орган хорошо развит и в ходе онтогенеза полностью отделяется от собственно носовых структур. Таким образом, слева и справа имеется по мешку, которые независимо открываются в ротовую полость спереди от хоан. Интересен способ их использования у змей. Раздвоенный на конце язык, периодически стремительно высывающийся из рта наружу, служит в качестве вспомогательного органа обонятельного аппарата. Кончики втянутого языка располагаются вблизи входов в вомероназальные мешки (но не внутри них), и собранные языком химические вещества попадают в слизь чувствительного эпителия этих органов.

Среди млекопитающих вомероназальный орган отсутствует у человека и других высших приматов, у многих летучих мышей и у различных водных форм. Однако практически во всех остальных группах млекопитающих он сохраняется в качестве функционального органа. Это небольшой парный сигарообразный мешок, замурованный в дне носовой полости вблизи от средней линии. У многих грызунов он открывается в основную носовую камеру. У большинства остальных форм вомероназальный орган самостоятельно связан с ротовой полостью, как

¹ «Turbinalia» точнее переводится как «завитки». Это слово часто используют в качестве русского термина наряду со словом «раковины». — Прим. ред.

у ящериц и змей, парным нёбноносовым каналом (*ductus nasopalatinus*), прободящим вторичное нёбо в виде резцового отверстия. Похоже, что он сохраняет свою первичную функцию ротового обоняния.

ГЛАЗ (OCULUS)

Животные постоянно подвергаются воздействию электромагнитных волн от высокочастотных (коротковолновых) космических лучей и излучений, сопровождающих распад атомных ядер, до низкочастотных (длинных) волн, используемых в радиотехнике. На протоплазму влияют излучения различных частот, но специально воспринимается обычно только узкий диапазон волн в средней части спектра. Для получения представления об остальных волнах мы вынуждены пользоваться приспособлениями, которые преобразуют их в форму, доступную для восприятия нашими органами чувств, возможности которых ограничены. Диапазон чувствительности сенсорных органов животных в большой степени соответствует диапазону излучений Солнца (достигающих земли); это и понятно, поскольку именно Солнце является основным источником наиболее значительной части достигающих нас излучений. В диапазоне чувствительности более низкочастотные волны воспринимаются как тепло, а более высокочастотные — как свет; восприятие света называется **фоторецепцией**.

Специфическая чувствительность к свету широко распространена в животном и растительном царствах. У многих беспозвоночных свет воспринимают специальные клетки, часто содержащие пигмент и сконцентрированные в виде «глазных пятен». Нередко в процессе прогрессивной эволюции формируются сложные фоторецепторные органы с линзой, концентрирующей свет на чувствительной поверхности в замкнутой камере. Часто такие органы различают только свет и тень, но при лучшей организации и определенной схеме расположения чувствительных клеток, когда они получают свет от строго соответствующих внешних участков, появляется истинное зрение. Совершенные глаза, сходные во многих отношениях, но, несомненно, имеющие независимое эволюционное происхождение, обнаруживаются у таких далеко отстоящих друг от друга форм, как моллюски, различные членистоногие и позвоночные.

Прежде всего остановимся на общей схеме строения глаза (рис. 367, 368). Основная его структура — это почти сферическое глазное яблоко (*bulbus oculi*), расположенное в углублении черепа — глазнице (*orbita*) и связанное с головным мозгом зрительным нервом (*nervus opticus*), отходящим от внутренней стороны яблока и заключенным в чехол. В целом глазное яблоко характеризуется осевой симметрией, причем ось проходит в переднезаднем направлении¹. Внутри глаза имеется ряд камер, заполненных водянистым или студенистым содержимым и ближе к наружному полюсу помещается хрусталик (*lens*). Стенки яблока образованы в основном тремя слоями: наружным — склерой (*sclera*), средним — сосудистой оболочкой (*choroidea*) и внутренним — сетчаткой (*retina*). Склера образует полную сферу, тогда как сосудистая оболочка и сетчатка снаружи незамкнуты. Первые две оболочки имеют мезенхимное происхождение и выпол-

¹ Для глаза вместо прилагательных «наружный» и «внутренний» часто используются традиционные в анатомии человека «передний» и «задний» соответственно, но мы будем избегать этих обозначений. — *Прим. ред.*

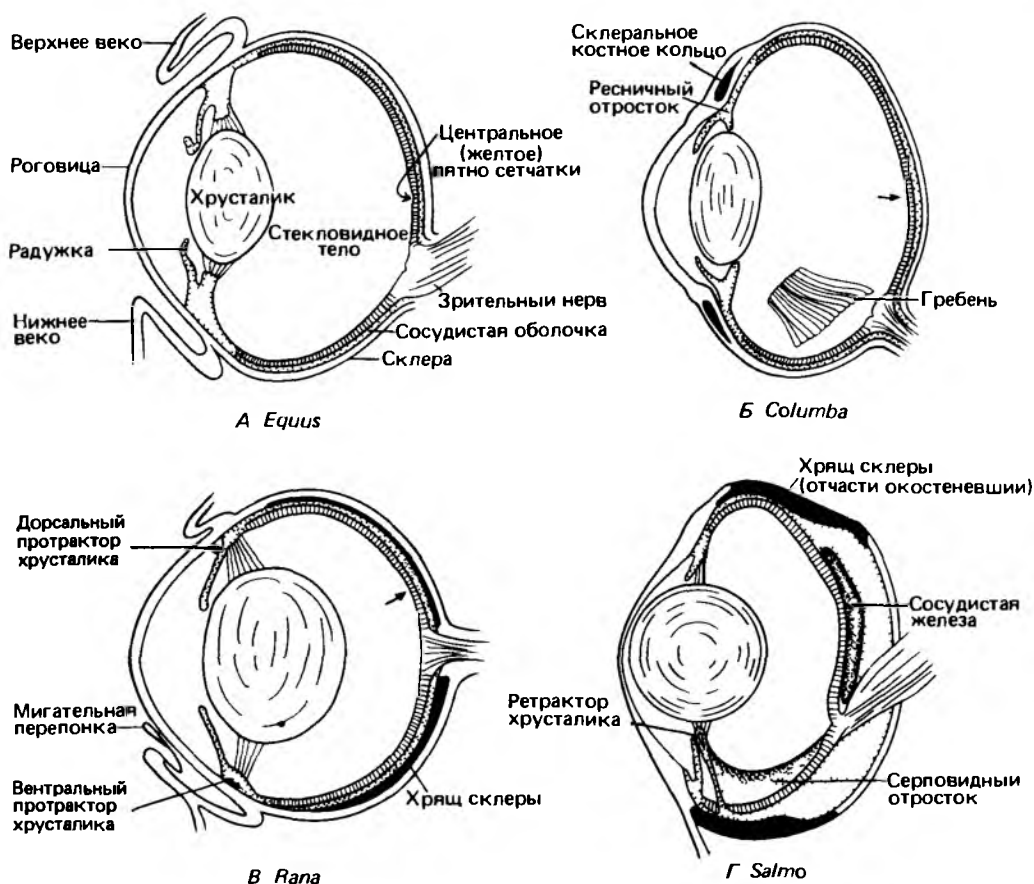


Рис. 367. Схематическое изображение вертикального разреза глаза вдоль его оси у лошади (А); голубя (Б); лягушки (В); костистой рыбы (лососа) (Г). Соединительная ткань склеры и роговицы оставлена белой; склеральное костное кольцо и склеральный хрящ выделены черным; сосудистая оболочка, ресничное тело и радужка обозначены точками; сетчатка заштрихована. Стрелкой показано расположение желтого пятна. На Б изображен гребень, лежащий сбоку от плоскости разреза. На Д срез проходит чуть в стороне от зрительной щели, через которую в глазное яблоко входит серповидный отросток. (По Rochon-Duvigneaud, Walls.)

няют в основном опорную и трофическую функции. Сетчатка (на самом деле она двуслойна) содержит чувствительные компоненты глаза, которые воспринимают световые импульсы и передают их в мозг по зрительному нерву. У наружного полюса глазного яблока склера модифицирована и вместе с налегающей на нее кожей образует прозрачную роговицу (cornea). Сосудистая оболочка и сетчатка в наружной части яблока сливаются и видоизменяются. На уровне хрусталика эти объединенные оболочки обычно утолщаются, образуя ресничное тело (corpus ciliare), к которому может подвешиваться хрусталик. Снаружи от него две эти сросшиеся оболочки сходятся к оси глаза, образуя радужную оболочку (радужку, радужину; iris), в центре которой остается отверстие — зрачок (pupilla).

Общий принцип устройства глаза обычно (и обоснованно) сравнивают с принципом устройства простой ящичной фотокамеры. Полость глазного яблока соответствует темному внутреннему пространству ящика камеры. В глазу хруста-

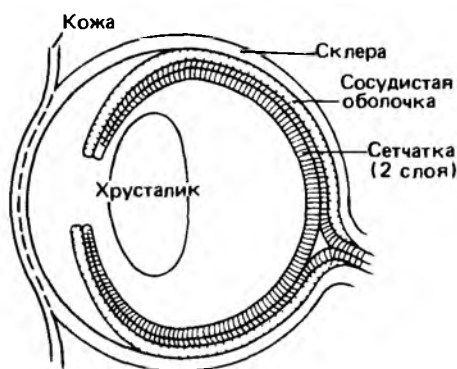


Рис. 368. Схематический разрез глаза, иллюстрирующий расположение формирующих его в эмбриогенезе слоев.

лик (а у наземных позвоночных также и роговица) играет ту же роль, что и объектив камеры, фокусируя свет на светочувствительном экране, находящемся на противоположной стенке полости. Сетчатка, как и фотоэмульсия в камере, фиксирует изображение. Радужка глаза изменяет величину зрачка наподобие ирисной диафрагмы фотокамер.

РАЗВИТИЕ (рис. 369). В онтогенезе наиболее важные по своей функции части глазного яблока развиваются из эктодермы (в том числе из нейральной эктодермы), но и мезенхиме в данном случае принадлежит не последняя роль.

Закладка глаза намечается приблизительно ко времени оформления нервной трубки. Слева и справа из первичного переднего мозга выпячиваются наружу круглые пузыри, соединенные с мозгом посредством стебельков¹. По мере развития каждого глазного пузыря (*vesicula ophthalmica*) наружная половина его стенки впячивается внутрь его полости, что приводит к образованию двуслой-

¹ Не путать с глазным стебельком акул (см. рис. 131) — хрящевым стерженьком, поддерживающим глазное яблоко и не имеющим отношения к зрительному нерву.— *Прим. ред.*

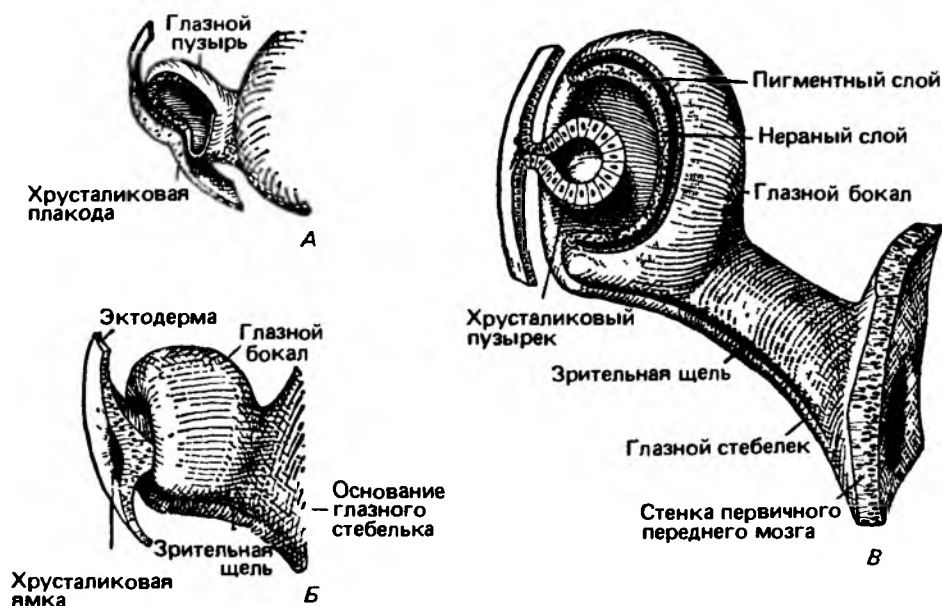


Рис. 369. Схематическое изображение стадий эмбрионального развития глазного бокала и хрусталика. (Из Arey.)

ного глазного бокала. Однако на вентральной стенке бокала образуется канавка — зрительная, или сосудистая, щель (*fissura optica*), — через которую проходят кровеносные сосуды. В норме (за исключением костистых рыб) эта щель позднее исчезает. Глазной бокал превращается в сетчатку, которая, таким образом, исходно является двуслойной. Из сетчатки частично развиваются ресничное тело и радужка.

Вторая по очередности развития структура глаза — это хрусталик. По мере приближения глазного пузыря к покровам эктодерма напротив него утолщается и отделяет от себя в полость бокала круглое тело, или пузырек: это будущий хрусталик. Для ряда земноводных было доказано, что формирование хрусталика индуцируется приближением глазного пузыря к эпидермису. Если у этих форм глазной пузырь экспериментально удалить, никакого хрусталика не образуется; если глазной пузырь пересадить, например, на бок животного, то из эктодермы этой области также разовьется хрусталик. Однако у некоторых других форм развитие хрусталика не индуцируется глазным пузырем.

В дальнейшем развитии глазного яблока принимает участие мезодерма. Из мезенхимы вокруг бокала сетчатки образуется сосудистая оболочка, делающая значительный вклад в формирование ресничного тела и радужки. Затем поверх сосудистой образуется замкнутая соединительнотканная оболочка — склера, включающая и роговицу. Эти оболочки в большой степени сопоставимы с оболочками окружающими мозг (*meninges*), что вполне понятно, поскольку данные эмбриологии позволяют считать сетчатку своеобразно модифицированным участком мозга.

СКЛЕРА И РОГОВИЦА. Наиболее поверхностной оболочкой глаза является склера — наружный каркас, поддерживающий форму глазного яблока и противостоящий давлению — как внутреннему, так и внешнему. У круглоротых и млекопитающих — двух полярных групп ныне живущих позвоночных — она состоит исключительно из плотной соединительной ткани, но в большинстве групп она укреплена хрящом или костью. Внутренняя часть глазного яблока часто бывает одета хрящевой чашей. У птиц эта чаша иногда окостеневает. Часто встречающееся склеральное кольцо также противостоит давлению (рис. 370). Это серия костных пластинок, заключенных в склере снаружи от «экватора». Палеонтологические данные свидетельствуют о том, что такое кольцо имелось у многих примитивных позвоночных и сохранялось далее во всех главных эволюционных линиях позвоночных. Однако во многих группах оно было утрачено и в настоящее время имеется только у лучеперых рыб, многих пресмыкающихся и птиц. По-видимому, исходно у рыб это кольцо состояло из четырех пластинок, но у лучеперых форм их число сократилось либо до двух, либо до одной, или они полностью исчезли. У кистеперых предков наземных позвоночных и древнейших ископаемых земноводных число пластинок значительно увеличилось (до двух десятков и более); у пресмыкающихся и птиц они до сих пор многочисленны.

Наружная, внешняя, часть склеры — это прозрачная роговица, через которую свет попадает в глазное яблоко. По-видимому, исходно роговица была обособлена от налегавшей на нее кожи; такое состояние сохраняется у круглоротых. Однако у всех челюстноротых склера и кожа во взрослом состоянии неразрывно сливаются. Кожный компонент роговицы и участок нежной кожи на внутренней стороне век составляют конъюнктиву (*tunica conjunctiva*).

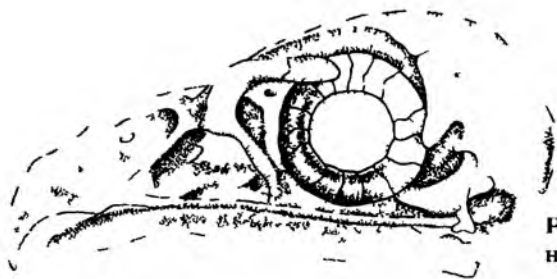


Рис 370 Череп орла (*Aquila*) со склеральным костным кольцом (Из Edinger)

Коэффициент преломления роговицы, т. е. ее способность изменять направление световых лучей, практически такой же, как у воды. Поэтому у примитивных водных позвоночных роговица не может выполнять роль линзы. Однако в воздушной среде изогнутая роговица участвует в фокусировке наряду с хрусталиком. Ее значение может быть проиллюстрировано тем обстоятельством, что многие дефекты зрения у человека, требующие оптического исправления, такие, например, как астигматизм, обусловлены нарушениями правильной, в виде сегмента сферы, формы роговицы.

СОСУДИСТАЯ ОБОЛОЧКА Из двух мезодермальных слоев стенки глазного яблока внутренний представляет собой сосудистую оболочку. Она значительно отличается от склеры своей мягкостью и тем, что содержит многочисленные кровеносные сосуды, функция которых состоит главным образом в питании сетчатки. Сосудистая оболочка пигментирована и поглощает большую часть попадающего на нее сквозь сетчатку света. К тому же сосудистая оболочка многих позвоночных, от акул до различных млекопитающих, включает светоотражающее устройство, более всего знакомое нам по призрачному свечению глаз крадущейся кошки, освещенной в ночи автомобильными фарами. Такое свечение наблюдается благодаря наличию зеркальца (*tapetum lucidum*), обычно развивающегося у ночных четвероногих и у рыб, живущих на больших глубинах. В тех случаях, когда в глаз попадает много света, внутреннее отражение не требуется и даже вредно. Оно может снизить детальность изображения. Однако, когда света мало, «сбережение» световых лучей, возвращаемых сетчатке таким зеркальцем, с лихвой окупает недостатки подобной системы.

Зеркальце может иметь различную природу. У копытных млекопитающих внутренний слой сосудистой оболочки состоит из блестящих соединительнотканых волокон, выполняющих роль отражателя. У хищных млекопитающих, акул и некоторых морских костистых рыб клетки этого слоя сосудистой оболочки образуют эпителий, насыщенный нитевидными кристаллами гуанина (вещества, уже упоминавшегося в связи с пигментацией кожи). Хотя зеркальце обычно развивается в сосудистой оболочке, у некоторых костистых рыб гуаниновый отражатель появляется в пигментном слое сетчатки.

РАДУЖКА. Эта структура присутствует всегда и образована в результате слияния видоизмененных участков сосудистой оболочки и сетчатки. Здесь оба слоя теряют свои наиболее характерные функции (кровоснабжения и фоторецепции соответственно). Их комплекс тонкой пленкой прикрывает снаружи хрусталик, обрамляя зрачок — узкое отверстие, через которое свет попадает внутрь глазного яблока. Радужка всегда пигментирована. Например, у человека ее внутренний (сетчатковый) слой имеет голубую окраску, тогда как коричневые пиг-

менты, маскирующие голубой цвет, привносятся наружным слоем (сосудистой оболочкой). В некоторых группах рыб радужка несократима, и только перемещения хрусталика вдоль оси глаза могут менять ее растяжение и, тем самым, — величину зрачка. Однако у акул, некоторых костистых рыб и всех четвероногих в ней имеются мышечные волокна: поперечнополосатые у пресмыкающихся и птиц, гладкие у земноводных и млекопитающих и обоих типов у крокодилов. Расположенные концентрически и радиально, т. е. в качестве сфинктера и дилататора, эти волокна способны сужать и расширять зрачок. Таким образом, радужка может работать как диафрагма фотоаппарата: зрачок расширяется в условиях слабого освещения для максимального пропускания света и сужается на ярком свете для защиты сетчатки и достижения большей глубины резкости. У ночных животных часто наблюдается щелевидный зрачок, который закрывается более плотно и исключает попадание яркого света на сетчатку.

Природа мышечных волокон радужки представляет теоретический интерес. Они формируются из сетчатковой составляющей радужки — производной нейральной эктодермы зародыша. Вместе с тем считается, что мышцы, как гладкие, так и поперечнополосатые, развиваются только из мезодермы, а эктодермальное происхождение мышечных волокон — крайне необычное явление. Тем не менее эти клетки радужки обладают всеми структурными и функциональными чертами мышечных волокон. Структуры часто развиваются там, где в них существует потребность, из любого доступного материала.

ХРУСТАЛИК И АККОМОДАЦИЯ. У наземных позвоночных световые лучи сильно преломляются при прохождении через роговицу, которая, таким образом, в значительной степени осуществляет фокусировку. У рыб ситуация иная. Фокусировка целиком осуществляется хрусталиком. Вследствие этого рыбы имеют сферический, т. е. обладающий максимальным увеличением, хрусталик, расположенный, кроме того, в глазном яблоке близко к наружному полюсу, что обеспечивает максимальное расстояние для схождения лучей на сетчатке. У четвероногих, у которых роговица берет на себя основную оптическую функцию за исключением точной фокусировки, хрусталик уплощен (у приматов он исключительно плоский) и расположен глубже. Хрусталик образован из удлинённых хрусталиковых волокон (представляющих собой уплощенные клетки, иногда даже лишенные ядра), упакованных сложным образом в виде концентрических слоев. Тем не менее он имеет прекрасные оптические свойства и совершенно прозрачен. Он очень плотный и (особенно у низших позвоночных) устойчив к деформациям.

У круглоротых хрусталик не прикреплен к стенкам глазного яблока. Давление со стороны стекловидной влаги — изнутри — и роговицы — снаружи — фиксирует его положение. Однако во всех других группах хрусталик по краю закреплен ободком из той или иной ткани. Это может быть (у пластиножаберных) кольцевая мембрана или поясok в форме вантуза, но в большинстве случаев подвешивающая хрусталик структура состоит из отдельных радиальных поясковых волокон. Местом их прикрепления к стенке глазного яблока служит кольцевая область напротив экватора хрусталика, где сосудистая оболочка объединяется с сетчаткой, — ресничное тело. Внутренняя поверхность этой структуры образована эпителием, происходящим из сетчатки, а ее основная масса развивается из сосудистой оболочки.

Каждый, кто пользуется фотоаппаратом, знает, что невозможно добиться пол-

ной резкости изображения без фокусировки объектива. Такая фокусировка применительно к глазу называется аккомодацией. Глаза большинства позвоночных способны к аккомодации, но, как ни удивительно, почти в каждой из основных групп она осуществляется своим способом. В общем используемые принципы могут быть классифицированы следующим образом:

А. Аккомодация достигается перемещением хрусталика.

1. Положение «покоя» для близкого зрения; активное смещение внутрь для наводки на резкость удаленных объектов (миноги, костистые рыбы).
2. Положение «покоя» для дальнего зрения; активное смещение наружу для наводки на резкость ближних объектов (пластиножаберные, земноводные).

Б. Аккомодация достигается изменением формы хрусталика: в состоянии «покоя» осуществляется дальнее зрение, изменение формы — для близкого зрения (амниоты).

У миног для дальнего зрения хрусталик отталкивается внутрь благодаря уплощению роговицы, налегающей прямо на него. Это уплощение осуществляется поверхностным соматическим мускулом, характерным только для этих животных. У костистых рыб наблюдается необычная ситуация: зародышевая зрительная щель в вентральной стенке глаза не зарастает. Через эту щель в глаз проходит удлинённая сосудистая структура — серповидный отросток (*processus falciformis*) (рис. 367, Г), выполняющая функцию питания внутренних частей глаза. От наружного края этого отростка обычно отходит небольшая мышца мезодермального происхождения (*m. retractor lentis*), которая прикрепляется к нижнему краю хрусталика и тянет его внутрь.

У пластиножаберных хрусталик, чрезвычайно прочно подвешенный на дорсальной связке, в покое установлен на дальнее зрение. Для близкого зрения он перемещается наружу маленьким мускулом (*m. protractor lentis*), прикрепляющимся к его вентральной кромке. Эта мышца, подобно мышцам радужки, имеет эктодермальное происхождение (из сетчатки).

У амфибий аккомодация достигается таким же способом, как и у акул, — активным смещением хрусталика наружу для фокусировки на близкое расстояние. У всех амфибий (конечно, за исключением форм с сильно редуцированными глазами) имеется небольшая вентральная мышца, которая тянет хрусталик наружу, а у бесхвостых амфибий есть еще и вторая такая мышца, дорсальная. Эти мышцы развиваются из основного материала ресничного тела и, таким образом, имеют мезодермальное происхождение.

У всех амниот¹ наблюдается второй принцип аккомодации. Хрусталик здесь имеет некоторую эластичность и способен изменять свою форму от более уплощенной, настроенной на дальнее зрение, до более выпуклой, настроенной на ближнее зрение. Увеличение выпуклости осуществляется гладкой мышцей мезодермального происхождения, расположенной в ресничном теле (*m. ciliaris*). Но, несмотря на единство принципа аккомодации среди амниот, рептилии и птицы, с одной стороны, и млекопитающие — с другой, все-таки воплощают его двумя разными способами. У типичных представителей рептилий и у птиц сильно

¹ У змей в результате редукции глаз у предков механизм аккомодации восстанавливался вторично. Ближе всего он стоит к таковому у амфибий. — Прим. ред.

развитое ресничное тело имеет венец из подушечек—отростков, которые направлены к оси глаза и осуществляют контакт с краем хрусталика. Когда сокращаются кольцевые мышечные волокна ресничного тела, подушечки нажимают на хрусталик и придают ему более выпуклую форму, подходящую для ближнего зрения.

У рептилий и птиц поясковые волокна не имеют большого значения. Зато у млекопитающих ресничное тело не контактирует с хрусталиком. Последний подвешен посредством поясковых волокон, отходящих от внутренней стороны ресничного тела (рис. 371). Когда мышца расслаблена, натяжение этих волокон деформирует хрусталик, придавая ему более уплощенную форму, соответствующую дальнему зрению. При сокращении ресничная мышца подтягивает область отхождения поясковых волокон ближе к хрусталику, поясковые волокна теряют натяжение и упругий хрусталик, освобожденный от деформирующих сил, возвращает себе более выпуклую форму. Механизм аккомодации у амниот работает только до тех пор, пока хрусталик сохраняет упругость. Как известно старшим читателям, у человека с возрастом он часто теряет упругость, механизм аккомодации нарушается, и без очков книгу уже невозможно читать ближе, чем на расстоянии вытянутой руки. Надо также отметить, что у млекопитающих ресничная мышца часто развита слабо, так что многие формы, начиная от крыс и кончая коровами, не способны к аккомодации и всю жизнь страдают дальнозоркостью.

Откуда берется такое огромное разнообразие способов достижения одного и того же результата? Мы более чем вправе подозревать, что оно является следствием отсутствия подобных приспособлений у древнейших позвоночных (что справедливо и для некоторых современных рыб). На протяжении сотен миллионов лет различные группы позвоночных решали проблему аккомодации, но независимо одна от другой, каждая по-своему. Можно также представить, что в определенной группе с ослаблением зрения теряется и способность к аккомодации, а у потомков она восстанавливается вновь, но уже совсем на другой основе.

КАМЕРЫ ГЛАЗНОГО ЯБЛОКА. Большая часть глаза, в соответствии с его функцией, должна быть просто заполнена каким-либо веществом, прозрачным для световых лучей. Такие жидкие наполнители мы будем именовать старомодным термином влага (*humor*). Основная камера глазного яблока, между хрусталиком и сетчаткой, заполнена стекловидной влагой, или стекловидным телом (*humor vitreus s. corpus vitreum*), густым студенистым веществом. Снаружи хрусталик омывается водянистой влагой (*humor aquosus*). Это менее вязкая жидкость (что особенно важно для низших позвоночных, у которых хрусталик движется в ней наружу и внутрь). Полость с водянистой влагой, расположенная между роговицей и радужкой, именуется передней камерой глаза (*camera anterior bulbi*). Задней камерой глаза (*camera posterior bulbi*) вопреки тому, что может подумать читатель, называется не та полость, которая заполнена стекловидной влагой, а всегда имеющее незначительные размеры пространство с водянистой влагой между радужкой и хрусталиком (рис. 371).

В камере со стекловидной влагой иногда обнаруживаются некоторые структуры. Мы уже отмечали серповидный отросток костистых рыб. У пресмыкающихся в эту камеру из области соединения глазного яблока со зрительным нервом внедряется сосочковый конус (*conus papillaris*). Это богатая сосудами структура,

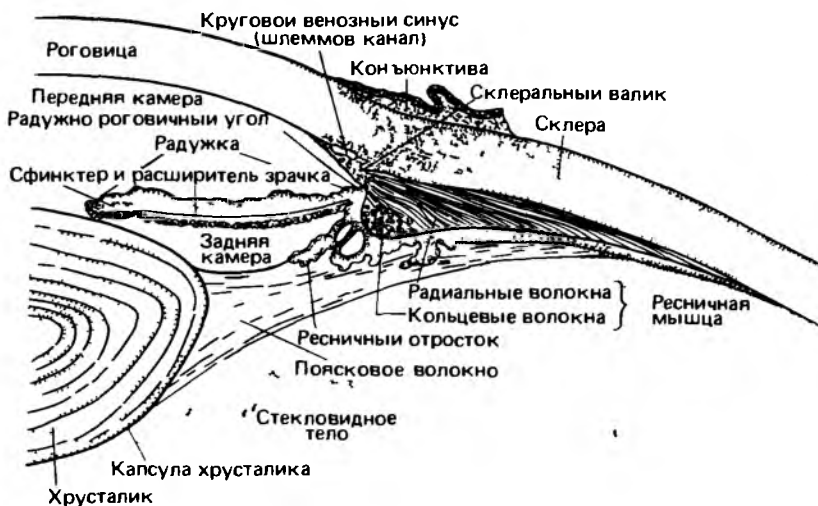


Рис. 371 Детали строения передней части глаза человека (Из Fulton)

которая предположительно участвует в питании сетчатки благодаря диффузии питательных веществ через стекловидную влагу. У птиц этот вырост преобразуется в специфический гребень (*pecten*) (рис. 367, Б), который, как и его гомолог у рептилий, является источником питательных веществ и кислорода, но его характерная форма с параллельными складками заставляет предполагать, что это также и оптическое приспособление. Возможно, тени от складок, падающие на сетчатку, служат своеобразной координатной сеткой, и мелкие или удаленные движущиеся объекты лучше распознаются, когда их изображение перемещается из одной ячейки такой сетки в другую. Наличие гребня, может быть, отчасти обеспечивает чрезвычайную остроту зрения, свойственную многим птицам.

СЕТЧАТКА По сравнению с сетчаткой все остальные элементы глаза выполняют подчиненные функции, которые сводятся к тому, чтобы световые лучи правильно фокусировались на этой чувствительной структуре для ее возбуждения, а итоговые сигналы передавались далее в мозг. По своему эмбриональному происхождению сетчатка является двуслойной, однако у взрослых животных эти слои сращены. Наружный слой тонкий. Его значение ограничивается тем, что в нем присутствуют пигментные клетки, которые дополняют пигментацию лежащей поверх него сосудистой оболочки. Сложный чувствительный и нервный компоненты сетчатки развиваются из внутреннего слоя.

Строение сетчатки варьирует как у различных форм, так и в различных участках одной и той же сетчатки. Однако обычно общий план строения сетчатки примерно соответствует тому, что изображено в левой части рис. 372. К сосудистой оболочке примыкает тонкий наружный пигментный слой. Непосредственно внутри от него лежит радиально исчерченная зона. Еще ближе к центру глаза располагаются три четко разграниченные зоны, содержащие округлые элементы, в которых легко узнать клеточные ядра. Специальные методы окрашивания раскрывают природу этих слоев. Исчерченная зона образована удлиненными концами светочувствительных клеток — палочками и колбочками. Наиболее наружная ядерная зона содержит их клеточные тела с ядрами. Следующая ядерная зона образована биполярными клетками, проводящими импульсы от палочек и колбо-

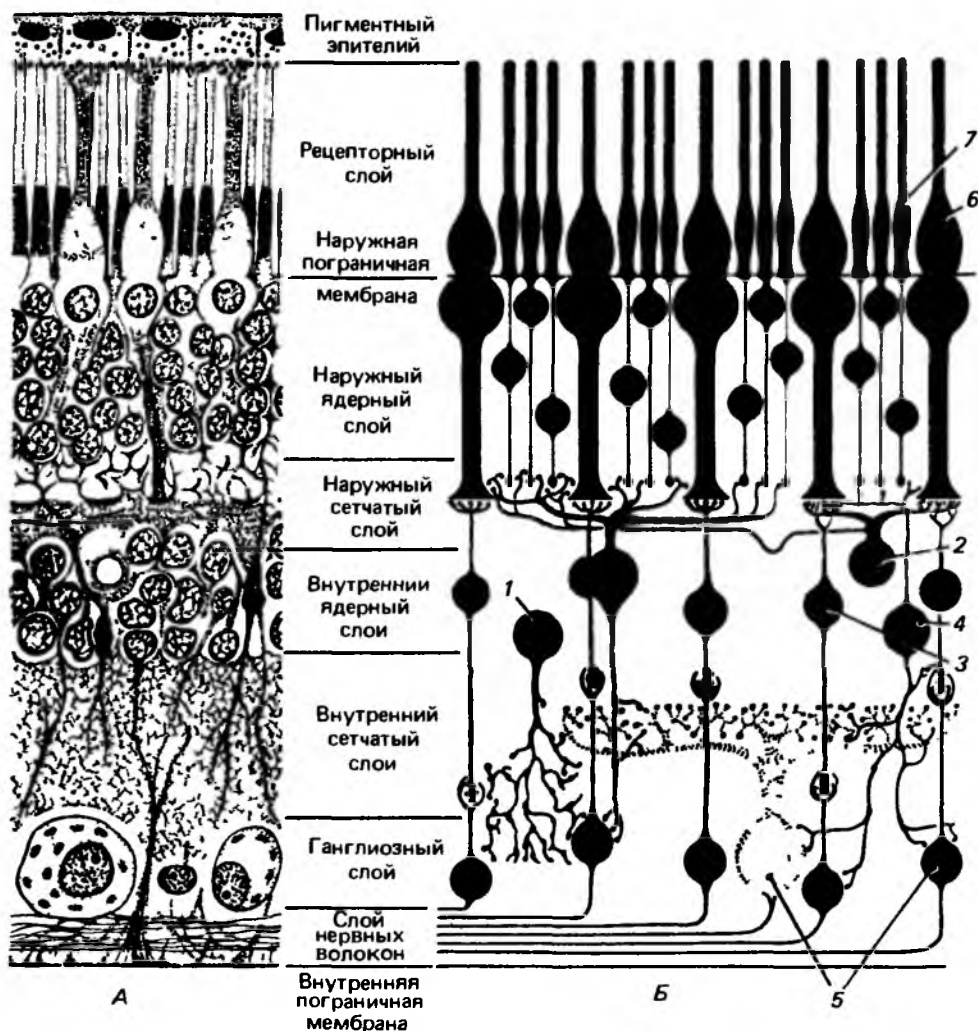


Рис. 372. А Сетчатка млекопитающего в разрезе Б Схема соединений между клетками сетчатки, выявляемых методом импрегнации серебром. Центр глазного яблока (стекловидное тело) находился бы снизу от рисунка Амакриновая клетка (1) и горизонтальная клетка (2) представляют собой нейроны с довольно неясными функциями 3 — биполярная клетка, связанная с одной колбочкой, 4 — биполярная клетка, связанная с несколькими палочками, 5 — ганглиозные клетки, 6 — колбочка, 7 — палочка (Из Walls, частично по Polyak)

чек, и другими нервными клетками сетчатки. Наиболее внутренняя ядерная зона содержит ганглиозные клетки, принимающие сигналы от биполярных клеток и посылающие свои волокна в составе зрительного нерва к мозгу.

Собственно фоторецепторами являются палочки и колбочки. Своими названиями эти клетки обязаны той характерной форме, которую они принимают у млекопитающих. У каждой клетки имеются чувствительный кончик, направленный наружу в сторону сосудистой оболочки (наружный сегмент), более утолщенная часть с органеллами (внутренний сегмент) и внутри от наружной пограничной мембраны сетчатки — базальная часть, содержащая ядро, и синаптическая ножка. У большинства млекопитающих хорошо различимы два типа этих клеток: палочки тонкие от кончика до основания и колбочки, которые обычно имеют

более короткий наружный сегмент и толстый внутренний. Однако в других группах позвоночных форма палочек и колбочек сильно варьирует и иногда их бывает трудно различить.

Сразу же обращает на себя внимание поразительное обстоятельство, что в сетчатке позвоночных палочки и колбочки *обращены не в ту сторону!* В «разумно» сконструированной сетчатке кончики фоторецепторов должны быть направлены в сторону источника света, а части сетчатки, проводящие нервные импульсы к мозгу, должны располагаться за ними. Глаза некоторых беспозвоночных, например кальмаров и осьминогов, устроены именно таким образом, но иначе обстоит дело у позвоночных, где свет должен пройти через всю толщу сетчатки, прежде чем он достигнет рецепторного слоя. Для объяснения такой аномалии существуют различные теории. Возможно, светочувствительные клетки впервые появились в дне (или боковой стенке) мозговой полости, к которой были обращены своими кончиками. Эти клетки были способны выполнять свою функцию благодаря тому, что у предков позвоночных голова отличалась прозрачностью. Именно такие клетки имеются в спинном мозге ланцетника. В образовавшихся за счет выпячивания мозга глазах светочувствительные элементы сетчатки просто унаследовали первоначальную ориентацию таких клеток.

Палочки и колбочки заметно различаются по своим функциям. Об этом можно судить, исходя из строения своих собственных глаз, где колбочки сосредоточены в центре сетчатки, а палочки в основном имеют периферическое расположение. 1) Для того чтобы колбочки начали функционировать, требуется сильное освещение, тогда как палочки работают при слабом свете. Палочка может стимулироваться даже одним квантом, т. е. наименьшим теоретически возможным количеством энергии. Ночью можно уловить отблеск далекой звезды краевым зрением, а посмотрев прямо туда, где она должна находиться, ничего не увидеть. 2) Колбочки в скоплениях хорошо передают тонкие детали изображения, палочки воспроизводят менее четкую картину. Для рассмотрения деталей мы направляем глаз прямо на объект, чтобы его изображение попало на содержащий колбочки центр сетчатки. То, что мы воспринимаем ее краями при помощи палочек, видится нечетко. 3) Колбочки обеспечивают цветное зрение, палочки передают картину только в черно-белых тонах. Объекты, расположенные на периферии поля зрения, воспринимаются нами как серые и бесцветные. Различие в остроте зрения, обеспечиваемой палочками и колбочками, объясняется организацией нервных связей у этих двух типов клеток, о чем пойдет речь ниже. Чем объясняется различие между порогами возбуждения у колбочек и палочек, неизвестно.

Изучение строения клеток дает мало для понимания цветного зрения. У черепах и птиц окрашенные капельки масла, содержащиеся в колбочках, могут отфильтровывать тот или иной основной цвет, но в других группах все колбочки у конкретного представителя имеют идентичное строение.

Цветовое зрение широко распространено среди позвоночных. Очевидно, что у форм, не обладающих колбочками или имеющих эти клетки в небольшом количестве, цветное зрение либо отсутствует, либо развито слабо. Но даже когда колбочки или колбочкоподобные элементы в сетчатке содержатся, цветное зрение может отсутствовать или отличаться от нашего. Для выявления способности к цветовому восприятию необходимы опыты на живых организмах. Цветовым зрением обладают костистые рыбы и пресмыкающиеся, а также большинство птиц.

Вместе с тем мы не располагаем данными о наличии такого зрения у пластиножаберных и амфибий. Что касается млекопитающих, то из изученных видов сравнительно немногие обладают хорошо выраженным цветовым зрением. Предки млекопитающих были, вероятно, ночными животными с преобладанием палочек в сетчатке. Высокая цветовая чувствительность высших приматов, в том числе и человека, является среди млекопитающих исключением. Собаке и кошке мир, по-видимому, представляется серым, или в лучшем случае окрашен в бледные пастельные тона.

Соотношение палочек и колбочек сильно различается не только у разных животных, но и в различных областях сетчатки. Как и следует ожидать, палочки преобладают у ночных животных и глубоководных рыб. Колбочки более многочисленны у форм, активных в дневное время. Но поскольку представители одного и того же отряда или класса могут сильно различаться по своим повадкам, преобладание палочек или колбочек не связано с систематической принадлежностью. У «среднего» позвоночного, вероятно, не более 5% всех фоторецепторных клеток представлено колбочками. Сетчатка, содержащая исключительно палочки, обнаруживается у многих акул, некоторых глубоководных костистых рыб и у относительно немногочисленных ночных форм в каждом классе амниот. Вместе с тем наличие в сетчатке только колбочек также встречается у некоторых представителей каждого класса амниот. У большинства пресмыкающихся и птиц глаза относительно богаты колбочками и, значит, приспособлены в основном для дневной активности. У костистых рыб имеются «двойные» колбочки, образованные частично слитыми телами двух клеток.

Палочки и колбочки могут располагаться в любой части сетчатки. Однако у тех форм, для которых характерно наличие обоих типов клеток, часто наблюдается вполне определенное их расположение, такое же, как в наших собственных глазах: колбочки на большей части сетчатки встречаются редко, а сконцентрированы (практически полностью вытеснив палочки) в центральной области, где зрение отличается наибольшей остротой, т. е. сильнее всего развито восприятие деталей. Это скопление колбочек представляет собой **центральное поле** (*area centralis*), иногда называемое **желтым пятном** (*macula lutea*), потому что у человека оно имеет желтоватый оттенок. Часто здесь присутствует также и **центральная ямка** (*fovea centralis*) — углубление в том месте центрального поля, где кровеносные сосуды и более внутренние слои клеток отсутствуют.

Любопытно, что у многих птиц (и также у некоторых ящериц) в каждом из глаз присутствует по два центральных поля, одно из которых расположено в центре дна глазного яблока, а другое — уже на его задней, или латеральной, стенке. Глаз птиц в норме направлен в значительной мере в сторону, так что первичное центральное поле обеспечивает восприятие боковой части поля зрения. При полете необходимо смотреть прямо вперед, и вторичное центральное поле позволяет глазу различать детали в передней части поля зрения.

Внутри от палочек и колбочек лежит слой, большей частью состоящий из биполярных клеток. К внутренней поверхности сетчатки примыкает третий слой — слой ганглиозных клеток. Биполярные клетки имеют короткие отростки, служащие для соединения, с одной стороны, с палочками и колбочками, с другой — с ганглиозными клетками. Последние представляют собой нейроны, длинные волокна которых передают в мозг импульсы, индуцированные светом. Как в слое

биполярных клеток, так и в слое ганглиозных попадают еще и клетки других типов, по-видимому, осуществляющие поперечные связи между отдельными прямыми проводящими путями. Часто лишь одна колбочка соединяется с биполярной клеткой, и лишь одна такая биполярная клетка соединяется с ганглиозной. Таким образом, каждая колбочка может иметь свой отдельный проводящий путь в мозг в составе зрительного нерва. Вместе с тем с одной биполярной клеткой палочек всегда связано помногу. В результате мозг не располагает информацией о том, какая конкретная палочка из такой группы получила стимул, и этим объясняется нечеткость зрения при помощи палочек по сравнению с восприятием колбочковых полей.

ЗРИТЕЛЬНЫЙ НЕРВ. Хотя мозг и нервы мы будем изучать в следующей главе, сейчас позволим себе нарушить порядок изложения и рассмотрим связи глаза с мозгом. Ганглиозные клетки сетчатки дают длинные нервные волокна, которые прорастают вдоль стебелька глазного пузыря в передний мозг. Волокна отходят от внутренней поверхности сетчатки, сходятся напротив стебелька и выходят отсюда наружу, прободая всю толщу сетчатки насквозь. В этой точке, конечно, не могут располагаться палочки или колбочки, чем и объясняется наличие здесь слепого пятна. У человека мозг кое-как заполняет пробел в изображении, используя информацию, получаемую от соседних участков.

Собственно говоря, соединение сетчатки с мозгом и называют нервом, однако этот нерв отличается от любого нормального нерва в двух отношениях. Здесь, примерно как в обонятельном нерве, волокна, идущие к мозгу, принадлежат клеткам органа чувств, а не мозга или смежного с ним ганглия. Кроме того, поскольку сетчатку эмбриологически правильнее рассматривать как часть самого мозга, зрительный «нерв» в действительности не является настоящим периферическим нервом, а скорее волокнистым трактом, соединяющим два отдела мозга.

Достигнув дна переднего мозга, волокна зрительного нерва входят в X-образный **зрительный перекрест** (перекрест зрительных нервов; *chiasma opticum*) (рис. 373). Довольно часто пучки волокон в толще мозга переходят из одной его половины в другую без какой-либо на то очевидной причины. То же самое происходит и в зрительных нервах. У примитивных позвоночных почти все волокна правого зрительного нерва идут в левую половину мозга и наоборот. Такой перекрест называется **декуссацией**. У низших позвоночных две группы волокон направляются к парным структурам в крыше среднего мозга (*tectum*). У млекопитающих большая часть волокон идет к особым областям серого вещества полушарий головного мозга. Мы мало знаем о низших позвоночных, но известно, что у млекопитающих области мозга, получающие сигналы от сетчатки, если не всегда,

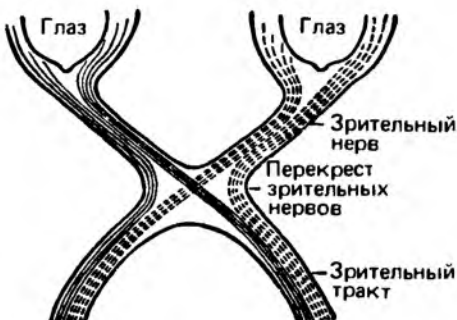


Рис. 373. Схема строения зрительного перекреста у млекопитающего с сильно развитым стереоскопическим зрением. Все волокна из одноименных половин обоих глаз направляются в одноименную же половину мозга. (Из Arey.)

то в большинстве случаев так упорядочены топографически, что создают мысленную «картину» (проекцию), воспроизводящую такое же расположение объектов, какое воспринимает сетчатка.

У большинства позвоночных глаза помещаются почти строго по бокам, так что левое и правое поля зрения перекрываются только частично или вообще не перекрываются. Мозг выстраивает две независимые картины. Однако у ряда высших позвоночных, таких, как хищные птицы и многие млекопитающие, глаза развернуты вперед, левое и правое поля зрения в большей или меньшей степени перекрываются, и два изображения, передаваемые в мозг, приблизительно одинаковы. Наиболее замечательными в этом отношении являются приматы, у которых, начиная с долгопята (*Tarsius*) и кончая человеком, два поля зрения практически совпадают.

Как это ни странно, у птиц и нижестоящих форм с перекрывающимися полями зрения, по-видимому, формируются два мысленных изображения. У млекопитающих впервые появляется новшество — стереоскопическое, или бинокулярное, зрение. Поле зрения здесь едино, и проекции объектов, получаемые сразу двумя глазами, накладываются. В результате небольшие различия в углах зрения левого и правого глаз позволяют, в том числе и человеку, воспринимать глубину и трехмерность пространства — ощущения, которые иначе достигнуты быть не могут.

Важной анатомической особенностью, связанной с этим новшеством, является неполная декуссация в зрительном перекресте. У многих млекопитающих (и только в этой группе) волокна от тех областей двух сетчаток, которые воспринимают одинаковые фрагменты внешней картины, направляются к одной и той же половине мозга. Таким образом, определенные группы волокон не переходят на другую сторону (т. е. полной декуссации не происходит), а меняют свое направление в зрительном перекресте под прямым углом и сопровождают соответствующие волокна из противоположного глаза. Например, у человека, где перекрывание полей зрения почти полное, практически все волокна от левых половин сетчаток направляются в левую половину мозга, а от правых половин сетчаток — в правую половину мозга (рис. 373). В результате зрительная область каждой из сторон мозга воспринимает половину всего поля зрения в виде «двойной экспозиции»¹, а благодаря дальнейшим сложным взаимодействиям между полушариями две половины картины совмещаются и осознаются как единое стереоскопическое изображение.

ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ ГЛАЗА. Снаружи от глазного яблока располагаются различные вспомогательные структуры. Ранее мы уже описывали (т. 1, с. 328) шесть поперечнополосатых мышц, которые приводят глаз в движение. Иногда они дают начало дополнительным мышцам, среди которых особенно следует отметить мускул (*m. retractor bulbi*), втягивающий глазное яблоко внутрь глазницы у многих четвероногих. Может существовать также и леватор глазного яблока (*m. levator bulbi*), возвращающий глаз в исходное положение. У

¹ Поскольку хрусталик проецирует на сетчатку перевернутое изображение, левая половина единого поля зрения обрабатывается у человека в правой половине мозга и наоборот. Точно так же у нижестоящих групп позвоночных с полной декуссацией поля зрения правого и левого глаз обрабатываются в противоположных половинах мозга. — *Прим. ред.*

некоторых четвероногих даже из челюстной мускулатуры в глазнице выделяется мышца, которая при сокращении утолщается и выталкивает глаз наружу.

У рыб по краям глазницы могут располагаться складки кожи, но у большинства из них развитие век (*palpebrae*) дальше не идет. Однако у некоторых костистых рыб роговица частично закрыта неподвижными складками кожи, а у некоторых акул имеются верхнее и нижнее веки (последнее подвижно).

У большинства четвероногих имеются подвижные веки. Сухая роговица мутнеет, веки же, периодически закрываясь и открываясь, увлажняют и очищают ее поверхность. Обычно присутствуют два века — верхнее и нижнее. Они, как правило, толстые и непрозрачные. В большинстве групп нижнее веко развито сильнее, чем верхнее. Однако у млекопитающих и у крокодилов сильнее развито верхнее веко. У птиц, многих пресмыкающихся и млекопитающих имеется третье веко — **мигательная перепонка** (*membrana nictitans*), прозрачная кожная складка, лежащая под другими веками и при закрывании роговицы скользящая спереди назад (или от средней линии вбок).

Исходно в области век мышцы отсутствовали, и для осуществления их подвижности в процессе эволюции в разных группах появились различные приспособления. Как уже отмечалось, у многих четвероногих глазное яблоко может втягиваться и выталкиваться обратно. Подобные перемещения обеспечивают пассивное закрывание и открывание век. Подвижность мигательной перепонки обеспечивается развитием сухожилия, которое тянется вглубь, обходит вокруг глазного яблока и соединяется с одной из глазных мышц. Сходное сухожилие может развиваться и для нижнего века. В некоторых случаях от глазных мышц отходят пучки волокон, прикрепляющиеся к векам. У млекопитающих используется присущее этому классу новообразование. Мы отмечали, что в этой группе развиваются, распространяясь по голове в переднем направлении, лицевые мышцы. Кольцо из волокон этой мускулатуры задействовано в качестве сфинктера, закрывающего глаз (рис. 215).

У змей и некоторых ящериц снаружи от роговицы имеется второе наружное покрытие из прозрачной ткани. Это защитное приспособление образовано сросшимися веками. Именно срастанием век и объясняется немигающий взгляд змеи.

У наземных позвоночных развиваются слезные железы (*glandulae lacrimales*), функция которых состоит в выработке жидкости для смачивания и промывания роговицы. Результаты изучения некоторых хвостатых земноводных показывают, что исходно в нижнем веке вдоль всего глаза тянулся ряд маленьких желез. Однако в большинстве групп железы концентрируются либо у переднего (медиального), либо у заднего (латерального) края глазницы. К переднему краю приурочена **гардерова железа**, которая в отличие от истинной слезной железы секретирует, как правило, маслянистую жидкость. Слезная железа обычно развивается в заднем, или наружном, углу глаза. У земноводных, пресмыкающихся и птиц гардеровы железы в большинстве случаев хорошо выражены, тогда как слезные железы часто недоразвиты или отсутствуют. Для млекопитающих, напротив, характерны истинные слезные железы, а гардерова железа встречается у них относительно редко. У морских черепах слезная железа выделяет гипертонический раствор соли, и благодаря этому черепахи способны пить морскую воду.

Скромным, но полезным дополнением к глазу четвероногих является носослезный проток (*ductus nasolacimalis*), который отводит избыток жидкости из пе-

реднего, или медиального, угла глаза в носовую полость. Таким образом, дополнительное значение слезной жидкости состоит в том, что она смачивает слизистую носа, а у ящериц и змей еще и является добавлением к слюнной жидкости. Проток отсутствует у черепах, а у ящериц и у большинства змей он открывается в вомероназальный орган (т. 2, с. 209). Хотя с первого взгляда мы и не находим такого протока у рыб, на самом деле он у них есть — носослезный проток четвероногих развивается из задней наружной ноздри костных рыб.

РАЗНООБРАЗИЕ В СТРОЕНИИ ГЛАЗ. Предшествующие комментарии по поводу структур, связанных со зрением, позволили составить некоторое слабое представление об огромном разнообразии адаптивной изменчивости глаз позвоночных. С потрясающим постоянством основной план строения проходит через весь ряд позвоночных. Тем не менее целые тома могли бы быть (и были) посвящены описаниям того изобилия изменений, которым подвергаются основные структуры глаза в различных группах. Ниже мы приведем некоторые дополнительные замечания, относящиеся к подобным изменениям.

Обычно глазное яблоко имеет почти сферическую форму, но иногда встречаются поразительные отклонения. У глубоководных костистых рыб и у сов глаза вытянуты вдоль оси как подзорная труба. Эти животные обитают в условиях слабой освещенности. В глазу подобного типа все доступное освещение концентрируется на маленьком пятнышке сетчатки. Тем самым достигается тот минимум освещенности, который необходим для зрительного восприятия. В отличие от сов у типичных дневных птиц поверхность сетчатки сильно увеличена (см. рис. 367, Б), что обеспечивает большую разрешающую способность. Своеобразный курьез представляет собой небольшая рыба «четыреглазка» *Anableps*, обитающая в водоемах тропической Америки; у этой рыбы имеются по две отдельные роговицы и сетчатки в каждом глазу. Плавая у поверхности воды, она может одновременно видеть то, что находится под водой и над ее поверхностью.

Глаза относительно малы у крупных животных и велики у мелких. Этого и следует ожидать, так как если глаз определенного размера обеспечивает удовлетворительное зрение для данного животного, то его укрупнение не даст преимущества в борьбе за выживание, а работа глаза никак не зависит от величины животного, которому он принадлежит.

У многих форм позвоночных глаза редуцировались и в значительной степени утратили свою сложность. Естественно, подобная редукция обычно связана с условиями жизни животного (освещение слабое или отсутствует). У тех морских костистых рыб, которые живут на относительно больших глубинах, имеются крупные специализированные глаза, максимально использующие слабое освещение; однако на очень больших глубинах многие рыбы, образно говоря, отказались от дальнейшей борьбы и глаза их редуцировались. Жизнь в пещерах также привела к редукции глаз у различных рыб и земноводных, причем некоторые из них состоят в близком родстве с животными, у которых глаза развиты нормально. Сходная тенденция наблюдается у роющих четвероногих — червяг, амфисбен, кротов и других. У змей глаза обычно хорошо развиты, но имеют своеобразное строение и лишены таких структур, как склеральное кольцо, а также некоторых типичных глазных мышц. По-видимому, предки змей были роющими животными с редуцированными глазами, и типичный глаз современной змеи был восстановлен вторично из дегенерировавшего предкового органа.

НЕПАРНЫЕ ГЛАЗА. До сих пор мы обсуждали исключительно парные, латерально расположенные глаза, свойственные всем позвоночным. Однако на ранних этапах своего эволюционного развития предковые позвоночные обладали третьим глазом, помещенным на лбу и направленным вверх. У древнейших щитковых (см. рис. 19), как правило, имелась впадина, которая явно вмещала такой глаз. Нередко она была довольно крупной, хотя никогда не превышала размеров парных глазниц. Подобная впадина была характерна для панцирных рыб, но у акул-подобных форм ее не было. Она также характерна для девонских представителей всех трех основных групп костных рыб, особенно для кистеперых (рис. 170). У ранних четвероногих третий глаз сохранялся. Он имелся почти у всех древних земноводных и у ранних пресмыкающихся, в том числе у большинства зверообразных форм (рис. 177, А, Б; 186, А; 187, А). Но к триасу непарные глаза определенно «вышли из моды». Даже в большинстве групп рыб они исчезли на ранних стадиях; у современных амфибий, большинства рептилий, всех птиц и млекопитающих они также отсутствуют. В настоящее время хорошо развитые непарные глаза сохранились только у миног, гаттерии и некоторых ящериц (рис. 424). Погруженные под кожу, они способны различать только наличие или отсутствие света, хотя в них еще могут развиваться миниатюрные роговица, хрусталик и сетчатка (рис. 374). У бесхвостых амфибий встречается рудиментарная наружная структура сомнительной природы. Во всех других группах остатки подобных органов представляют собой не более чем железистые образования, заключенные внутри мозговой коробки.

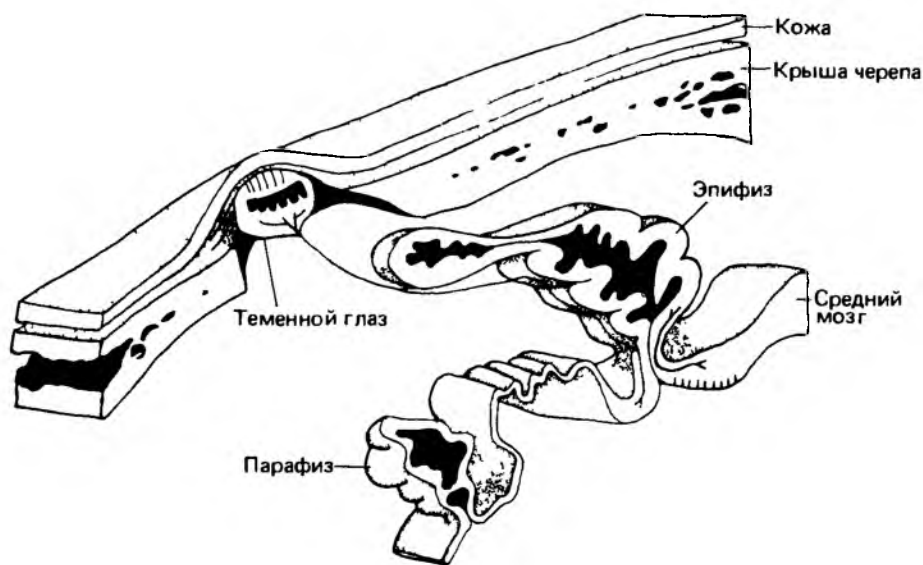


Рис. 374. Теменной глаз и смежные с ним структуры у ящерицы. Эпифиз (или пинеальный орган) и теменной глаз (париетальный, или парапинеальный орган) представляют собой дорсальные выросты промежуточного мозга, которые в разных группах позвоночных могут формировать глазоподобные структуры. Парафиз также представляет собой дорсальный вырост, но никогда не напоминает глаз. У некоторых ящериц (и у гаттерии) теменной глаз располагается в теменном отверстии черепа и высоко дифференцирован: верхняя стенка этого пузыря уподобляется хрусталику, а нижняя — сетчатке. Он соединяется с крышей промежуточного мозга тонким нервом (По Wurtman, Axelrod, Kelly.)

Функциональное значение этих образований можно объяснить с точки зрения образа жизни предков позвоночных, которые предположительно были придонными организмами и ползали в иле. При этом жизненно важное значение имела информация о возможной угрозе сверху, поставляемая непарным глазом. С переходом к более активному образу жизни верхнее зрение постепенно утрачивало свое значение.

Рассматриваемые дорсальные глаза развиваются из крыши промежуточного мозга и, таким образом, как и латеральные, представляют собой часть головного мозга. Любопытно, что непарный глаз не всегда имеет одинаковое происхождение; иногда он развивается из **париетального (парапинеального) органа** (*organum s. corpus parietale s. parapineale*), а иногда из **пинеального органа** (*organum pineale*). Оба этих органа могут вместе присутствовать у одного и того же животного и быть хорошо различимыми (хотя один вплотную примыкает к другому) благодаря различиям в местах отхождения ножек. У миног эти органы образуют глазоподобные структуры, но пинеальный развит сильнее. У гаттерии и ящериц, однако, светочувствительным элементом является парапинеальный орган. Эта ситуация наводит на мысль о том, что у далекого предка позвоночных наряду с парными латеральными глазами имелись непарные глаза. Такое предположение подтверждается данными о строении черепов некоторых ископаемых панцирных рыб.

Несмотря на утрату зрительной функции, пинеальный орган сохраняется у высших позвоночных в качестве железистой структуры. Как будет отмечено ниже, он, по-видимому, обладает эндокринными функциями, имеющими отношение к его исходной фоторецепторной деятельности.

ОРГАНЫ БОКОВОЙ ЛИНИИ

Органы боковой линии, присущие рыбам, личинкам земноводных и водным амфибиям, составляют высокоразвитую систему, абсолютно несвойственную типичным наземным позвоночным. Рецепторами являются скопления сенсорных клеток, именуемые **невромастами**. Они могут встречаться в коже поодиночке,

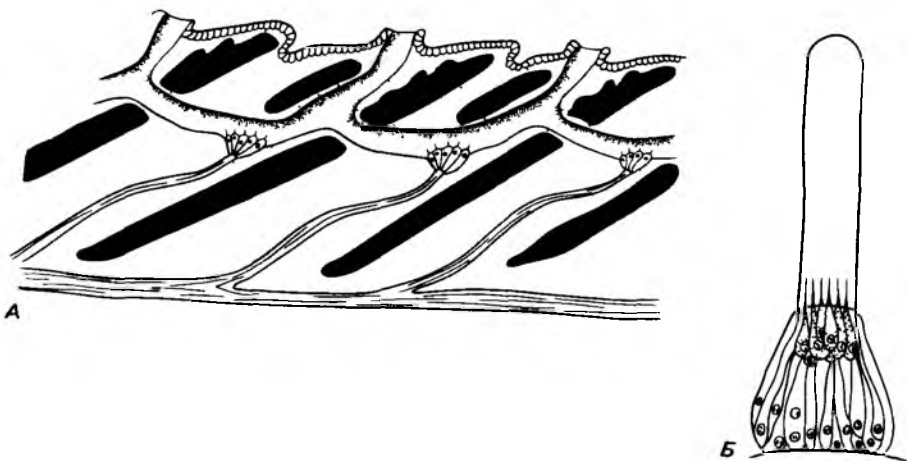


Рис. 375. Орган боковой линии рыб. А. Участок главного канала боковой линии окуня (*Perca*) с тремя отверстиями на поверхности кожи и тремя невромастами. Б. Схема строения отдельного невромаста. Показаны рецепторные клетки с волосками и студенистая купула (см. рис. 381). (По Goodrich, Yapp.)

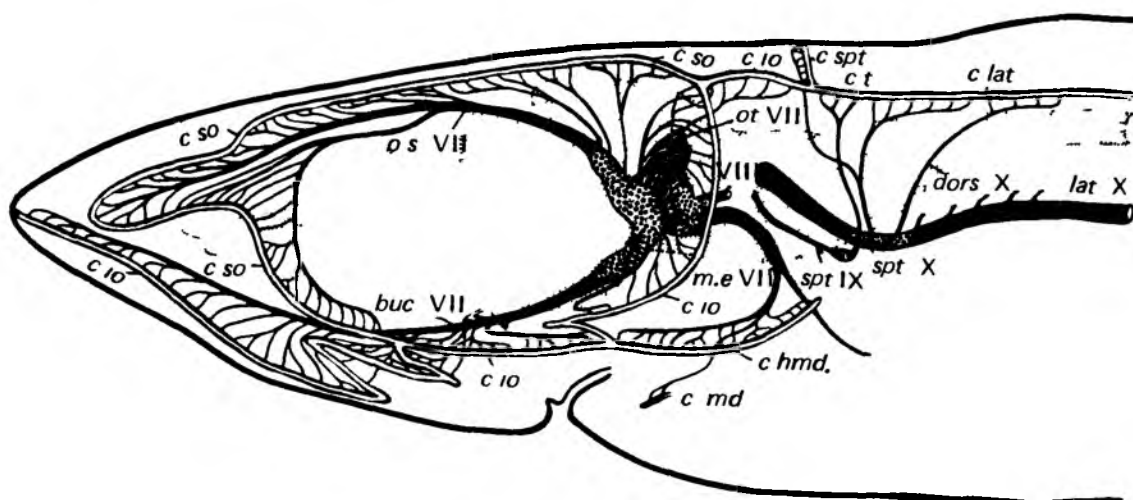


Рис. 375. Голова акулы. Вид слева. Сдвоенными тонкими линиями показаны каналы боковой линии, черным цветом выделены нервы, обслуживающие эти каналы. Ямочные органы не изображены. *buc. VII* — щечная ветвь VII нерва; *c hmd.* — гиомандибулярный канал, *c io.* — подглазничный канал; *c. lat.* — собственно канал боковой линии; *c. md.* — нижнечелюстной канал; *c. so.* — надглазничный канал; *c spt.* — надвисочный (затылочный) канал; *c. t.* — височный канал; *dors X* — дорсальная ветвь X нерва; *lat. X* — латеральная ветвь X нерва; *m. e VII* — наружная нижнечелюстная ветвь VII нерва; *o s VII* — поверхностная глазничная ветвь VII нерва, *ot VII* — ушная ветвь VII нерва; *spt IX* — верхневисочная ветвь IX нерва; *spt. X* — верхневисочная ветвь X нерва. Мозг обозначен точками, а ганглии черепных нервов — мелкими кружками. (Из Norris, Hughes.)

но обычно расположены вдоль системы трубчатых каналов или желобков на голове и на туловище.

Основной элемент системы — это боковая линия в узком значении этого слова (рис. 375, А). У типичных рыб боковая линия представляет собой длинный канал, проходящий вдоль всего тела с каждого из его боков (иногда параллельно основной линии развиваются вторичные линии). Спереди, на голове, его продолжает сложная сеть сходных каналов. Обычно основной канал тянется вперед над височной областью, затем поворачивает вниз и вперед под глазницей и направляется к рылу. Это — подглазничный канал (*canalis infraorbitalis*). Второй головной канал, тянущийся вперед над глазницей, называется надглазничным (*canalis supraorbitalis*). Каналы двух сторон могут соединяться поперечной перемычкой, проходящей через затылок. Затем такой канал пересекает щеку и поворачивает вниз и вперед вдоль нижней челюсти. В головной и жаберной области могут присутствовать другие, дополнительные каналы, а в некоторых случаях имеются еще и дополнительные каналы на туловище (рис. 376). У разных групп водных позвоночных расположение каналов широко варьирует (рис. 377). На голове также могут присутствовать ямочные органы — изолированные невромасты. Они часто располагаются в линию.

У большинства рыб органы боковой линии заключены в замкнутых каналах, открывающихся наружу через определенные интервалы. У многих костных рыб такая система каналов погружена в толщу костных пластин черепа и чешуи либо располагается под чешуями. Напротив, у круглоротых невромасты сидят в изолированных ямках, хотя ямки и расположены в линейном порядке. У неко-

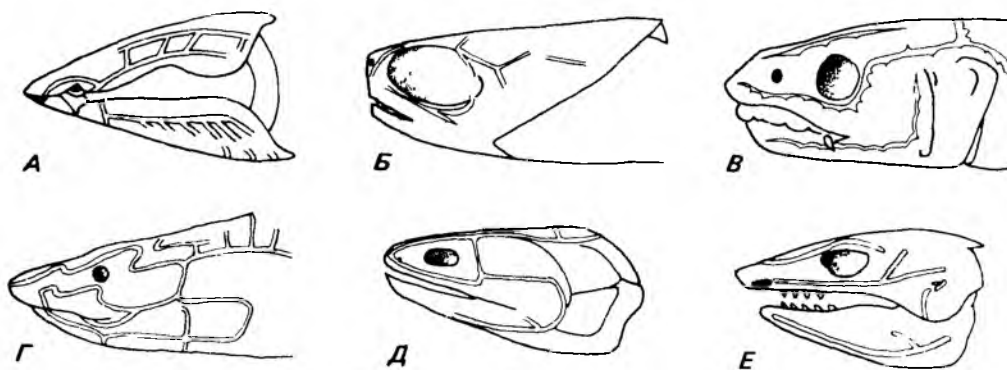


рис. 377 Расположение каналов боковой линии на голове у разных форм для сравнения с таковым акулы (рис. 376). А. *Poraspis* (Ostracodermi, Heterostraci) (по Denison). Б. *Rhinosteus* (Placodermi, Arthrodira) (по Stensiö). В. *Hybopsis* (Teleostei) (по Reno). Г. *Protopterus* (Dipnoi) (по Orvis). Д. *Eusthenopteron* (Crossopterygii, Rhipidistia) (по Jarvik). Е. *Palaeoherpeton* (нижняя челюсть взята от *Eogyrinus*, Labyrinthodontia, Anthracosauria) (по Panchen).

торых хрящевых и костных рыб каналы представляют собой открытые желобки, и, по-видимому, это справедливо также для всех ископаемых земноводных, за исключением наиболее древних. У современных земноводных невромасты располагаются в коже более или менее изолированно, но по-прежнему линейно.

Чувствительные элементы системы боковой линии, невромасты, образованы скоплениями клеток, часто во многом напоминающими вкусовые луковицы. Клетки невромастов удлиненные, и каждая несет вырост, похожий на волосок. «Волоски» обычно полностью покрыты сверху массой студенистого материала, секретуемого клетками невромастов; это так называемая купула (cupula), которая свободно колеблется окружающей водой (рис. 375, Б). Поскольку у человека нет подобных структур (исключение, как мы увидим позднее, — внутреннее ухо — рис. 381), нам трудно определить характер воспринимаемых ими ощущений. По-видимому, большая часть невромастов реагирует на возмущения, распространяющиеся в воде, за счет того, что эти возмущения вызывают смещения купулы и вместе с этим сгибание волосовидных отростков; такие ощущения дополняют зрение, информируя рыбу о движущихся вблизи предметах — добыче, врагах — или о неподвижных препятствиях. Рыба редко имеет дело с визуально различимыми ориентирами, по которым она могла бы оценивать свое перемещение. Сенсорные органы подобного рода по крайней мере предоставляют информацию о перемещении воды относительно тела, чем чрезвычайно помогают при передвижении.

Невромасты и их нервные клетки в эмбриогенезе развиваются (так же как и некоторые другие нервные и сенсорные структуры) из утолщений эктодермы, располагающихся по бокам от нейральной эктодермы головы и называемых плакодами. Плакоды боковой линии вступают в связь с тремя черепными нервами. Значительная часть системы головных каналов образуется из передней плакоды, связанной с VII нервом. Короткий участок канала в височной области образуется из маленькой плакоды, связанной с IX нервом. Задняя плакода дает начало задней части головной системы каналов и разрастается назад вдоль всей длины тела. Она связана с X нервом (блуждающим), который имеет ветвь, растущую

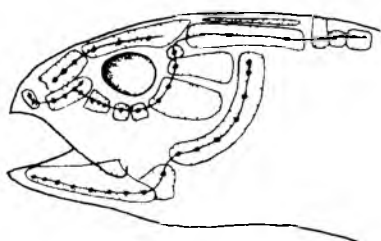


Рис. 378 Схема соотношений между головными каналами боковой линии и некоторыми покровными костями черепа у *Amia*. Кости, не связанные с каналами, не изображены (По Pehrson)

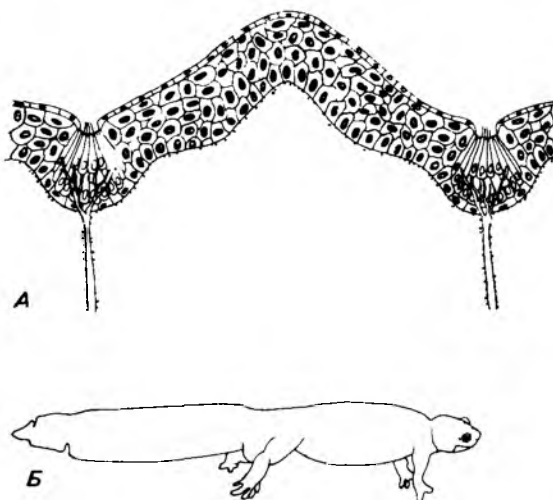


Рис. 379 Органы боковой линии земноводных. А Два невромаста в коже постоянно живущей в воде шпорцевой лягушки (*Xenopus*). Б Общая схема расположения невромастов в коже хвостатой амфибии (*Pleurodeles*). Хотя невромасты не заключены в каналы и лежат в коже в качестве обособленных органов, они образуют линии на голове, туловище и хвосте (По Murray, Escher)

вслед за плакодой. У форм с покровными костями черепа каналы боковой линии в своем развитии тесно связаны с центрами окостенения многих из этих костей и являются важным ключом для гомологизации многих из них (рис. 378)

Система боковой линии имеется у личинок амфибий и водных амфибий (рис. 379), но она, по-видимому, была утрачена уже у древнейших рептилий. Многие рептилии и млекопитающие вернулись к жизни в водной среде, но как бы ни была полезна для них эта сенсорная система, будучи раз утрачена, она уже более не появляется.

Существуют органы чувств и другого типа (по крайней мере с функциональной точки зрения), которые, видимо, также являются частью системы боковой линии. У многих ископаемых водных форм, преимущественно щитковых и кистеперых, в панцире или чешуях имеется сложная система каналов, называемая **поровыми каналами**. Они особенно характерны для мощных пластов космина (треугольные пустоты в косминовом слое на рис. 111, В являются хорошей иллюстрацией). Такая система, вероятно, имела у всех древних позвоночных и, как теперь считают, содержала органы, чувствительные к электрическим разрядам.

Эта предположительно исходная способность к электрической чувствительности сохранилась у современных миног и пластиножаберных. У последних обсуждаемые структуры представлены **ампулами Лоренцини** (ampullae Lorenzini) — мелкими заполненными слизью трубочками, разбросанными группами по всей голове (особенно в области рыла). В их вздутых слепых концах находятся, надо полагать, модифицированные невромасты, но без характерных купул. Ампулы можно заставить реагировать и на иные стимулы, чем электрические, но, по-видимому, они специализированы в основном для электрорецепции.

Несмотря на то что такие электрорецепторы были утрачены, возможно, уже у древних лучеперых и неизвестны для большинства представителей этой группы, несколько групп костистых рыб, по-видимому, независимо друг от друга приобрели сходные рецепторы, развившиеся также из компонентов системы боковой линии. Они особенно развиты у различных относительно примитивных пресноводных костистых, таких, как африканские клюворылые. Эти рыбы генерируют электрические импульсы для ориентации по принципу радара в мутной воде, где возможности зрения ограничены (см. т. 1, с. 354).

УХО

Если мы будем исходить из анатомии человека, то образы, которые придут в голову при обсуждении основных анатомических и функциональных аспектов уха позвоночных, скорее всего собьют нас с правильного пути. В этом случае мы будем вспоминать малозначащую раковину наружного уха млекопитающих или, возможно, полость среднего уха за барабанной перепонкой с ее слуховыми косточками. Однако все эти атрибуты совершенно отсутствуют у рыб. Для всех позвоночных главными структурами уха являются структуры внутреннего уха — органа чувств, замурованного глубоко в слуховой капсуле. Естественно думать, что функция уха — это восприятие звуковых стимулов, т. е. слух, но для древних позвоночных восприятие звука не имело большого значения и, вероятно, совсем отсутствовало. Главным чувством, которое обеспечивал орган «слуха», было чувство равновесия.

УХО КАК ОРГАН РАВНОВЕСИЯ. Прежде чем обсуждать функцию слуха, которая с повышением уровня организации позвоночных приобретает все большее значение, мы рассмотрим ухо как орган равновесия. Эта его исходная функция в ряду от рыб до человека остается практически неизменной. Чувство равновесия целиком обеспечивается внутренним ухом: все вспомогательные структуры связаны с восприятием звука и в настоящий момент нас интересовать не будут.

У разнообразных рыб, амфибий и рептилий парное внутреннее ухо построено в соответствии с единым планом, и большая часть имеющихся структур связана с чувством равновесия (рис. 380, А—Г). **Перепончатый лабиринт** (*labyrinthus membranaceus*) состоит из серии мешочков и каналов и лежит в слуховом отделе черепа сбоку от собственно мозговой коробки. Мешочки и каналы образуют замкнутую систему полостей, выстланных эпителием и содержащих жидкость — эндолимфу, сходную с тканевой жидкостью.

У челюстноротых обычно выражены два основных мешочка — **овальный** (*utricle*) и **круглый** (*sacculus*). От них в дорсомедиальном направлении, как правило, отходит тонкая трубка — **эндолимфатический проток** (*ductus endolymphaticus*), заканчивающийся в полости черепа **эндолимфатическим мешком** (*sacculus endolymphaticus*). В целом круглый мешочек располагается снизу от овального. В каждом из них различимо крупное овальное пятно, образованное чувствительным эпителием и связанное с ветвями слухового нерва. Это **пятно овального** (*macula utriculi*) и **пятно круглого** (*macula sacculi*) **мешочков**. Первое располагается в дне овального мешочка горизонтально, а типичное положение второго чувствительного пятна — вертикальное, на внутренней стенке круглого мешочка. Вблизи задней оконечности последнего в его дне находится карманоподобное

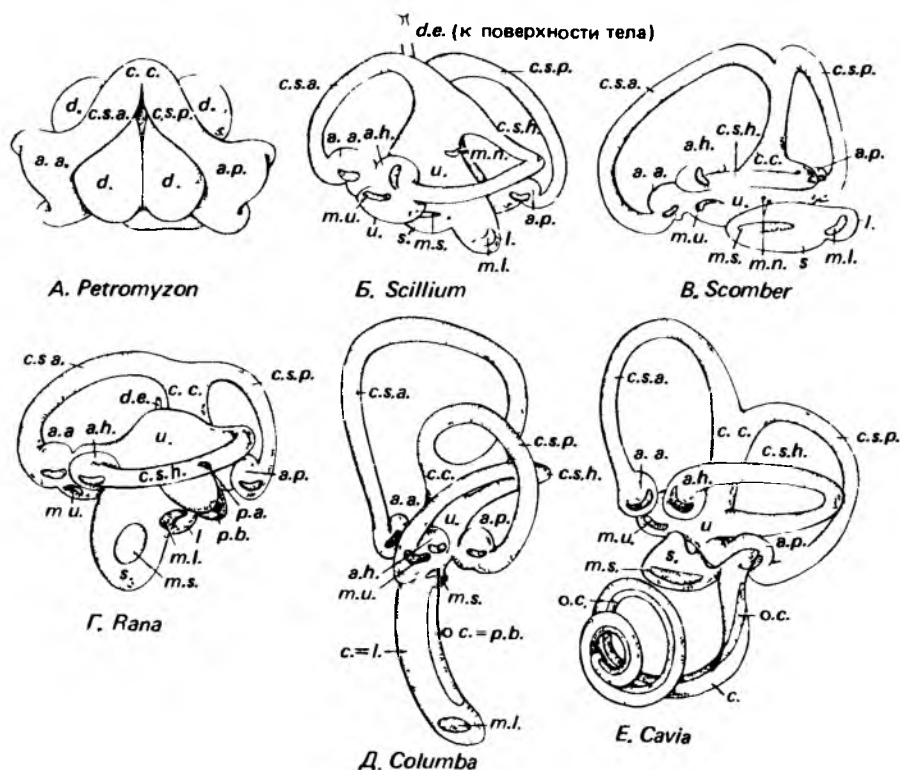


Рис. 380 Перепопчатый лабиринт миноги (А), акулы (Б), костистой рыбы (В), лягушки (Г), птицы (Д), млекопитающего (Е). Левое внутреннее ухо, вид сбоку. На Б—Е показаны чувствующие области так, как будто перепопчатые стенки прозрачны. *a. a.*— ампула переднего канала; *a. h.*— ампула горизонтального канала; *a. p.*— ампула заднего канала; *c.*— улитковый проток; *c. c.*— общая ножка обоих вертикальных каналов (*stus commune*); *c. s. a.*— передний полукружный канал; *c. s. h.*— горизонтальный полукружный канал; *c. s. p.*— задний полукружный канал; *d.*— дивертикулы перепопчатого лабиринта миноги, выстланные реснитчатым эпителием; *d. e.*— эндолимфатический проток; *l.*— лагена; *m. l.*— *macula lagena*; *m. n.*— *macula neglecta*; *m. s.*— *macula sacculi*; *m. u.*— *macula utriculi*; *o. c.*— кортиев орган; *p. a.*— *papilla amphibiorum*; *p. b.*— *papilla basilaris*; *s.*— *sacculus*; *u.*— *utricle*. (По Retzius.)

выпячивание. Это так называемый выступ (*lagena*); он содержит маленькое одноименное пятно (*macula lagena*).

Сенсорные клетки перечисленных макул (как и всего внутреннего уха) сопоставимы с невромастами системы боковой линии (рис. 381). В ходе развития поверхность объединенных кончиков чувствительных волосков этих клеток формируется студенистая мембрана, или купула. В макулах овального и круглого мешочков, а часто также и в макуле лагены это вещество загустевает, утяжеляется благодаря отложению в нем карбоната кальция и превращается в структуру, именуемую отолитом. Такие «ушные камни» весьма разнообразны. Они могут быть представлены бесформенным скоплением кристаллов. Однако у лучеперых рыб отолиты преобразуются в компактные структуры. Обычно лучше всего бывает развит саккулярный отолит в круглом мешочке. У костистых рыб он такой крупный, что практически заполняет всю его полость и повторяет ее очертания. Форма отолита различна у разных родов и видов: единственный мельчайший отолит часто позво-

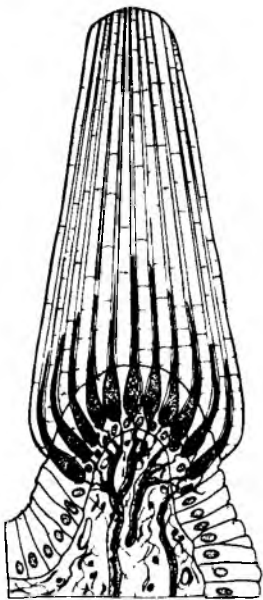


Рис. 381. Ампулярный гребень (невромаст) из полукруглого канала человека. Каждая сенсорная клетка (на рисунке они покрыты частыми точками) имеет волосовидный отросток, заходящий в студенистую купулу. Деформация купулы приводит к возбуждению клеток (По Bargmann.)

ляет однозначно определить систематическое положение рыбы, которой он принадлежал.

Макула овального мешочка и в значительно меньшей степени макула круглого мешочка и лагены через сдвиг отолита и вместе с ним сенсорных «волосков» регистрируют наклон головы и линейные ускорения. Однако они не дают информации о поворотах. Эту функцию выполняют другие структуры — полукружные каналы (*ductus semicirculares*).

Полукружные каналы представляют собой тонкие трубочки, дорсальную часть эндоперепончатого лабиринта; они происходят из овального мешочка и соединяются с ним обоими своими концами. У всех челюстноротых без исключения имеются три таких канала. Они лежат в трех взаимно перпендикулярных плоскостях в соответствии с тремя пространственными измерениями. Два канала лежат в вертикальных плоскостях: передний вертикальный канал (или верхний) (*canalis semicirculares anterior*) отходит от верхней стороны овального мешочка антеролатерально, а задний (тоже верхний) вертикальный канал (*c. s. posterior*) — постеролатерально. Горизонтальный боковой канал (*c. s. lateralis*) отходит от овального мешочка в латеральном направлении. Часто оба вертикальных канала начинаются от верхней стороны овального мешочка общей ножкой (*crus commune*). Каждый из полукружных каналов имеет на одном из своих концов сферическое вздутие — ампулу (*ampulla membranacea*). Вертикальные каналы несут такие ампулы на своих разнесенных концах: передний — на переднем, а задний — на заднем. Горизонтальный канал (без всякой видимой на то причины) несет ампулу на переднем конце. В каждой ампуле имеется чувствительный гребень (*crista ampullaris*) (рис. 381). В нем мы опять находим знакомые невромасты из волосковых клеток, концы которых заключены в общую мембрану или студенистое вещество — высокую купулу. Последняя почти полностью перегораживает ампулу и может качаться наподобие открывающейся в обе стороны двери.

Расположение каналов и их сенсорных структур указывает на их функцию — регистрацию поворотов животного в трех пространственных измерениях. Пере-

мещение жидкости сдвигает купулу и вместе с ней чувствительные волоски в одном, двух или трех каналах.

Строение этих ушных мешочков и каналов в целом постоянно у всех челюстноротых позвоночных — высших и низших. Однако существуют и некоторые варианты. Как и в отношении многих других признаков, у круглоротых здесь наблюдается необычное и непонятное состояние. У миног имеется только два полукружных канала, вероятно, соответствующих вертикальным каналам других позвоночных, но зато под ними развита своеобразная система ресничных мешков (рис. 380, А). У миксин наблюдается лишь один канал, предположительно являющийся производным двух только что названных. Как и в случае с органом обоняния, мы не можем с уверенностью сказать, примитивное ли это состояние или вторично упрощенное. Тот тип уха (а также расположение ноздрей), который мы встречаем у миног, известен у одних из наиболее древних ископаемых позвоночных — костнощитковых (*Osteostraci*). У хрящевых рыб круглый и овальный мешочки представляют собой лишь доли единого пузыря, из которой берут начало каналы и эндолимфатический проток, а задний вертикальный канал своим ампулярным концом может быть связан с областью круглого мешочка. У этих форм общая ножка слабо развита, и у скатов каналы связаны с остальной системой только узкими протоками.

Эндолимфатический проток обычно заканчивается небольшим мешочком, лежащим внутри мозговой коробки. У хрящевых рыб, считающихся примитивными, но, возможно, являющихся неотеническими в этом отношении, эндолимфатический проток может продолжаться вверх и открываться на дорсальной поверхности головы. Эндолимфатический мешок отсутствует у некоторых костистых рыб. У некоторых костных рыб и пресмыкающихся, а в особенности у земноводных, эндолимфатический мешок может достигать огромных размеров и содержать известковую суспензию. Мешки обеих сторон у некоторых низших тетрапод соединяются друг с другом выше или ниже мозга, а у типичных лягушек они могут тянуться вдоль всего позвоночного канала.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ УХА ПОЗВОНОЧНЫХ. В онтогенезе внутреннее ухо закладывается с каждой стороны тела, как и органы боковой линии, в виде эктодермального утолщения — плакоды (рис. 382). Левая и правая плакоды погружаются вглубь и образуют пару пузырьков, которые в течение некоторого времени могут быть связаны трубчатым каналом с внешней средой (у взрослых пластиножаберных такое соединение сохраняется в качестве эндолимфатического протока). В общем случае каждый мешок в дальнейшем разделяется на две части, соответствующие овальному и круглому мешочкам. Из первой постепенно выделяются каналы, а из второй берут начало другие структуры, речь о которых пойдет ниже.

Индивидуальное развитие и строение сенсорных структур уха позволяют предположить, что филогенетически внутреннее ухо происходит из специализированной, глубоко погружившейся части системы боковой линии¹. Его макулы и гребни — это типичные невромасты с волосковыми клетками, погруженными в студенистое покрытие, реагирующими на давление или на движение жидкости

¹ Некоторые исследователи предпочитают говорить и о боковой линии и внутреннем ухе, как о частях акустико-латеральной системы, но разница здесь лишь в определении, и между двумя взглядами нет никаких различий.

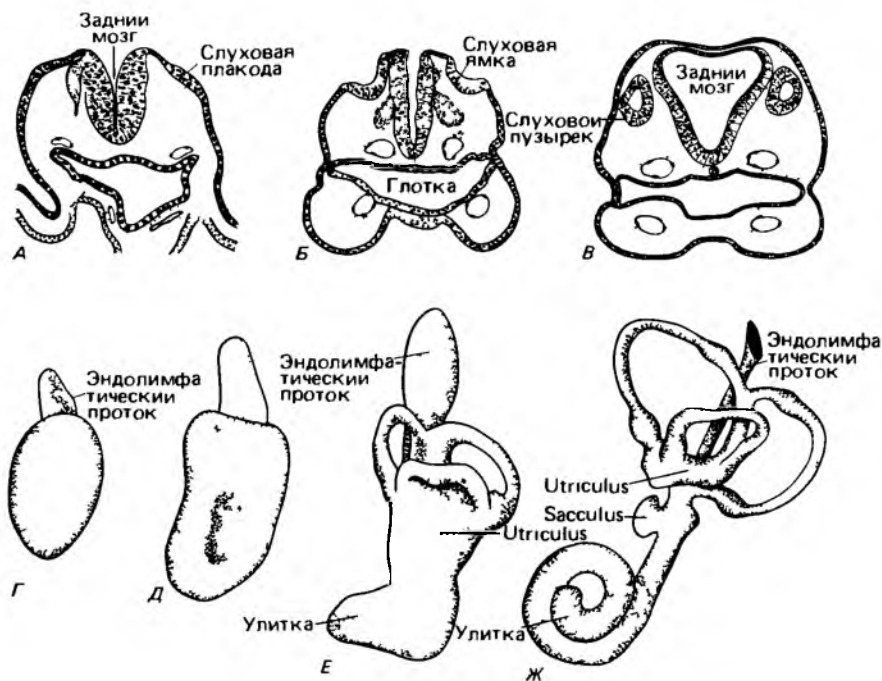


Рис. 382 Схемы развития внутреннего уха у млекопитающих А—В Поперечные срезы головы ранних зародышей Эктодермальные плакиды впячиваются внутрь и с каждой стороны образуют по слуховому пузырьку Г—Ж Последовательные стадии развития различных частей перепончатого лабиринта из слухового пузырька (А—В из Arey, Г—Ж по His, Bremer)

в том пространстве, где они находятся. Нервы, идущие от двух названных органов, тесно связаны (см. следующую главу) и образуют акустико-латеральную систему. Эти структуры связаны также и функционально. Они доставляют примитивным водным позвоночным большую часть информации, в соответствии с которой регулируется локомоция. Кроме того, самим органам боковой линии может быть свойственна функция слуха.

СЛУХ У РЫБ Вопрос о том, слышат рыбы или нет, обсуждался давно. Сейчас можно с уверенностью сказать, что костистые рыбы слышат (многие из них производят разнообразные звуки), но пластиножаберные, по-видимому, воспринимают колебания только очень низких частот. Локализовать область восприятия колебаний трудно. В большинстве случаев основным рецептором является макула круглого мешочка, но у некоторых форм в восприятии, по-видимому, участвует овальный мешочек. Подозрение падает на небольшое чувствующее пятно, расположенное в овальном мешочке у разнообразных рыб и низших тетрапод и называемое невзрачным (*macula neglecta*) (рис. 380, Б, В). Органы слуха наземных позвоночных развиваются в связи с лагеной, но у рыб ее макула, видимо, воспринимает только гравитацию.

В целом у рыб отсутствуют различные вспомогательные приспособления, с помощью которых звуковые волны достигают внутреннего уха у вышестоящих позвоночных. Однако проведение колебаний к внутреннему уху скелетом головы способно обеспечивать определенный уровень слуха (ощущения боковой линии очень близки и могут, конечно, перекрываться со слухом). У большинства рыб

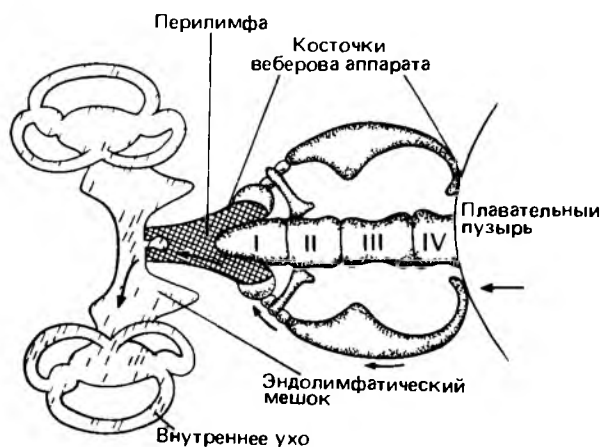


Рис. 383. Фрагмент фронтального среза задней части головы и передней части туловища костистой рыбы, обладающей веберовым аппаратом. Колебания переднего отдела плавательного пузыря через цепочку мелких косточек передаются перилимфатическому мешку. Отсюда колебания передаются эндолимфатическому мешку, лежащему у основания черепа. Стрелками показан путь передачи колебаний. Римскими цифрами обозначены позвонки, из которых выделяются косточки веберова аппарата. (По Chrapilov.)

для того, чтобы колебания воды были восприняты на слух, они должны возбудить колебания головы, а те в свою очередь — колебания эндолимфы, которые могут регистрировать волосковые клетки внутреннего уха.

Правда, некоторые костные рыбы обладают такими вспомогательными приспособлениями, которые в определенном смысле повторяют передающие «слуховые аппаратики» наземных позвоночных, хотя они и развились исторически совершенно независимо и по-иному. У таких рыб для передачи колебаний служит плавательный пузырь. У сельдеобразных костистых рыб от этого пузыря отходит вперед трубчатый отросток, который локально соприкасается с каждым из перепончатых лабиринтов и может, таким образом, передавать колебания пузыря эндолимфе. В группе костистых рыб, именуемой *Ostariophysi* и включающей сомов, карпов и их родственников, у которых слух, несомненно, развит, используется другой механизм. Парные отростки самых передних позвонков преобразуются в маленькие обособленные элементы — **веберовы косточки** (рис. 383). Они последовательно соединяются с каждой стороны в цепочку, связывающую плавательный пузырь со слуховой областью. Эти косточки действуют подобно слуховым косточкам млекопитающего, проводя колебания от плавательного пузыря к жидкостям внутреннего уха.

СРЕДНЕЕ УХО У ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ И ПТИЦ Слух является для четвероногих важным чувством. У наземных позвоночных по сравнению с рыбами проблема восприятия звука стоит иначе. Звуки, которые им надо услышать, являются относительно слабыми воздушными волнами, обычно не способными непосредственно возбудить заметные колебания эндолимфы внутреннего уха. Структуры, которые выполняют важную функцию усиления этих волн и их проведения к внутреннему уху, составляют среднее ухо.

Те образования, которые мы находим у современных земноводных, весьма своеобразны и, вполне возможно, были приобретены независимо. Они будут рассмотрены позже. Вместе с тем для древних лабиринтодонт был характерен

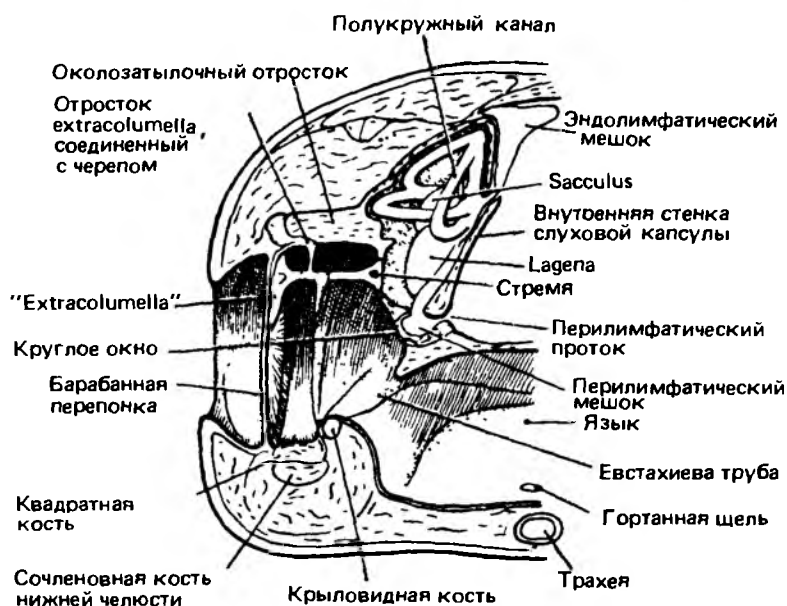


Рис. 384. Левая сторона головы ящерицы. Вид сзади. Показан орган слуха. Неглубокое наружное углубление ведет к барабанной перепонке. Внутри от барабанной перепонки располагается слуховая косточка, состоящая из двух компонентов — «extracolumella» и собственно columella, или собственно стремени (stapes). Первый из этих элементов имеет два отростка, один из которых направлен вверх и соединяется с черепом, а другой направлен вперед и вниз и соединяется с квадратной костью спереди от полости среднего уха. Последняя сообщается с глоткой широкой евстахиевой трубой. Внутреннее ухо представлено схематично. (Из Goodrich, по Versluys.)

нее обычный тип строения среднего уха, который лишь незначительно модифицирован у многих современных ящериц (рис. 384). В образовании такого среднего уха принимают участие только брызгальце и гиомандибуляре. Спиракулярный глоточный карман у зародыша никогда не прорывается во внешнюю среду. Наружное углубление напротив него, если оно образуется, становится **наружным слуховым проходом** (meatus acusticus externus). Тонкая мембрана между этим наружным углублением и спиракулярным карманом становится **барабанной перепонкой** (membrana tympani), воспринимающей колебания воздуха. В эту перепонку может быть встроена кость жаберной крышки (operculum) (б. Спиракулярный карман является **полостью среднего уха, или барабанной ямой** (cavum tympani). Его соединение с глоткой — **евстахиева, или слуховая, труба** (tuba Eustachii s. auditiva). Конечно, этот карман должен расшириться, с тем чтобы охватить гиомандибуляре. Последнее утрачивает функцию подвеса челюстей и превращается в столбчатую кость — **стремя** (stapes или columella), которое пересекает полость среднего уха. Снаружи оно прикрепляется к барабанной перепонке и повторяет ее вынужденные колебания. Расширенный в виде pouch внутри конец стремени помещается в отверстии слуховой капсулы, называемом **овальным окном** (fenestra ovalis). С помощью стремени колебания воздуха проводятся вглубь, порождают колебания жидкости внутреннего уха регистрируются его сенсорными структурами.

У рыб брызгальце открывается высоко на боковой поверхности головы (рис. 385, А), такое же положение характерно для ушной вырезки древнейших

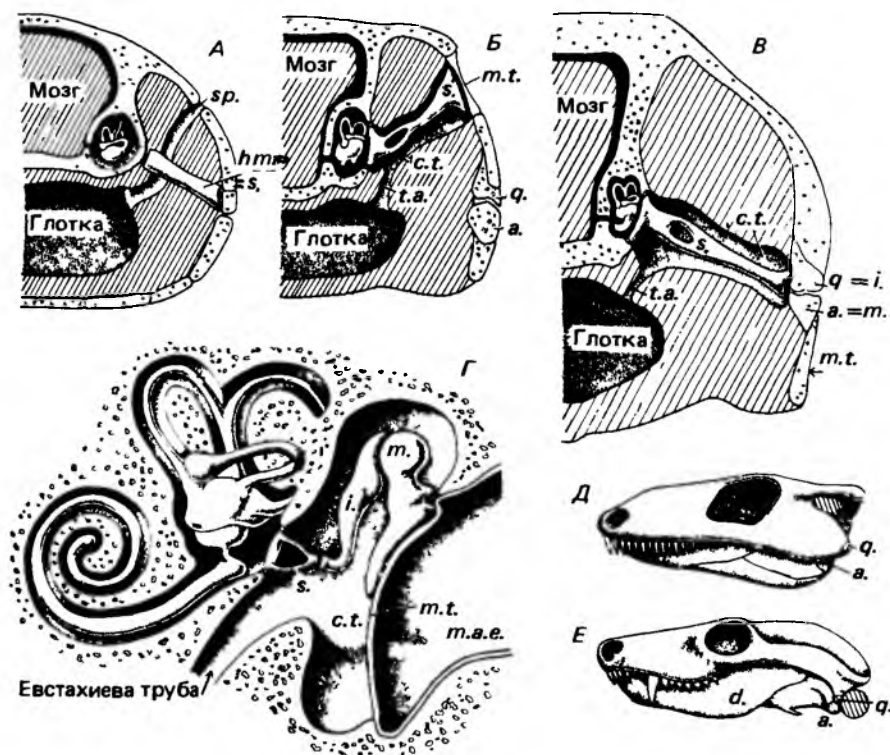


Рис. 385. Схемы, иллюстрирующие эволюционные преобразования среднего уха и слуховых косточек. Разрезы через слуховую область головы: рыбы (А), примитивной амфибии (Б), примитивной рептилии (В); млекопитающего (Г, изображена только собственно ушная область). Череп примитивного наземного позвоночного (Д), череп зверообразного пресмыкающегося (Е). Показано перемещение барабанной перепонки из ушной вырезки черепа в область челюстного сустава. *a.* — сочленовая кость; *c. t.* — полость среднего уха; *d.* — зубная кость; *hm.* — hyomandibulare; *i.* — наковальня; *m.* — молоточек; *m. a. e.* — наружный слуховой проход; *m. t.* — барабанная перепонка; *q.* — квадратная кость; *s.* — стремя; *sp.* — брызгальце; *t. a.* — евстахиева труба. (Из Romer, Man and the vertebrates, University of Chicago Press.)

ископаемых амфибий, в которой, предположительно была натянута барабанная перепонка (рис. 385, Б, Д). Однако у амниот перепонка обычно лежит каудовентральнее (рис. 385, Е). Хотя у пресмыкающихся перепонка и может поддерживаться прилежащими костями черепа, можно с уверенностью считать, что они связаны с ней вторично, а не являются прямыми преемниками исходной ушной вырезки древних земноводных. Более того, далеко не ясно, является ли перепонка полностью гомологичной во всех случаях и присутствовала ли она у всех ископаемых форм. Исходно перепонка находилась почти на одном уровне с поверхностью головы. Она и по сей день занимает такое положение у бесхвостых амфибий и черепах. Однако у большинства рептилий и у птиц она приобрела более защищенное положение в дне короткого наружного слухового прохода.

Барабанная перепонка обычно представляет собой тонкую мембрану, способную колебаться под действием воздушных волн. Она образована листком соединительной ткани, выстланным снаружи и изнутри слоями эпителия, производными соответственно кожи и выстилки спиракулярного кармана. Ее появление, по всей вероятности, связано с тем, что последний перестал прорываться во

ую среду. Сам карман разрастается сбоку от черепной коробки образуя полость среднего уха, которая у крокодилов, птиц и питающихся может вдаваться в соседние кости черепа (например, в сосцевидность млекопитающих). Исходно полость среднего уха открывается в глотку ким проходом, что наблюдается у бесхвостых земноводных и многих иц. Однако у большинства амниот он сужается и образует евстахиеву трубу. огих амфибий (как это будет отмечено ниже) барабанная перепонка и о среднего уха отсутствуют, вероятно, вторично. Подобная утрата наблюда у змей и у многих ящериц. Полагают, что у змей это связано с роющим зом жизни предковых форм, но, кроме того, это может объясняться специзацией челюстного аппарата этих животных. Специфической особенностью лах и змей является развитие вторичной наружной стенки слуховой капсулы уг стержня стремени. В пространство под ним расширены заполненные жидью полости внутреннего уха.

у рыбообразных предков четвероногих гиомандибуляре (в прошлом составная ь жаберного аппарата) служил для опоры челюстей, прикрепляя квадратный емент к слуховому отделу черепа, и лежал непосредственно позади брызгальца. ольшинства четвероногих челюсти прочно прикреплены к черепу непосреденно, а также за счет мышц височной области. Гиомандибуляре в качестве емени проводит колебания барабанной перепонки к внутреннему уху и одится теперь внутри расширенной полости среднего уха. Когда произоа такая смена функций, не совсем ясно. У многих древних четвероногих уждаемый элемент массивен и выглядит более пригодным для опоры, нели для звукопередачи. Стремя, как правило, имеет форму стержня и припляется наружным концом к барабанной перепонке. В унаследованной рыб точке прикрепления его внутреннего конца к мозговой коробке в стенке сулы внутреннего уха образовалось овальное окно. У рептилий и птиц стремято имеет сложное строение. Как правило, всю структуру целиком называют umella, а проксимальную часть столбика — собственно стремением. Эта сть всегда окостеневает, иногда бывает прободена отверстием для артерии медиально (проксимально) оканчивается расширенной подошвой, занимающей альное окно. Наружная (дистальная) часть, которая часто именуется термином trasolumella, может оставаться хрящевой и иметь сложное строение. Наружный енец столбика, конечно же, связан с барабанной перепонкой, но могут существоать дополнительные отростки, соединяющиеся, как у рыб, с квадратным элементом в области челюстного сочленения, с более дорсальной частью черепа и с лее вентральной, чем оно само, частью исходной гиоидной дуги.

НАРУЖНОЕ И СРЕДНЕЕ УХО У МЛЕКОПИТАЮЩИХ (рис. 385, Г). У млекопитающих хорошо развит наружный отдел уха с глубоким наружным слуховым проходом. У некоторых пресмыкающихся проход окружен хрящом. У млекопитающих такой хрящ сильно развит и почти всегда образует выступающую ушную раковину (*concha auricularae*) из эластического хряща. Эта структура, часто ложным образом собранная в складки, служит для улавливания звуковых волн.

Как уже отмечалось в одной из предыдущих глав (см. т. 1, с. 294), среднее хо млекопитающих обычно заключено в костный барабан. Вместо единственной слуховой косточки здесь располагается цепочка из трех сочлененных слуховых косточек (*ossicula auditis*), соединяющих барабанную перепонку с овальным ок-

ном,— молоточка, наковальни и стремени (*malleus, incus, stapes*), названных так по ассоциации с соответствующими предметами.

Происхождение этих слуховых косточек долго вызывало споры. Одно время думали, что они образовались в результате деления *columella* рептилий на три части. Однако данные эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии позволили восстановить истинную последовательность событий. Внутренний элемент — стремя — эквивалентен всей *columella* низших тетрапод, хотя и сильно укорочен. Другие два элемента гомологичны сочленовной и квадратной костям, образующим у нижестоящих позвоночных челюстной сустав. У млекопитающих в процессе эволюции развился новый сустав нижней челюсти с черепом и древние скелетные элементы этой области, ставшие здесь ненужными, были использованы по новому назначению. Барабанная перепонка у рептилий располагалась неподалеку от древнего челюстного сустава. Сочленовная кость соединилась с перепонкой и превратилась в молоточек. Квадратная кость, соединяющаяся у рептилий одним концом с сочленовной, а другим — со стремнем, превратилась в наковальню. Челюстной сустав рептилий гомологичен, таким образом, сочленению двух слуховых косточек млекопитающих (рис. 194). Эти кости — исходно элементы жаберного скелета, а затем — челюстного аппарата — являют собой хороший пример смены функций. Приспособление для дыхания в данном случае превратилось в приспособление для питания и, наконец, в приспособление для слуха.

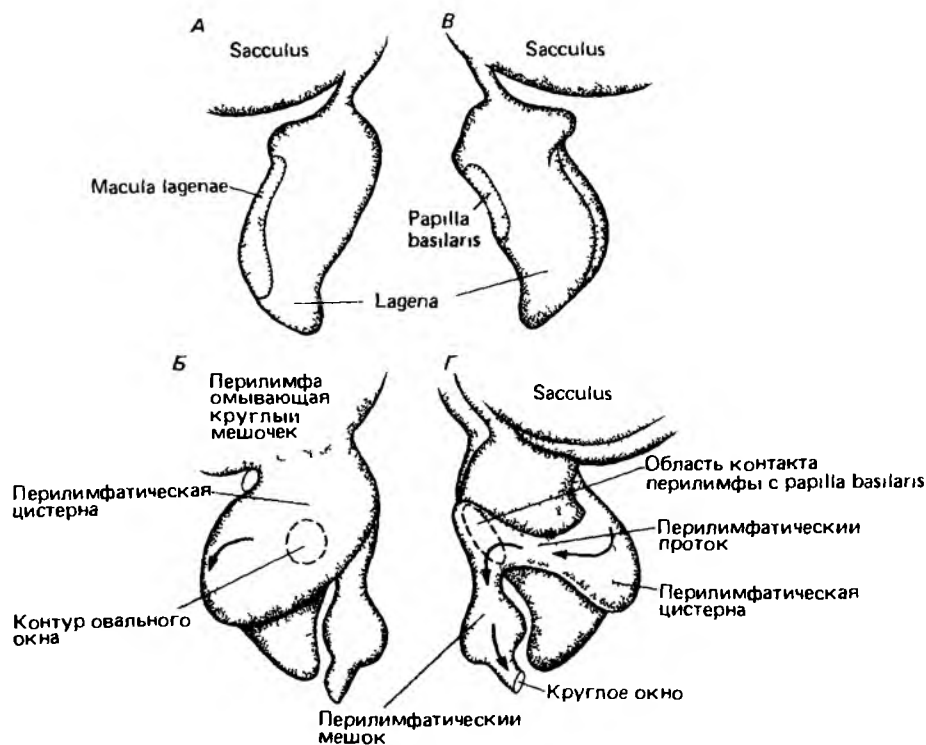
К двум слуховым косточкам прикрепляются маленькие мышцы, которые осуществляют регулировку системы. Интересно отметить, что мускул, связанный с молоточком, происходит из мускулатуры челюстной дуги и иннервируется тройничным нервом, тогда как мускул, связанный со стремнем, происходит из мускулатуры гиоидной дуги и иннервируется лицевым нервом.

ВНУТРЕННЕЕ УХО У РЕПТИЛИЙ (рис. 386). Как уже отмечалось, у четвероногих части внутреннего уха, связанные с равновесием, мало изменяются по сравнению с таковыми у рыб. Зато аппарат слуха постепенно оформляется в структуры таких размеров и значения, что древние участки мешочков и каналов часто (но неудачно) именуются преддверием (*vestibulum*) внутреннего уха.

Разрастание приурочено к лагене. Ее макула, упоминавшаяся выше при обсуждении рыб, сохраняется у всех четвероногих, за исключением млекопитающих, стоящих выше уровня однопроходных, но никогда не достигает скольконибудь значительного развития. У наземных позвоночных она в лучшем случае играет лишь незначительную роль в восприятии слуха. Однако сама лагена имеет значение в качестве основы для развития улитки.

У четвероногих сенсорная область, имеющая решающее значение для развития слуха, именуется **базилярным сосочком** (*papilla basilaris*) (рис. 380, Г, Д). Она не обнаружена у рыб, но характерным образом развита у многих земноводных и у типичных рептилий. Это участок с волосковыми клетками под общей студенистой мембраной, располагающийся на задней стенке круглого мешочка в основании лагены. Именно здесь воспринимаются колебания, проводимые извне стремнем.

Как правило, мешочки и каналы внутреннего уха не прилегают к стенкам слуховой капсулы. Они отделены от последних пространством, заполненным жидкостью и пронизанным тяжами соединительной ткани. Жидкость называется



Ухо позднего зародыша ящерицы (*Lacerta*) А Левое ухо Фрагмент перепончатого лабиринта — часть sacculus и lagena (вид с латеральной стороны) Б То же с добавлением перилимфатической системы В, Г Те же структуры, что на А и Б, но с медиальной стороны Стрелками указан путь проведения колебаний от стремени к papilla basilaris и далее к круглому окну на конце перилимфатического протока

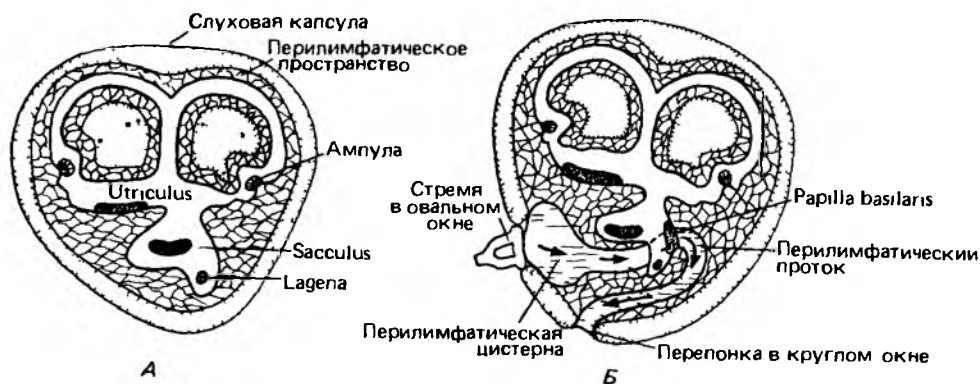


Рис 38 А Схематическое изображение среза через слуховую капсулу рыбы Показано перилимфатическое пространство, окружающее содержащий эндолимфу перепончатый лабиринт Б То же для четвероногого Здесь часть перилимфатического пространства специализирована для проведения звука от овального окна в направлении стрелок к чувствующей слуховой области и далее Чувствительные пятна обильно покрыты жирными точками (По Burlet)

перилимфой (рис. 387). Она окружает перепончатый лабиринт и его стенками четко отграничена от наполняющей его эндолимфы. У четвероногих на основе перилимфатического пространства развивается звукопроводящая система между овальным окном и базилярным сосочком. Эта система представляет собой последнее звено в цепи, передающей потенциально слышимые колебания слуховым чувствующим областям.

Внутри от овального окна у четвероногих развивается крупная перилимфатическая цистерна, воспринимающая колебания стремени (рис. 386; 387, Б; 388, А). Отсюда у типичных рептилий колебания передаются по перилимфатическому протоку, огибающему лагену, задней ее стороне. Проток проходит непосредственно снаружи от базилярного сосочка и отделен от его сенсорных клеток лишь тонкой базилярной мембраной (*membrana basilaris*). Колебания этой мембраны возбуждают волосковые клетки, и, наконец, столь окольным путем сигнал достигает сенсорного органа. Возбуждение слухового рецептора колебаниями подстилающей его мембраны — фундаментальный принцип в конструкции звуковоспринимающего аппарата у всех амниот.

В заключение следует отметить, что для того, чтобы стремя вызвало колебания в перилимфатическом протоке, на дальнем конце последнего должно существовать какое-либо приспособление, способное уступать этим колебаниям. У многих амфибий эту роль выполняет перилимфатический мешок (*saccus perilymphaticus*), который у них выходит из слуховой капсулы в полость мозговой коробки. У некоторых амфибий и рептилий (за исключением черепах) система усовершенствована. В стенке мозговой коробки вблизи от перилимфатического мешка имеется крупное наружное отверстие в виде короткой трубки (исходно для блуждающего нерва). Перилимфатический проток иногда не оканчивается мешком, а продолжается до упомянутого отверстия или до самостоятельного круглого окна (*fenestra rotunda*)¹ (рис. 387), появляющегося поблизости, и оканчивается в нем мембраной, которая способна вибрировать в фазе со стремением на другом конце перилимфатического протока. Исходно эта мембрана похоронена под тканями в ушной области. У более продвинутых форм круглое окно, как и овальное, открывается, в полость среднего уха.

УЛИТКА. Как птицы, так и млекопитающие расширили возможности своего слуха благодаря приобретению улитки (*cochlea*), весьма совершенного приспособления для восприятия звука. Исследования родственных птицам крокодилов позволяют понять, каким способом шло развитие улитки. Затронутыми оказались три структуры: лагена, перилимфатический проток и базилярный сосочек.

У крокодилов и птиц (рис. 388, Б) ранее пальцевидная лагена разрослась в длинную, но практически прямую трубку, естественно заполненную эндолимфой; ее называют улитковым протоком или средней лестницей (*ductus cochlearis* s. *scala media*). У этих форм (а также у однопроходных) в кончике этого протока сохраняется исходная макула лагены сомнительного функционального значения. Главной сенсорной структурой здесь является базилярный сосочек; он чрезвычайно разросся, вытянувшись полосой вдоль всего улиткового протока, и именуется

¹ К сожалению, в черепе также имеется круглое отверстие (*foramen rotundum*), однако они не являются синонимами. Подобная же ситуация имеет место в случае овального отверстия и овального окна (*foramen ovale* и *fenestra ovalis*).

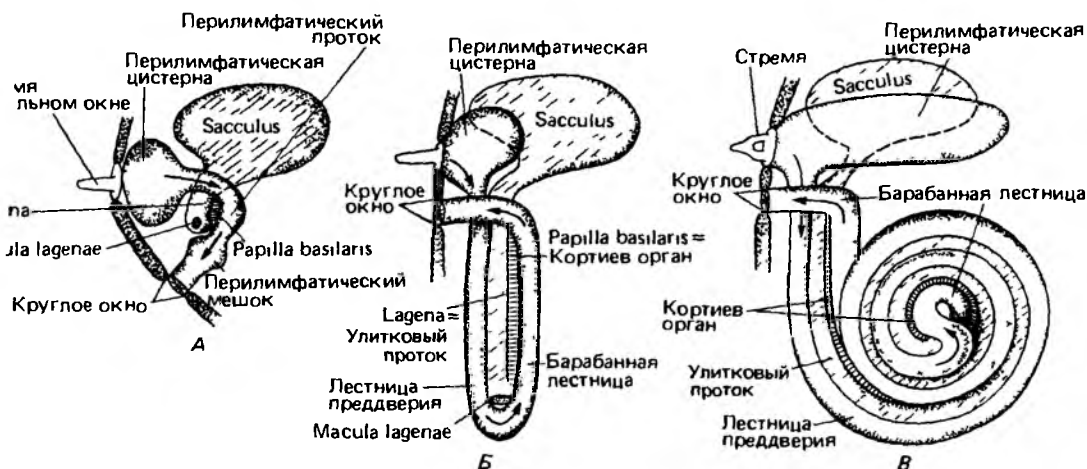


Рис. 388. Схемы области sacculus, отражающие эволюционное становление улитки. А. Прimitивная рептилия. Маленький базилярный сосочек прилегает к перилимфатическому протоку. Б. Состояние, характерное для крокодилов и птиц. Lagena удлинилась и превратилась в улитковый проток. Вместе с ней удлиненился базилярный сосочек и петля перилимфатического протока. В. Состояние, характерное для млекопитающих: улитка удлинена еще сильнее и для компактности свернута.

я кортиевым органом. Этот орган имеет сложный набор сенсорных волосковых опорных клеток. Над ними помещается перепончатая складка — покровная мембрана (*membrana tectoria*), соответствующая куполе других невромастов. Под ними располагается продолговатая, армированная волокнами, способная колебаться базилярная мембрана. При удлинении такого сенсорного органа перилимфатический проток, сохраняющий тесный контакт с его основанием, приобретает форму петли. Та ее часть, которая идет от овального окна вглубь, именуется **лестницей преддверия** (*scala vestibuli*), поскольку считается, что овальное окно лежит в области преддверия внутреннего уха. Следующее колено канала, ведущее к круглому окну с его мембраной, или «барабану», называют **барабанной лестницей** (*scala tympani*). Именно этот «дистальный» отрезок петли перилимфатического протока прилегает к базилярной мембране и чувствительному органу.

Такие преобразования примитивной лагены рептилий и связанных с ней структур приводят к развитию у крокодилов и птиц настоящей, хотя и простой, улитки. Грубое представление о формировании улитки этого типа можно составить, если вообразить, что лагену вместе с перилимфатическим протоком оттягивают рукой. Подобное растяжение превратит лагену в длинную слепо заканчивающуюся трубку — улитковый проток, а перилимфатический проток, закрепленный на обоих концах — в петлю из двух колен (лестниц).

Надо полагать, что улитка млекопитающих (рис. 388, В; 389) развивалась независимо от улитки птиц, но происходило это сходным образом. У однопроходных она представляет собой простую не закрученную структуру, весьма похожую на улитку птиц. Однако типичная улитка млекопитающих значительно превосходит по длине улитки крокодилов и птиц. Если бы она оставалась выпрямленной, то не поместилась бы внутри слуховой капсулы и поэтому у млекопитающих в улитке (как и предполагает ее название) эндолимфати-

ческий проток и два колена перилимфатического свернуты в аккуратную спираль.

Как и у птиц, у млекопитающих кортиева орган хорошо выводится из примитивного базилярного сосочка, если предположить, что последний вытягивался и усложнялся. Снизу этот орган граничит с барабанной лестницей через базилярную мембрану, пересекаемую многочисленными волокнами. Сверху, так же как у птиц и крокодилов, располагается текториальная мембрана, с которой связаны кончики волосковых клеток. В толще кортиева органа проходит любопытный узкий треугольный туннель, ограниченный с обеих сторон столбчатыми клетками. По бокам от этой структуры по всей длине улитки располагаются ряды чувствительных волосковых клеток. Они обычно представлены единственным рядом ближе к оси улитки и тремя или четырьмя рядами по ее периферии. Ближе к краям базилярной мембраны по обе стороны расположены ряды опорных клеток. Как и у нижестоящих четвероногих колебания базилярной мембраны, передающиеся ей от перилимфатической системы, порождают слуховые ощущения благодаря смещениям волосков чувствительных клеток по другую сторону от этой мембраны. В слуховой системе у примитивных четвероногих колебания передаются базилярной мембране и сосочку (кортиеву органу) исключительно снизу (рис. 388, А), здесь же колебания, поступающие в обсуждаемую систему со стороны лестницы преддверия, могут, «срезая себе дорогу» в перилимфатической петле, передаваться вниз через мембрану лестницы преддверия и жидкость улиткового протока базилярным структурам. По-видимому, функциональной «причиной» удлинения базилярного сосочка до состояния оформленного кортиева органа явилась «потребность» в различении звуков различной частоты, т. е. различной длины волны. Различия в ширине базилярной мембраны, которая сужается от одного конца кортиева органа к другому, приводят к тому, что разные ее участки чувствительны к волнам разной длины, что обеспечивает тональное разрешение. Вершина улитки, где базилярная мембрана шире всего, наиболее чувствительна к низким частотам. Даже относительно кроткая улитка птиц обладает прекрасной частотной разрешающей способностью, а у млекопитающих диапазон слышимых колебаний может достигать исключительной широты. Человеческое ухо, к примеру, может воспринимать частоты в пределах от 15 до 16 000 колебаний в секунду; настоящие летучие мыши (*Microchiroptera*) способны издавать и воспринимать звуки намного выше тех, что слышит человек. Они выработали эхолокационную систему, которая позволяет им летать и даже ловить насекомых в воздухе в полной темноте.

СРЕДНЕЕ УХО АМФИБИЙ. Мы до сих пор почти не упоминали о строении уха у ныне живущих амфибий, поскольку оно в основном не отличается примитивностью, а очень своеобразно. Можно выделить три особенности:

- 1) барабанная перепонка и полость среднего уха отсутствуют;
- 2) стремя нередко недоразвито или отсутствует;
- 3) в овальном окне часто присутствует вторая слуховая косточка — *oregulum* (не имеющая отношения к одноименной кости рыб).

У большинства лягушек и жаб среднее ухо хорошо развито и включает крупную поверхностно расположенную барабанную перепонку и хорошо выраженное стремя¹, передающее колебания от барабанной перепонки к овальному

¹ Стремя, или *columella*, у бесхвостых амфибий иногда именуется подвеском (*plectrum*).

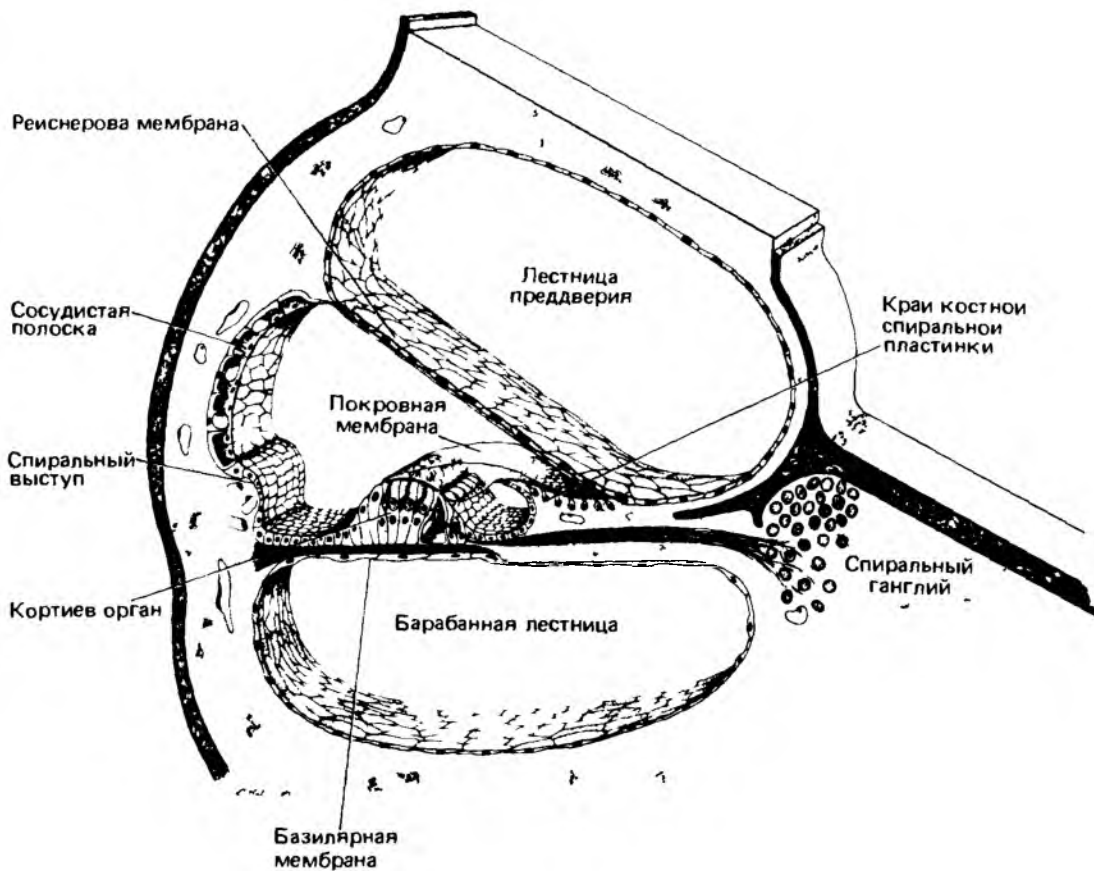


Рис. 389. Схема разреза через виток улитки млекопитающего (изображение сильно увеличено) Показан кортиев орган (см рис 388, В) (Из Bloom, Fawcett)

кну. Однако у хвостатых амфибий, червяг и даже у некоторых бесхвостых нет и барабанной перепонки, ни полости среднего уха (это может быть как примитивной особенностью, так и результатом вторичной утраты; первое маловероятно), традиционное звукопроводение невозможно. Стремя иногда сохраняется в отсутствие барабанной перепонки и полости среднего уха. Так, оно хорошо развито у червяг и у некоторых хвостатых амфибий. Здесь его наружный конец очленяется со щечной областью черепа и может, таким образом, как-то передавать колебания с этой части головы (рис. 390, А). У большого числа хвостатых и бесхвостых амфибий имеется вторая слуховая косточка — operculum, присущая только им. Она представляет собой пластинку, помещающуюся в овальном окне. Она может соседствовать здесь с хорошо развитым стремнем, как это имеет место у типичных лягушек и жаб, однако у многих форм стремя редуцируется и operculum становится главным проводником звука. Судя по всему, он не имеет определенных гомологов в скелете других групп позвоночных; полагают, что он отделился от стенки самой слуховой капсулы. У всех наземных и даже у некоторых водных хвостатых и бесхвостых амфибий operculum соединяется с лопаткой посредством маленькой специализированной осевой мышцы — *m. opercularis* (рис. 390, Б). Эта мышца, по-видимому, отвечает за поддержание надлежащего напряжения operculum в овальном окне. По всей

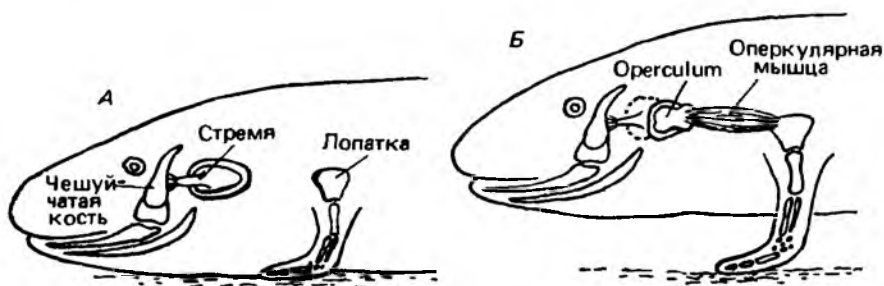


Рис. 390. Схема, отражающая особенности добавочной слуховой косточки — operculum — и связанной с ней мышцы у хвостатых земноводных. А. Водная форма. Здесь стремя, или columella, проводит колебания благодаря своему связочному соединению с чешуйчатой костью. Б. Наземная форма. Хорошо развиты operculum и оперкулярная мышца (подниматель лопатки). В приводимом случае стремя редуцировано, но у некоторых представителей обе слуховые косточки хорошо развиты (По Kingsbury, Reed.)

вероятности, она в противоположность бытующему мнению не передает звуковых колебаний от передней конечности к внутреннему уху.

ВНУТРЕННЕЕ УХО АМФИБИЙ. Внутреннее ухо амфибий, так же как и среднее, до сих пор не обсуждалось из-за его своеобразия, которое запутывает общую картину. У современных амфибий присутствуют те же типичные структуры, что и у рептилий: перилимфатическая цистерна, перилимфатический проток, и перилимфатический мешок или уступающий колебаниям механизм в основании черепа. Вместе с тем базилярный сосочек, чувствительный к высокочастотным звукам, лишь изредка встречается у амфибий. Обычно здесь имеется специфическая для амфибий сенсорная структура — **амфибийный сосочек** (papilla amphibiorum), который, по-видимому, играет основную роль в восприятии низкочастотных звуков (рис. 391). Он расположен вблизи верхней оконечности круглого мешочка. По своей структуре это образование сходно с наиболее простыми вариантами базилярного сосочка. Однако к основанию амфибийного сосочка перилимфатический проток не прилегает. Проток, так сказать, подходит к сосочку сбоку и способен передавать колебания эндолимфы в этой области через тонкую мембрану. Такое же соотношение наблюдается у амфибий между перилимфой и базилярным сосочком.

Очевидно, у предковых земноводных слуховые структуры еще не окончательно сложились и находились на «экспериментальной» стадии. В отношении строения уха, как и во многих других, предки современных амфибий разошлись в многообразии преобразований со своими древними прародителями, давшими начало амниотам.

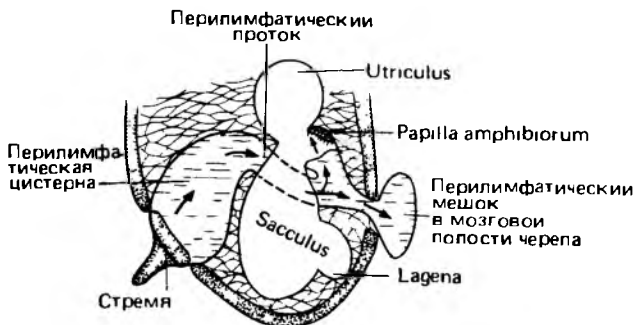


Рис. 391. Схематическое изображение разреза через ухо хвостатой амфибии. Базилярный сосочек в данном случае отсутствует, но у многих земноводных он имеется наряду с papilla amphibiorum. (По de Burlet.)

Глава 16

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

У простейших единственная клетка, представляющая весь организм этих животных, обладает чувствительностью и сама же реагирует на раздражители. Более высоко организованных Metazoa все сильнее дифференцируются чувствительные клетки (рецепторы) и клетки, осуществляющие необходимый ответ — эффекторы. У низкоорганизованных многоклеточных взаимоотношения между этими двумя типами клеток могут оставаться относительно простыми — чувствительные клетки посредством своей физической или химической активности, возбуждают реакцию соседних клеток. У позвоночных стимуляция эффекторов и помощи гормонов, циркулирующих в кровяном русле, является наследием того исключительно примитивного способа инициации ответа. Однако, этот способ обычно отличается малой скоростью передачи сигнала, неспецифичностью действия и не обеспечивает быстрого и точного реагирования. С развитием нервной системы формируются структуры, специально предназначенные для быстрой передачи сигнала от рецепторов к специфическим концевым органам (мышцам и железам), которые обеспечивают необходимый ответ.

У таких примитивных многоклеточных, как кишечнополостные, нервная система может иметь вид беспорядочной сети разбросанных в тканях тела клеток и волокон. Однако у большинства сколько-нибудь сложно организованных животных эта система интегрирована и упорядочена. Вместо рассеянных клеток и волокон у них имеются пучки волокон, оформленные в нервные стволы, и центры, где между системами волокон осуществляется обмен импульсами. Это очень напоминает телефонную сеть, где многочисленные отдельные провода объединяются в кабели, встречающиеся на телефонных станциях. В большинстве групп той или иной форме появляется главный центр — мозг, расположенный, как правило, рядом с основными органами чувств. У позвоночных спереди имеется хорошо организованный полый головной мозг и позади него непарный дорсально расположенный спинной мозг, тянущийся вдоль всего тела. Обе эти структуры образуются из нервной трубки зародыша и составляют центральную нервную систему. От них отходят многочисленные парные нервы, составляющие периферическую нервную систему. По ходу таких нервов могут располагаться скопления нервных клеток — ганглии — также относящиеся к периферической нервной системе. Выше уже отмечалось, что в эмбриогенезе компоненты нервной системы происходят из эктодермы — в основном из нейральной эктодермы (формирующей нервную трубку и примыкающие к ней нервные гребни), а частично из эктодермальных плакод.

СТРУКТУРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ

НЕЙРОН. Ткань головного и спинного мозга, а также ганглиев содержит многочисленные тела клеток. Однако наиболее заметными элементами являются тонкие, но длинные нервные волокна, не только образующие нервы, но и составляющие основную массу ткани во всех отделах центральной и периферической нервной системы. Большая часть нервных волокон имеет настолько большую длину, что бывает трудно установить, где лежат тела клеток, от которых они отходят. Тем не менее эти волокна всегда представляют собой отростки клеток, а не самостоятельные образования. Основные элементы нервной системы представлены нейронами, в каждом из которых можно выделить тело клетки и отростки, длинные и короткие.

Клеточные тела нейронов (рис. 392) располагаются главным образом в стенках центральной нервной системы; относительно небольшая их часть — в периферических ганглиях. Тела нейронов разнообразны по своей форме, однако чаще всего она бывает звездчатой благодаря многочисленным отросткам. На окрашенных соответствующим образом микроскопических препаратах в протоплазме тел нейронов обнаруживаются различные характерные структуры, не встречающиеся в клетках других тканей, в первую очередь гранулы темнокрашающегося материала, называемые тельцами Ниссля. Тельца Ниссля содержат большое количество РНК и многочисленные рибосомы. Все процессы химического синтеза протекают в теле нейрона, откуда продукты поступают в различные отростки. Во взрослом организме не наблюдается признаков митоза нейронов, что указывает на приобретение полного или по крайней мере почти полного набора нервных клеток уже ко времени рождения или вылупления (примечательная особенность нервной системы). Вследствие этого разрушение нервных клеток в результате ранения или болезни представляет собой невосполнимую утрату — отростки клеток способны к регенерации, если сохранно тело клетки, но коль скоро утрачен нейрон, возмещение его невозможно.

НЕРВНОЕ ВОЛОКНО. От тела нейрона отходят тонкие отростки, по которым распространяются нервные импульсы. Питание и энергетическое обеспечение отростков — основная функция тел нейронов. Длина и пространственная организация таких отростков достаточно изменчивы. Типичными обычно считаются нейроны, иннервирующие поперечнополосатые мышцы тела (рис. 392, Б). Короткие тонкие ветвистые отростки этих двигательных нейронов, проводящие импульсы к телу клетки, именуются дендритами в соответствии с их древовидной формой. Единственный практически неразветвленный относительно толстый и длинный отросток называется аксоном; у крупных животных он нередко достигает нескольких метров в длину. По аксону импульсы идут от тела клетки. Второй распространенный тип нейронов — афферентные нейроны (рис. 392, А), проводящие импульсы по направлению к центральной нервной системе. Здесь оба отростка — длинный отросток, идущий от точки восприятия к телу клетки, расположенному неподалеку от спинного мозга, и второй длинный отросток, входящий в спинной мозг, — сходны по своему строению с аксоном двигательного нейрона. Поскольку у двигательных нейронов помимо аксона имеется по нескольку дендритов, эти нейроны называют мультиполярными (подобные нейроны встречаются также и внутри центральной нервной системы). Типичные сенсорные

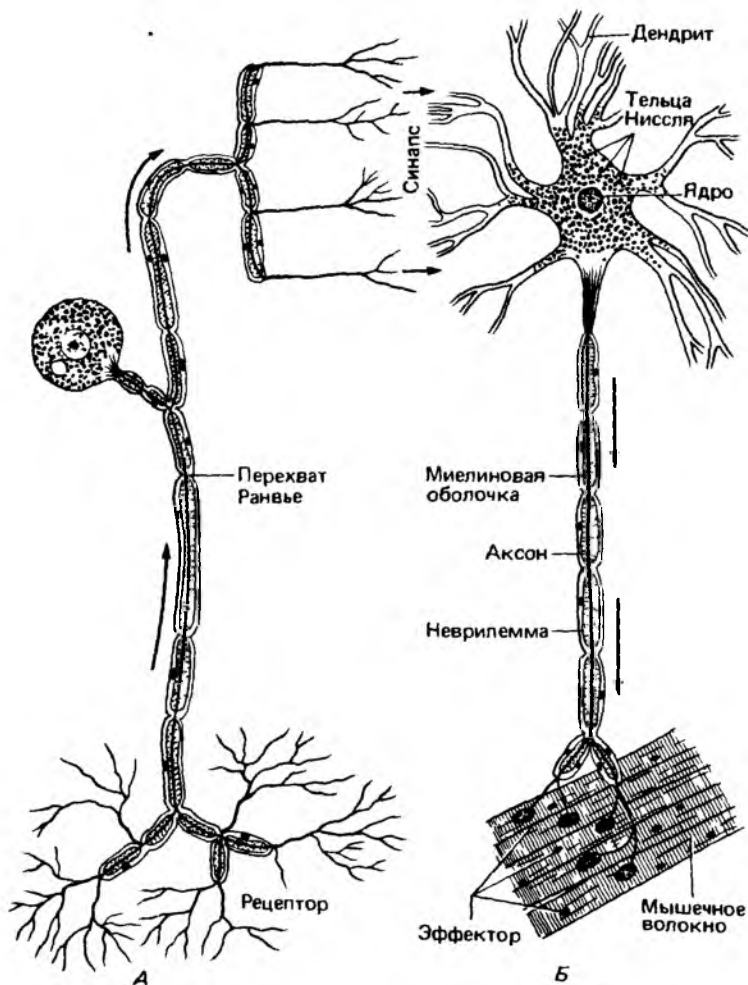


Рис. 1. Два типа нервных клеток. А. Афферентный (сенсорный, чувствительный) нейрон спинномозговых и черепных нервов. От рецептора к телу клетки, помещающемуся в спинномозговом ганглии, тянется длинный аксоноподобный отросток. От тела клетки отросток направляется в спинной мозг и там ветвится. Б. Эфферентный (двигательный) нейрон. Тело клетки расположено в спинном мозге. Длинный аксон соединяется с эффектором (мышечным волокном). На обоих рисунках периферический отросток (аксон двигательной клетки) изображен сильно укороченным. При соблюдении данного масштаба они должны были достигать нескольких метров в длину. (Из Millard, King, Showers, Human Anatomy and Physiology.)

чувствительные) нейроны **биполярны**, они обладают двумя длинными отростками.

С функциональной точки зрения наиболее важной частью крупного нервного волокна является **аксоплазма** — тонкий тяж протоплазмы, продолжающий протоплазму тела клетки. На неокрашенных препаратах аксоплазма имеет однородный вид, однако с помощью соответствующей методики окрашивания в ней выявляются многочисленные нитевидные продольные **нейрофибриллы**, которые являются продолжением фибрилл, расположенных в теле нейрона. Аксоплазма окружена очень тонкой плазматической мембраной и почти всегда поверх нее бывает одета дополнительными оболочками. Над плазматической мембраной располагается прочная, незластичная многослойная оболочка — **неврилема**. В

центральной нервной системе клетки этой оболочки принадлежат к нейроглии (см. т. 2, с. 278). Вне мозга эта оболочка образована особыми шванновскими клетками, происходящими из нервного гребня. Эти клетки окружают волокно миелиновой оболочкой из жирового вещества.

Полностью сформированная миелиновая оболочка придает волокнам ярко-белый цвет. У большинства периферических аксонов миелиновая оболочка имеется, но иногда встречаются немиелинизированные волокна. Обычно шванновская клетка наматывается на участок отростка нейрона, образуя подобие рулета, с тем отличием, что слоев очень много и они очень тонкие. В промежутке между двумя соседними шванновскими клетками миелиновая оболочка периферического волокна прерывается. Такая область именуется **перехватом Ранвье**.

Если перерезать нервное волокно, то его часть, лежащая дистальнее разреза, дегенерирует, а проксимальная часть и тело клетки могут повреждаться в различной степени. Однако часто периферическое волокно регенерирует, вновь вырастая из «обрезка», связанного с телом клетки. По-видимому, восстановлению бывшего пути прохождения волокна способствует сохранение обкладочных клеток, окружавших его разрушившийся участок. Явлению дегенерации волокон посвящено большое число неврологических работ. В центральной нервной системе особенно трудно проследитьхождение пучков длинных волокон от самого их начала до конца. Вместе с тем в эксперименте группа исследуемых волокон может быть перерезана, чтобы вызвать дегенерацию. При надлежащем методе окрашивания микроскопическое исследование срезов позволяет отличить дегенерирующие волокна от нормальных и проследить путь их роста.

НЕРВНЫЙ ИМПУЛЬС. Исследования природы и свойств импульсов, передаваемых нервными волокнами, составили предмет огромного числа работ по физиологии. Проведение нервного импульса можно уподобить распространению электрического тока. По мере того как импульс продвигается вдоль волокна, на поверхности последнего наблюдается изменение электрического потенциала, связанное с изменением концентрации ионов натрия и калия внутри и снаружи от мембраны. Необходимая энергия (как и в случае сокращения мышечного волокна) освобождается в результате расщепления АТФ в аксоплазме. Таким образом, электрические явления и обмен веществ оказываются тесно связанными в процессе распространения нервного импульса.

Скорость распространения нервного импульса вдоль волокна все же существенно меньше скорости распространения электрического импульса. В среднем волокна млекопитающих обеспечивают более быстрое проведение, чем волокна низших позвоночных — например, вдвое быстрее, чем у лягушки. Однако, даже для млекопитающих наибольшая зарегистрированная скорость составляет лишь $130 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, а для некоторых волокон млекопитающих скорость распространения нервного импульса не превышает $0,5 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. Большие скорости характерны для волокон большого диаметра; диаметр же волокон варьирует от 1 до 20 мкм. Несмотря на то, что скорость проведения в некоторых волокнах и достигает значительных величин, все же у таких крупных животных, как, например, слон, наблюдается очевидный разрыв во времени между восприятием стимула и ответом. Объясняется это тем, что даже в случае простейшего рефлекса сигнал должен пройти вдоль волокон многие метры.

Нервный импульс неспецифичен и не имеет обратного адреса. Природа «ощу-

ий», возникающих в мозге, зависит от того, какой центр принял сигнал, а не каких-либо особенностей полученных импульсов. В норме импульсы передаются вдоль волокон только в одном направлении, но экспериментально можно выявить способность к проведению импульсов в обоих направлениях. Двусторонняя передача, наблюдаемая в работающей нервной системе, обеспечивается особой схемой соединения волокон: нейроны «поляризованы» морфологически.

Нейроны работают по принципу «все или ничего». Не существует сильных или слабых импульсов: волокно или включается полностью, или не включается совсем¹. Конечно, импульсы, передающиеся по нервам, различаются по силе, но эти различия обусловлены иными причинами. В разное время в нерве могут включаться различное число волокон. Чрезвычайно важным является то обстоятельство, что импульсы не бывают единичными, а следуют один за другим сериями различной частотой и могут вызывать кумулятивный эффект.

СИНАПС. У позвоночных никогда не бывает так, чтобы связь между чувствительным органом (рецептором) и реагирующей двигательной или железистой структурой (эффектором) осуществлялась одним-единственным нейроном. Она осуществляется посредством цепи нейронов, состоящей по крайней мере из двух, а обычно и из большего числа клеток. Место соединения между двумя соседними нейронами именуется **синапсом**. Кончик аксона первого из них (пресинаптического нейрона) разделяется на тонкие, как правило, оканчивающиеся синаптическими бляшками, или «пуговками», веточки, которые переплетаются с дендритами второго (постсинаптического) нейрона или обвивают его тело. Несмотря на то что у позвоночных отростки таких двух клеток могут располагаться очень близко друг от друга (на расстоянии всего лишь 20 нм), их цитоплазма никогда не объединяется. У беспозвоночных во многих случаях передача импульса через синапс осуществляется электрическим способом. Однако среди позвоночных такой способ передачи встречается относительно редко. Прометраж нервного проведения показывает, что при прохождении синапса обычно наблюдается четко выраженная, хотя и очень непродолжительная задержка. Это связано с тем, что для позвоночных характерна главным образом химическая передача. В этом случае окончания пресинаптического нейрона выделяют микродозы химического вещества — **нейромедиатора**, — которое диффундирует через синаптическую щель и стимулирует постсинаптический нейрон. Наиболее распространенным нейромедиатором является ацетилхолин.

РЕФЛЕКТОРНАЯ ДУГА. Перед тем как обратиться к рассмотрению сложных анатомических структур, остановимся на простейшей функции нервной системы, называемой **рефлексом** (рис. 393; 394, А). К рефлекторным реакциям относится «автоматическое» отдергивание босой ноги, попавшей на гвоздь, или пальца, прикоснувшегося к раскаленной печке. Как правило, сигнал поступает от рецепторных клеток и по длинному **афферентному** нервному волокну проводится к центральной нервной системе. Тело **сенсорного (чувствительного) нейрона**, которому принадлежит волокно, расположено наряду с телами других нейронов в ганглии неподалеку от спинного или головного мозга. Волокно про-

¹ В высших мозговых центрах специальные типы нейронов, в виде исключения, могут действовать по иному принципу.

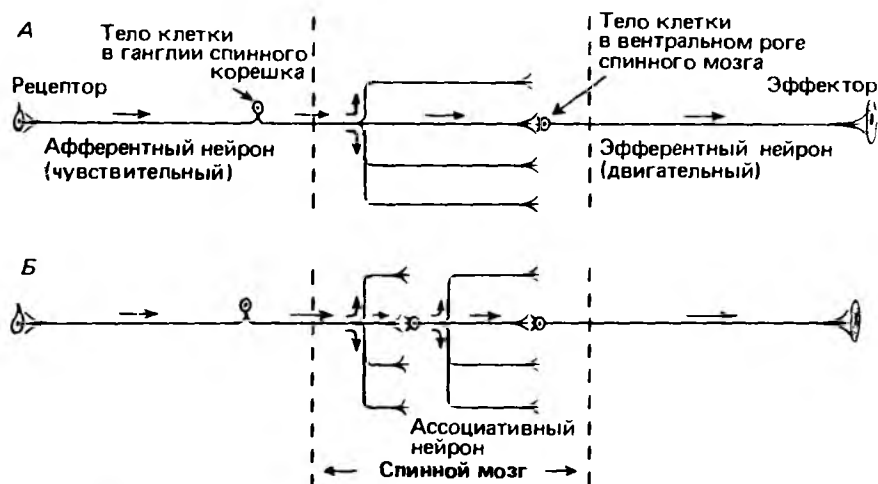


рис. 393. Схемы простых рефлексов. Область между штриховыми линиями ограничивает ту часть рефлекторной дуги, которая располагается в спинном мозге (см. рис. 394). А. Двухнейронный рефлекс. Б. Введение ассоциативного нейрона увеличивает число возможных путей распространения импульса. Представленная схема сильно упрощена. Большая часть эфферентных (и ассоциативных) нейронов в действительности получает сигналы от большого числа разнообразных нейронов, обеспечивая оценку суммарного импульса.

должается далее прямо в центральную нервную систему. Здесь оно обычно соединяется не с одним лишь нейроном, но разветвившись передает стимул через синапсы целой серии нейронов. Вместе с тем каждый из таких нейронов может получать импульсы от многих афферентных волокон, и таким образом, могут осуществляться различные сочетания связей между рецепторами и эффекторами. По-видимому, единичный импульс редко бывает способен «включить» постсинаптический нейрон: возбуждение наблюдается только в том случае, если импульсы поступают из нескольких источников.

В случае простейшего рефлекса афферентные нейроны могут передавать центростремительные импульсы прямо эфферентным, или двигательным нейронам. Тела последних лежат в центральной нервной системе; от них отходят длинные тонкие аксоны к эффекторам («концевым органам»); обычно это бывают мышечные волокна. Однако почти все рефлекторные дуги, за исключением тех, которые связаны с поддержанием позы, на одну ступень сложнее, т. е. состоят не из двух, а из трех последовательных нейронов. В этом случае идущие к центральной нервной системе волокна не имеют синаптических контактов непосредственно с двигательными нейронами, а соединяются с нейронами, целиком лежащими в пределах центральной нервной системы. Эти последние, называемые ассоциативными (или вставочными) нейронами, подобно афферентным дают разветвленные отростки, вступающие в синаптические контакты со многими двигательными нейронами. Таким образом, число потенциальных ответов на определенный импульс от рецептора и, кроме того, число импульсов, от рецепторов, вызывающих один и тот же ответ, еще сильнее увеличивается. Стимулы могут суммироваться, и, образно говоря, появляется возможность выбора одного из вариантов ответа. До сих пор мы говорили, что через синаптические контакты осуществляется возбуждение клеток. Однако нередко на синаптическом уровне происходит

ожение, блокирующее стимулы, которые клетка может получить от других чников. Более того, доподлинно установлено, что уже на таком относительно том уровне нервной деятельности существуют механизмы обратной связи, рые еще сильнее усложняют картину. Появление в линейной, обеспечивающей ный спинномозговой рефлекс цепи клеток единственного ассоциативного юна позволяет строить догадки о путях эволюции более сложных механизмов ты головного мозга. Добавление еще некоторого числа ассоциативных нейро- и более сложных обратных связей — модуляторов, резонансных блоков — жело к возникновению высших ассоциативных центров, получающих большое ичество разнообразных сигналов и после их сортировки, сравнения и интегра- генерирующих большое количество разнообразных ответов.

СПИННОМОЗГОВЫЕ (СПИНАЛЬНЫЕ) НЕРВЫ

В отличие от центральной нервной системы периферическая нервная система, оторой мы и начнем обсуждение, устроена просто. Она состоит главным азом из пронизывающих почти все части тела нервов — пучков волокон, по орым импульс проводится афферентно от рецепторов к спинному и головному игу, и групп, проводящих результирующий эфферентный импульс к мышечным селезистым структурам. К периферической нервной системе относятся также англии, располагающиеся по ходу нервов и содержащие тела периферических тронов. Прежде чем обсуждать более специализированные нервы головной асти, мы рассмотрим относительно единообразные и простые по своей структу- спинномозговые нервы.

Типичные спинномозговые нервы у большинства позвоночных (рис. 394, А) положены симметрично слева и справа в каждом из сегментов тела. Каждый зв связан со спинным мозгом двумя корешками — спинным и брюшным адним и передним по терминологии, принятой в анатомии человека). **Брюшной решок** (*radix ventralis*) выходит наружу из вентролатеральной части стенки инномозговой трубки. **Спинной корешок** (*radix dorsalis*), несущий крупный нглий (*ganglion spinale*), входит в боковую стенку трубки. У большинства звоночных брюшной и спинной корешки объединяются, образуя главный ствол рва, в канале позвоночного столба. За пределами позвоночника он делится на знообразные ветви (*rami*). Мы пока не будем обсуждать ветвь, следующую к утренностям, а отметим крупную спинную ветвь (*ramus dorsalis*), посы- ющую волокна к дорсальной части осевой мускулатуры и к коже спины, брюшную ветвь (*ramus ventralis*), снабжающую более латерально и вентрально сположенные участки кожи и гипаксиальную мускулатуру стенки тела.

Главный ствол спинального нерва и его основные ветви включают в свой остав как афферентные, так и эфферентные волокна. Однако корешки у высоко- рганизованных позвоночных имеют четкое разграничение функций. Брюшные решки проводят импульсы центробежно, по эфферентным волокнам нейронов, теточные тела которых лежат в спинном мозге (рис. 395). Спинные корешки, во сех типичных спинальных нервах высокоорганизованных позвоночных, напро- в, включают преимущественно афферентные волокна, проводящие центроостре- ительные импульсы. Тела соответствующих нейронов лежат, как правило, в англии спинного корешка. Эти клетки имеют ножку, которая почти сразу

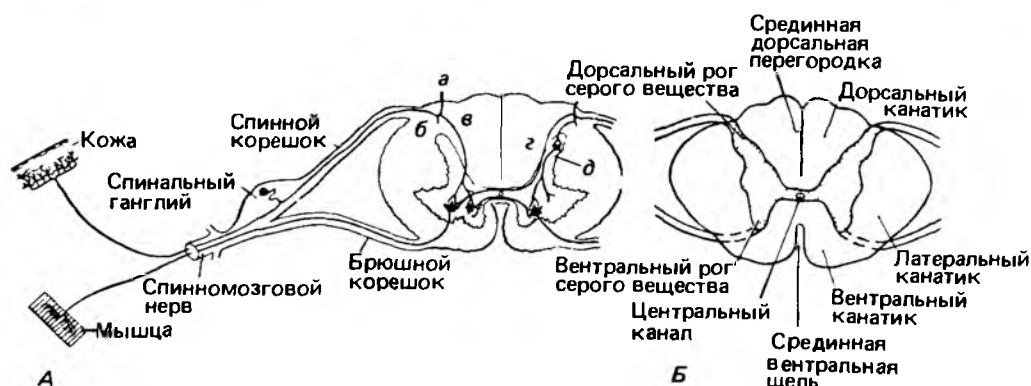


Рис. 394. А. Схема строения спинного мозга млекопитающего со спинномозговым нервом, иллюстрирующая расположение компонентов рефлекторной дуги. Чувствительное волокно, входящее в состав спинного корешка, может отдавать ветви (а, б), направленные вверх и вниз. На разных уровнях чувствительное волокно может соединяться с двигательными нейронами той же стороны (в) или противоположной стороны спинного мозга (г) или с ассоциативными нейронами (д). Б. Схематизированный срез спинного мозга млекопитающего; показаны области белого и серого вещества и канатики. (По Gardner.)

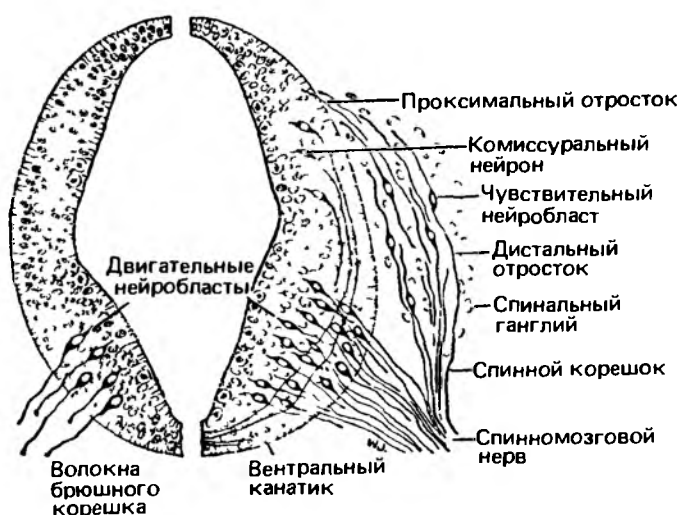


Рис. 395. Срезы спинного мозга ранних зародышей млекопитающих. Слева. Аксоны, отходящие от двигательных нервных клеток. Справа. В спинном мозге развиваются ассоциативные, или комиссуральные, нейроны. Снаружи из клеток нервного гребня развиваются сенсорные нейроны (см. рис. 77). Сенсорные нейробласты на приведенной стадии биполярны, т. е. имеют обособленные проксимальные и дистальные отростки. Позднее у высших позвоночных два отростка в проксимальной области соединяются, и зрелая клетка ганглия становится униполярной (правда, ее отросток имеет Т-образную форму). (Из Arey.)

Т-образно разветвляется: один отросток доставляет импульсы от сенсорных структур, другой передает их центростремительно к центральной нервной системе.

СПИНАЛЬНЫЕ НЕРВНЫЕ СПЛЕТЕНИЯ. Во многих типичных сегментах туловища спинальный нерв представляет собой дискретную структуру, не имея соединений ни с задними, ни с передними такими же нервами. Он иннервирует туловищные мышцы, происходящие из миотома того же сегмента, а афферентными компо-

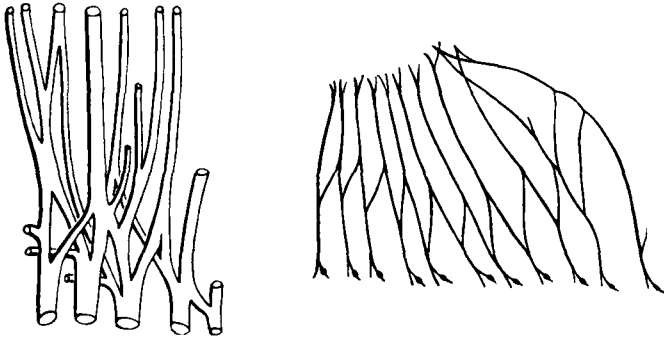


Рис. 396. Слева. Нервное сплетение, обеспечивающее левый брюшной плавник химеры (вид снизу). Сегментарные спинномозговые нервы сплетения соединяются между собой пучками волокон. Пары корешков и спинномозговые ганглии нервов сплетения показаны в верхней части рисунка. Основание плавника приходится на нижнюю часть рисунка. Справа. Плечевое сплетение, обеспечивающее переднюю конечность млекопитающего, показано более крупным планом (вид сбоку). Корешки нервов не изображены, так же как и окончания ветвей сплетения. Самый крупный ствол представляет собой лучевой нерв, иннервирующий значительную часть руки или передней конечности. Число нервов в сплетении здесь меньше, чем в сплетениях плавников рыб, однако строение сплетения сложнее. (Правый рисунок частично по Walker.)

итами обеспечивает соответствующую полоску кожи с некоторым перекрыванием по отношению к нервам соседних сегментов. Однако в определенных отделах имеет место соединение ветвей соседних спинальных нервов с образованием сплетений (рис. 396). У форм с хорошо развитыми парными конечностями с каждой из них связано также хорошо развитое нервное сплетение, плечевое (*plexus brachialis*) и поясничнокрестцовое (*plexus lumbosacralis*) соответственно. У рыб эти сплетения выражены хуже. В результате мышцы каждой конечности будут обслуживаться волокнами нескольких спинальных нервов. Возможно, явление сплетений функционально связано с развитием сложных рефлексов конечностей, а структурно — с тем обстоятельством, что мускулатура этих органов утратила какие-либо следы своей исходной сегментации.

КОНСЕРВАТИВНОСТЬ ИННЕРВАЦИИ. РОСТ НЕРВОВ. Даже в случае сложных нервных сплетений конечностей наблюдается довольно строгое постоянство в иннервации конкретного мускула: у различных животных она обеспечивается теми же нервными стволами. Эта закономерность имеет большое практическое значение для изучения эволюции и гомологии мышц (см. т. 1, с. 316). Этот и другие факты легли в основу доктрины о том, что иннервация абсолютно консервативна, т. е. что данная мышца всегда — в каждом поколении на протяжении длительных периодов эволюции — иннервируется одними и теми же нервными клетками и при помощи сходных проводящих путей. На самом деле имеются явные (хотя и относительно редкие) случаи, когда эта доктрина не соблюдается. Затронув данную проблему, мы должны рассмотреть рост нервов.

Эмбрионально периферические нервы развиваются из двух источников (рис. 395). Эфферентные волокна вырастают из тел клеток нервной трубки за пределами к мышцам, которые они иннервируют. У предков позвоночных тела эфферентных нейронов, возможно, тоже располагались в центральной нервной

системе. Нейроны подобного типа наблюдаются у молодежи многих амниот. У круглоротых и костистых рыб даже во взрослом состоянии тела некоторых афферентных нейронов обнаруживаются в дорсальной части спинного мозга, а не в ганглии спинного корешка. Но, как правило, такие клетки происходят не из нервной трубки, а из нервного гребня, мультипотенциальной структуры, которая, как мы уже отмечали в пятой главе, развивается в области отщипывания нервной трубки от эктодермы. Клетки нервного гребня мигрируют в вентральном направлении, образуют спинномозговые ганглии и посылают волокна как внутрь, к центральной нервной системе, так и наружу, к периферии. Кроме того, нервный гребень служит источником по крайней мере части обкладочных клеток периферических нервных волокон и клеток ганглиев. В некотором смысле нервный гребень представляет собой материал, который как бы «переливается через край» той ограниченной области, в которой формируется центральная нервная система. В голове имеет место еще большее разнообразие источников нервного материала, так как сенсорные клетки многих из черепных ганглиев могут возникать в утолщениях эктодермы — плакодах, располагающихся латерально от формирующихся нервной трубки и нервного гребня.

В экспериментах можно наблюдать, как периферические нервные волокна растут в виде длинных отростков, в конце концов достигающих органов-мишеней: чувствительных структур, мышечных волокон или железистых клеток. Но каким образом нервы находят свои мишени? Некоторые исследователи полагали, что существует некое необъяснимое специфическое сродство между конкретным нервным волокном и конкретным органом, который этим волокном обеспечивается. Благодаря этому сродству нервное волокно находит свою «цель». Некоторая специфическая зависимость наверняка существует, поскольку эфферентные волокна не соединяются с чувствительными структурами, а афферентные волокна — с мышечными клетками. Экспериментальные исследования показывают, что потенциальные объекты иннервации в определенном, широком, смысле притягивают нервные волокна, но те же исследования однозначно свидетельствуют против точного специфического сродства. Например, если почку конечности у зародыша хвостатого земноводного пересадить в нехарактерное положение, то она может получить нервы, но не обязательно те, которые иннервируют конечность в норме: это могут быть нервы, относящиеся к другим сегментам туловища. Хотя законы роста нервов недостаточно выяснены, очевидно, что многие волокна, вырастающие из нервной трубки, следуют по путям наименьшего сопротивления в промежутках между тканями. Поскольку при смене поколений топографические соотношения органов практически не меняются, каждый конкретный нерв будет у предков и потомков скорее всего выбирать одни и те же пути следования и, таким образом, достигать одних и тех же структур. Общее постоянство иннервации можно, следовательно, объяснить без привлечения гипотезы о точном специфическом сродстве.

ТИПЫ НЕРВНЫХ ВОЛОКОН И СОСТАВ СПИНАЛЬНЫХ НЕРВОВ (рис. 397). При изучении как периферической, так и центральной нервной системы чрезвычайно полезным представляется учение о типах нервов. И афферентные, и эфферентные нервы могут быть подразделены на два типа: **соматические** и **висцеральные**. При обсуждении сенсорных структур мы уже упоминали о таком подразделении. **Соматические афферентные (сенсорные, чувствительные) волокна** проводят им-



Рис. 397. Схемы распределения различных типов волокон в спинных и брюшных корешках спинномозговых нервов. Соматически-чувствительные волокна окрашены голубым; висцерально-чувствительные — зеленым; висцерально-двигательные — желтым; соматически-двигательные — красным. А. Состояние, характерное для млекопитающих: спинной корешок почти исключительно чувствительный, и почти все двигательные волокна сосредоточены в брюшном корешке. Б. Более примитивное состояние, свойственное низшим позвоночным: некоторая часть висцерально-двигательных волокон проходит в спинном корешке. В. Состояние, которое с большой степенью вероятности можно считать исходным: спинные и брюшные корешки представляли собой отдельные нервы. Висцерально-двигательные волокна составляли часть спинного нерва. Вентральный брюшной нерв содержал исключительно соматически-двигательные волокна (см. рис. 398).

пульсы от кожи и органов чувств в мышцах и сухожилиях (экстероцептивная и проприоцептивная группы по физиологической терминологии). Висцеральные афферентные (сенсорные, чувствительные) волокна в свою очередь передают информацию от интероцептивных чувствительных окончаний, находящихся в кишке и других внутренних органах. В двигательной системе соматические эфферентные (двигательные) волокна идут к соматической мускулатуре — поперечнополосатым произвольным мышцам тела и конечностей, развивающимся (в эмбриогенезе или по крайней мере в филогенезе) из миотомов (см. гл. 9). Висцеральные эфферентные (двигательные) волокна в свою очередь проводят сигналы преимущественно к висцеральной мускулатуре кишки, кровеносных сосудов, и т. п., а также к различным железам. Таким образом, в большей части спинномозговых нервов присутствуют четыре типа нервных волокон: два афферентных в спинном корешке и два эфферентных в брюшном. В стволе типичного спинномозгового нерва на выходе за пределы позвоночного столба присутствуют все четыре типа волокон. Однако далее наиболее характерные крупные стволы включают, как правило, только два типа соматических волокон: большая часть висцеральных волокон в составе висцеральной ветви направляется вентрально (дальнейшее разветвление таких ветвей будет рассмотрено в следующем разделе).

Обычно полагают, что описанное выше строение спинномозговых нервных корешков характерно для всех позвоночных. Однако необходимо отметить, что по мере того как мы обращаемся ко все более низко организованным представителям этой группы, мы находим все больше свидетельств в пользу иного строения; эти свидетельства дают нам ключ к пониманию некоторых любопытных особенностей черепных нервов, речь о которых пойдет ниже.

В высших классах позвоночных оба афферентных компонента во всех известных случаях присутствуют в спинном корешке, а оба эфферентных компонента,

как правило, составляют брюшной корешок. Но среди амниот бывают случаи, когда некоторое число эфферентных волокон входит не только в состав брюшного корешка, но и в состав спинного, а для изученных представителей земноводных и рыб дорсальные висцеральные эфферентные волокна типичны (рис. 397, Б). У высших позвоночных оба корешка выходят из позвоночного столба на одном уровне по отношению к спинному мозгу — один над другим, но у некоторых рыб проявляется тенденция к чередованию спинных и брюшных корешков, а у акул и миксин их связь менее тесная, чем у более высокоорганизованных форм. Низшую эволюционную стадию, по-видимому, можно наблюдать у миног и ланцетника (рис. 397, В). Здесь спинной и брюшной корешки не соединяются, а представляют собой вполне независимые нервы. Более того, у ланцетника висцеральные эфферентные волокна входят в состав спинных корешков. Последнее, таким образом, включают три компонента, тогда как брюшные корешки имеют чисто соматическую двигательную природу. У миног некоторые висцеральные эфферентные волокна выходят в составе брюшных корешков, но большая их часть включена в спинной корешок. Кроме того, у ланцетника и миног спинные и брюшные корешки чередуются.

Вероятно, подобное состояние с отдельными корешками было характерным для предков позвоночных, а соединение произошло лишь на определенной стадии ранней эволюции рыб. Приведенные примеры подсказывают, что висцеральные эфферентные волокна исходно входили в состав спинного корешка и только потом, переместившись, стали выходить в брюшном корешке. Ниже будет отмечено, что предполагаемое примитивное соотношение составляющих — три к одному — сохраняется в различных черепных нервах у всех групп позвоночных.

В случаях чередования самостоятельных спинных и брюшных спинальных нервов — у миноги и ланцетника — брюшные выходят напротив середины каждого сегмента тела, а спинные расположены между сегментами (рис. 398). Это вполне закономерно, по крайней мере в отношении соматических компонентов. Единственной функцией примитивного брюшного корешка является иннервация развивающегося из сомита сегмента мускулатуры, так что наиболее подходящее место для выхода этих волокон находится напротив середины сегмента. Вместе с тем наиболее важной функцией спинного корешка была иннервация кожи, а

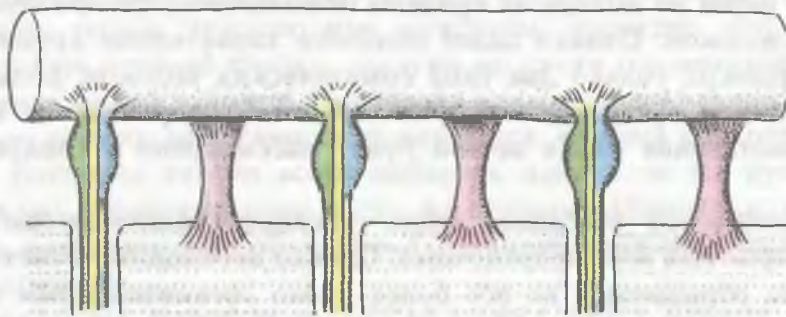


Рис. 398. Схема строения спинного мозга миноги с нервами левой стороны. Вид сверху (передний конец слева). Показано чередование самостоятельных спинных и брюшных спинномозговых нервов, связанных с промежутками между миотомами и собственно с миотомами. Функциональные компоненты нервов обозначены теми же цветами, что и на рис. 397.

верхности тела легче всего можно достичь через промежуток между соседними митами. Этим обстоятельством хорошо объясняется отхождение таких нервов спинного мозга между сегментами. Расположение спинномозговых нервов гласуется с сегментацией тела и, по-видимому, определяется не особенностями мой нервной системы, а было исторически навязано мезодермальными соми-ми. При обсуждении нервов стволовой части головного мозга мы столкнемся другим типом сегментарного расположения, которое отчасти навязывается жаберными структурами, хотя их распределение может также быть связано с ложением сомитов.

ВИСЦЕРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

У далеких предков позвоночных нервная система предположительно состояла (как у кишечнодышащих) из двух частей, которые лишь слабо соединялись ежду собой. Первая часть включала слабоорганизованный набор поверхност-ых структур, воспринимавших внешние раздражители. Вторая представляла со-ей сеть из клеток и волокон вокруг кишки и других внутренних органов, ко-рая обеспечивала адекватную реакцию этих органов на внутренние раздра-ители. У позвоночных поверхностная составляющая, дающая начало централь-ой нервной системе, доминирует и достигает высокого уровня организации. о древние нервные сплетения кишки все-таки сохраняются, и у всех позво-очных кишка может отчасти самостоятельно реагировать на внутренние раздра-ители. Все же с развитием центральной нервной системы в виде спинного и ольного мозга эти новые структуры стремятся, так сказать, подчинить себе ервную систему внутренностей и в значительной степени лишают ее незави-мости. Соматическая часть животного начинает преобладать над висцеральной см. рис. 14). Устанавливаются эффективные афферентные и эфферентные вязи, и значительная часть висцеральной активности контролируется спинным озгом или даже гипоталамусом головного мозга. Но, как нам хорошо известно з собственного опыта, висцеральная рецепция и соответствующие двигательные тветы обычно не связаны с высшими мозговыми центрами. Мы имеем слабое редставление о том, что «чувствуют» наши внутренности и практически не ожем ими управлять. Гипоталамус головного мозга (см. т. 2, с. 302) является айвысшим центром, непосредственно связанным с висцеральной рецепцией и оответствующими двигательными ответами.

Стоит вкратце остановиться на афферентных проводящих путях висцераль-ой системы. Висцеральные рецепторные окончания присутствуют во внутрен-их органах, кровеносных сосудах и т. д. Отсюда волокна направляются к цент-альной нервной системе либо в составе специальных висцеральных туловищ-ых нервов, обсуждаемых в следующем разделе, либо в составе черепного блуж-ающего нерва, простирающегося вдоль значительной части полости тела.

АВТОНОМНАЯ СИСТЕМА (рис. 399—402). Специализированные эфферентные исцеральные волокна в составе черепных нервов, связанные с поперечно-олосатой мускулатурой жаберных дуг, будут рассмотрены ниже. Остальные исцеральные эфферентные волокна иннервируют гладкую мускулатуру и же-езы. Эта система эфферентных волокон ранее именовалась симпатической истемой. Однако в настоящее время симпатическими называют только часть

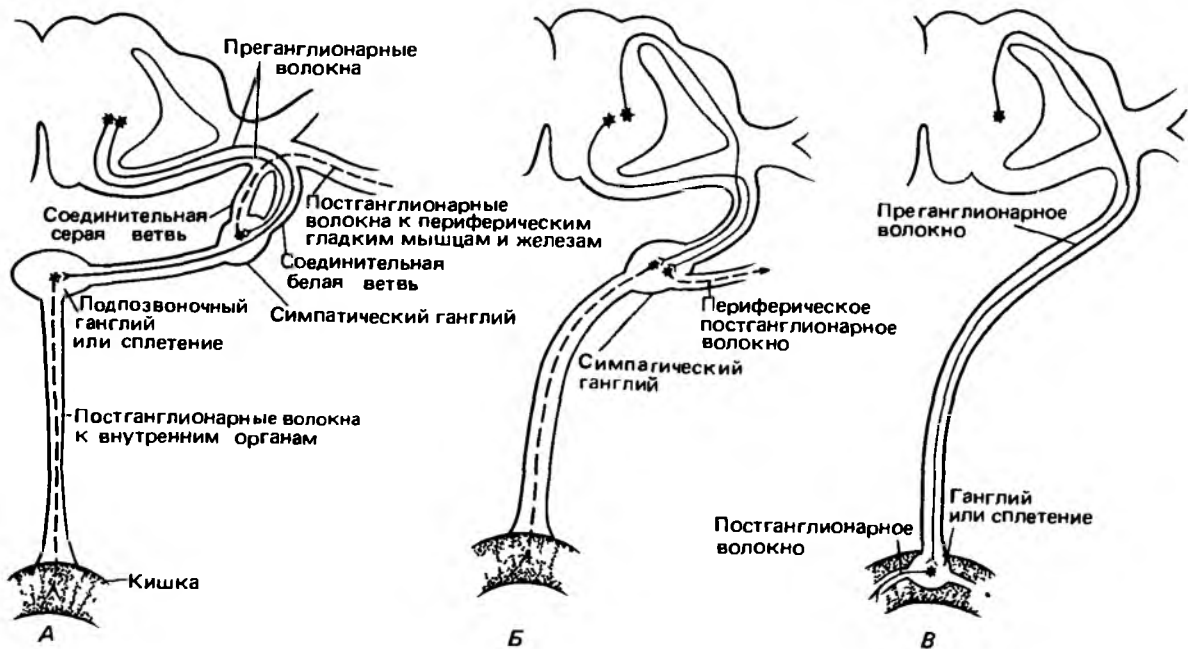


Рис. 399. Схемы срезов, иллюстрирующие прохождение автономных волокон. А. В симпатической (тораколумбарной) системе млекопитающего. Автономные ганглии имеются в боковой цепи и под позвоночником. Отростки преганглионарных нейронов могут оканчиваться в ганглиях первого или второго типа. Далее импульсы направляются по крупным нервным стволам к поверхностным структурам или к внутренним органам. В обоих случаях используется длинный постганглионарный нейрон. Б. В симпатической системе многих низших позвоночных. Симпатический ствол слабо развит, и вторая группа ганглиев отсутствует. Волокна направляются к периферическим структурам самостоятельно или параллельно кровеносным сосудам, а не в составе крупных (соматических) нервных стволов. В. Пути прохождения парасимпатических волокон. Преганглионарное волокно выходит из спинного или головного мозга и проходит весь путь, оканчиваясь либо непосредственно в иннервируемом органе, либо поблизости от этого органа. Далее импульсы передаются короткому постганглионарному нейрону.

висцеральных эфферентных волокон¹, а все такие волокна в целом принято называть **автономной системой**. В этом термине находит отражение то обстоятельство, что рефлексы, затрагивающие гладкую мускулатуру и железы, часто носят характер самоуправления. Классификация выглядит следующим образом:

Висцеральная нервная система	{	Афферентная	{	Особая жаберная	{	Симпатическая
		Эфферентная		Автономная		Парасимпатическая

¹ До сих пор термин «симпатический» неоднозначен. Различные авторы используют его (а) в узком понимании, данном выше; (б) в качестве синонима термина «автономный»; (в) как название всей висцеральной («вегетативной») системы, как афферентной, так и эфферентной. Терминологическая путаница возникает также, когда автономной называется вся висцеральная система, афферентная и эфферентная.

Организация автономных нервов спинного мозга отличается от ранее описанной для нервов, проводящих двигательные импульсы к поперечнополосатым мышцам (включая поперечнополосатые мышцы особой висцеральной системы головы и жаберной области), в одном примечательном отношении. Соматические двигательные импульсы проводятся от спинного мозга к эффектору длинным аксоном единственного нейрона. Типичный висцеральный эфферентный путь, напротив, представляет собой цепь из двух нейронов. Первый, тело которого лежит в спинном мозге, именуется **преганглионарным нейроном**. Его аксон имеет типичную миелиновую оболочку. Однако этот аксон не достигает эффектора. В определенной точке цепи он входит в ганглий автономной системы, здесь двигательные импульсы передаются клеткам второго звена — **постганглионарным нейронам** — аксоны которых (со слабо развитой миелиновой оболочкой или без нее) завершают путь до объекта иннервации (эффектора). Хотя такие нейроны второго звена часто значительно удалены вентрально от спинного мозга, по-видимому, они развиваются (как и клетки спинальных ганглиев) из клеток нервного гребня, которые мигрируют вдоль развивающихся нервов. В автономной системе единственным отклонением от двухнейронной схемы является особый способ иннервации мозгового вещества надпочечников (см. т. 2, с. 330).

Объединение физиологических и анатомических данных дает основания для подразделения автономной системы млекопитающих на две части: 1) **симпатическую** (в узком понимании), или **поясничногрудную систему** и 2) **парасимпатическую** (в широком понимании), или **висцеральную систему**.

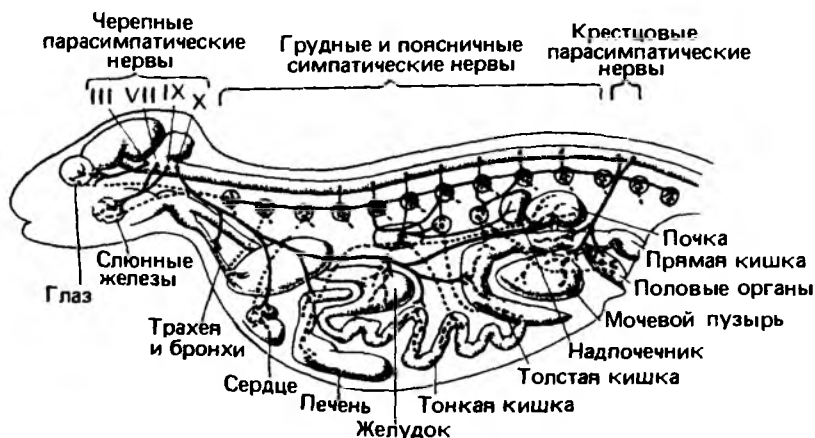


Рис. 400. Схема строения автономной системы млекопитающего. Изображена лишь часть туловищных сегментов. Существование симпатического ствола обеспечивает соединения между волокнами отдельных сегментов. Симпатические ганглии показаны кружками. Отходящие от них короткие нервы представляют собой серые соединительные ветви, примыкающие к основному сегментарному стволу и направляющиеся к периферическим структурам. Здесь автономные нервы могут быть подразделены на две группы. Черепные и крестцовые нервы составляют парасимпатическую систему, нервы сегментов туловища образуют симпатическую систему. Обе системы почти совершенно перекрываются: каждая имеет соединения практически со всеми органами. В симпатической системе переключение на постганглионарные волокна происходит в симпатических ганглиях. Отсюда волокна идут к периферическим структурам и к структурам в области головы и груди. Переключение на пути к внутренностям осуществляется в ряде ганглиев — чревных, верхнем брыжеечном, нижнем брыжеечном, — расположенных вентральнее. Преганглионарные нервы и волокна обозначены непрерывными линиями; постганглионарные — штриховыми линиями.

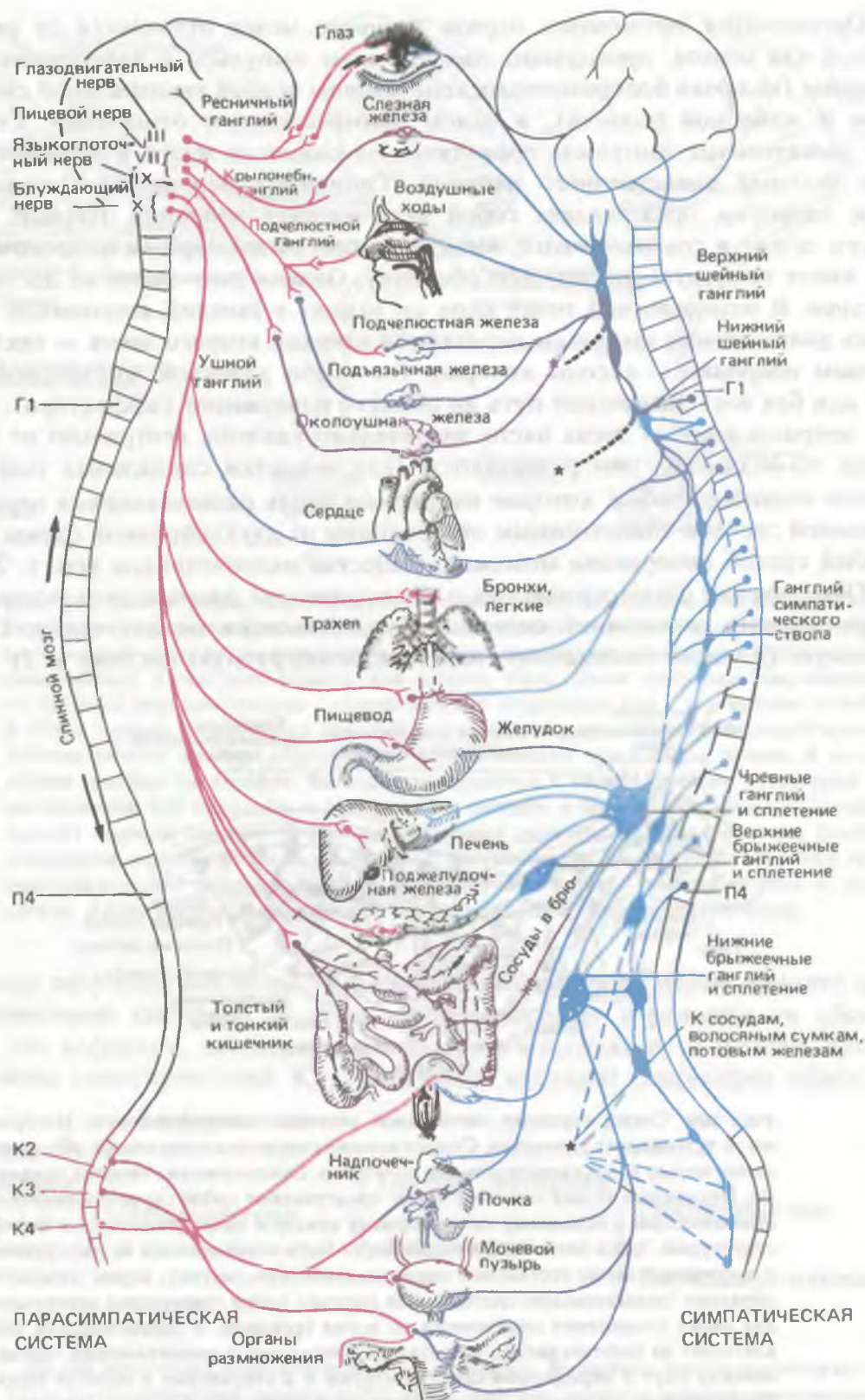


Рис. 401. Автономная нервная система человека. Слева. Парасимпатическая система. Справа. Симпатическая система. (Из Millard, King, Showers, Human Anatomy and Physiology.)

ческую, или крестцовочерепную систему (рис. 400, 401). Они отличаются по своим функциям, так и по топографии.

стимуляция собственно симпатических нервов приводит к повышению активности животного, учащает сердечные сокращения, ускоряет кровообращение, заставляет пищеварительные процессы и в целом подготавливает животное к борьбе и к играм. Напротив, стимуляция парасимпатических нервов снижает возбуждение, но ускоряет пищеварение и благоприятствует «растительной» (вегетативной) фазе существования. В обеих системах кончиками нервных окончаний выделяются нейросекреты (нейромедиаторы). В собственно симпатической системе почти во всех случаях это два амина сходной структуры — норадреналин (норэпинефрин) и реже — адреналин (эпинефрин). Они почти идентичны веществам, которые выделяет в кровяное русло мозговое вещество надпочечников (см. т. 2, с. 330—332). В парасимпатической системе (как, помимо, и в большинстве других отделов нервной системы) нейромедиатором служит ацетилхолин. Однако следует учитывать, что такая четкая картина строхимической и функциональной дифференцировки симпатической и парасимпатической систем не всегда прослеживается даже у млекопитающих.

Две части автономной системы у млекопитающих можно различить по следующим анатомическим признакам: а) по положению на нерве места переключения с преганглионарного волокна на постганглионарное; б) по положению нервной трубки места выхода преганглионарного волокна. В собственно симпатических нервах переключение, как правило, происходит рядом с центральной нервной системой, и соответственно преганглионарные волокна короткие, постганглионарные — длинные (рис. 399, А, Б). В парасимпатической системе, напротив, преганглионарные аксоны длинные, постганглионарные — короткие, а переключение происходит в обслуживаемом органе или рядом с

У млекопитающих (рис. 400, 401) волокна собственно симпатической системы, как указывает ее второе название (поясничногрудная система), отходят от грудного и поясничного отделов спинного мозга. Парасимпатические волокна выходят из более передних и задних частей центральной нервной системы. Спереди они входят в состав некоторых черепных нервов, в первую очередь, в состав блуждающего нерва; сзади они присутствуют в спинномозговых нервах нескольких сегментов крестцового отдела. Обе системы нервов распространяются далеко за пределы тех отделов, где они начинаются, так что жевательная и гладкая мускулатура¹ всех основных органов получают двойную иннервацию — от двух антагонистических систем.

У млекопитающих собственно симпатические волокна покидают позвоночный канал в составе главного ствола нерва каждого грудного и поясничного нервного сегмента. Но сразу за пределами позвоночника они покидают этот ствол, переходя в состав короткой висцеральной, или белой² соединительной ветви (ramus visceralis s. communicans albus) и входят в небольшой

¹ В том числе, как специализированный дериват гладкой мускулатуры, и сердечная мышца.

² Она так названа потому, что входящие в ее состав преганглионарные волокна имеют толстые миелиновые оболочки, сообщающие этой ветви ярко-белый цвет.

симпатический ганглий (*ganglion sympathicum*). У большинства млекопитающих, так же, как у всех остальных тетрапод и у костистых рыб, эти ганглии с каждой стороны позвоночного столба соединены продольными пучками волокон, так что получается **симпатическая цепь**, или **ствол** (*truncus sympathicus*), вдоль которого преганглионарные волокна могут проходить некоторое расстояние до того сегмента, где они оканчиваются. В симпатических ганглиях импульсы, предназначенные для гладкой мускулатуры и желез кожи, передаются постганглионарным нейронам. У млекопитающих их периферические аксоны возвращаются из ганглия назад в главный ствол нерва в составе дополнительной соединительной ветви — **серой** (*ramus communicans griseus*), обязанной своим цветом и названием скудости миелина вокруг ее волокон. Но у многих нижестоящих позвоночных периферические симпатические нервы проходят к поверхности независимо от других нервов вдоль кровеносных сосудов.

У млекопитающих симпатические нервы, переключающиеся в ганглиях симпатического ствола, составляют лишь часть симпатической системы. Большинство из тех преганглионарных волокон, которые направляются к собственно внутренним органам, проходит сквозь эти ганглии (т. е. без переключения в них) и поворачивает вентромедиально. Под позвоночным столбом левые и правые преганглионарные симпатические волокна сплетаются в общую сеть, включающую постганглионарные клетки — это **подпозвоночные ганглии** (*ganglia subvertebralia*) или **подпозвоночные сплетения** (*plexus subvertebrales*), например **чревное сплетение** (*plexus coeliacus*), лежащее под передними поясничными позвонками млекопитающих, и расположенные позади него **брыжеечные сплетения** (*plexus mesenterices*). Здесь каждое преганглионарное волокно может передавать импульсы множеству постганглионарных клеток, длинные аксоны которых спускаются главным образом по брыжейкам к различным частям кишки.

Большая часть парасимпатических волокон распространяется в составе блуждающего нерва, главная ветвь которого следует вдоль значительной части длины кишки (благодаря чему этот нерв и получил название блуждающего); если не считать незначительного парасимпатического компонента других черепных нервов, остальные парасимпатические нервы берут начало в нескольких сегментах крестцового отдела. В этой системе нет проксимальных ганглиев; длинные миелинизированные преганглионарные волокна проходят все или почти все расстояние до различных внутренних органов; переключение происходит в сплетениях, обычно замурованных в обслуживаемом органе.

Наши знания об автономной системе основаны главным образом на данных, полученных в результате изучения млекопитающих. Для нижестоящих позвоночных о ней известно относительно мало, потому что как анатомический, так и физиологический анализы, которые нужно проводить для каждого интересующего животного, в отношении этой системы затруднительны. Хотя эволюция автономной системы изучена пока недостаточно полно, некоторые основные ее этапы представляются понятными; они, по-видимому, представлены следующими тремя типами организации этой системы:

1. У ланцетника связи между центральной нервной системой и кишкой уже установлены, но картина схематически проста. Вдоль всей «головы» и туловища дорсальный нерв каждого сегмента посылает волокна

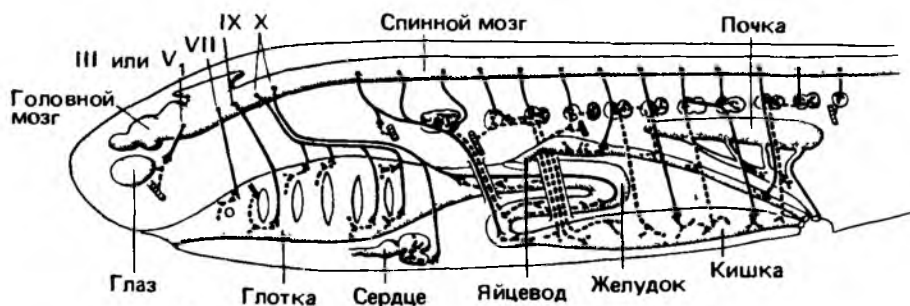


Рис. 402. Схема строения автономной нервной системы у акулы. Как и на рис. 400, представлены только небольшая часть туловищных сегментов и «примеры» типов иннервации, характерных лишь для внутренних органов брюшной полости и кровеносных сосудов. Симпатические ганглии, обозначенные белыми кружками, развиваются в туловище и, как правило, объединяются с телами из хромаффинной ткани (обозначены точками). Симпатический ствол не развивается, так же как и серые соединительные ветви к периферическим структурам. Не наблюдается подразделения по отделам центральной нервной системы парасимпатических и симпатических нервов (см. рис. 400). Преганглионарные автономные нервы обозначены непрерывными линиями, постганглионарные нервы или волокна — штриховыми линиями. (По J. Z. Young, с изменениями.)

к внутренностям, в которых имеются сплетения нервных клеток. Однако переключения не происходит, пока автономные нервы не достигнут обслуживаемых органов; таким образом, эти нервы по строению похожи на парасимпатические. Данных о том, что имеет место функциональная дифференцировка на симпатическую и парасимпатическую системы, не существует. Кроме того, не обнаружена автономная иннервация кожи и кровеносных сосудов, следовательно, нет нужды в ганглиях, соответствующих узлам симпатического ствола млекопитающих.

2. У круглоротых практически единственным усовершенствованием автономной системы является наличие включающего ее волокна блуждающего нерва. У акул (рис. 402) картина сложнее, хотя и не обнаружена функциональная дифференцировка на симпатическую и парасимпатическую системы. Автономные волокна выходят из спинного мозга почти в каждом сегменте от затылка до тазовой области, но в районе «шеи» в их монотонном ряду есть короткий перерыв. В голове автономные волокна выходят (за одним исключением) в составе нервов, относящихся к категории спинных корешков (см. ниже), большинство — в составе блуждающего, который достигает желудка, а иногда даже кишечника. В черепных и некоторых туловищных автономных нервах переключение по-прежнему происходит в обслуживаемом органе, как в парасимпатической системе млекопитающих, но в остальных автономных нервах туловища оно происходит рядом с позвоночником, как в симпатической системе млекопитающих. Двигательная иннервация кожи все еще отсутствует, но к кровеносным сосудам автономные волокна идут. В связи с этим вдоль туловища тянется ряд мелких ганглиев (в принципе расположенных по-сегментно), в которых происходит переключение на эти волокна; но вызывающий эти ганглии симпатический ствол развит слабо, а серые ветви

отсутствуют, так что волокна, снабжающие кровеносные сосуды, проходят независимо от соматических нервных стволов.

3. Костистые рыбы представляют собой боковую ветвь эволюции, однако у них наблюдаются усовершенствования, сходные с таковыми у типичных низших тетрапод. Они имеют автономные волокна, снабжающие кожу, и серые ветви; кроме того, развит симпатический ствол, соединяющий ганглии в туловище. У акул области иннервации автономными нервами головы и туловища перекрываются слабо, а у костистых рыб постганглионарные волокна от туловищного ствола «вторгаются» в желудок, глотку и даже голову, прежде обслуживавшиеся исключительно блуждающим и другими черепными нервами. У костистых рыб в большинстве туловищных нервов, обслуживающих внутренности, переключение происходит проксимально, как в симпатической системе млекопитающих. Однако в задней части туловища мочевой пузырь иннервируется длинными преганглионарными волокнами, переключение с которых происходит в сплетении в его стенках; это напоминает крестцовую часть парасимпатической системы млекопитающих. В целом тип организации, характерный для костистых рыб, а возможно, и для костных рыб вообще, поскольку он практически дублируется у амфибий, при дальнейшем структурном и функциональном совершенствовании мог бы привести к типу организации, наблюдаемому у млекопитающих.

ЧЕРЕПНЫЕ НЕРВЫ

В голове позвоночных имеется ряд весьма разнородных нервов, которые, по крайней мере на первый взгляд, трудно сопоставить с нервами тела (рис. 403). Эти нервы достойны самого пристального рассмотрения и анализа. Сначала черепные нервы были изучены у человека и поэтому свои номера и названия они получили в соответствии с их расположением и функциями у млекопитающих. Прежде всего перечислим черепные нервы человека, однако не следует забывать, что такая картина характерна не для всех групп позвоночных:

- I. **Обонятельный нерв** (*nervus olfactorius*): чувствительный, идет от обонятельного эпителия.
- II. **Зрительный нерв** (*n. opticus*): чувствительный, идет от глаза.
- III. **Глазодвигательный нерв** (*n. oculomotorius*): иннервирует четыре из шести наружных мышц глаза.
- IV. **Блоковый нерв** (*n. trochlearis*): идет к верхней косой мышце глаза (иногда называемой блоковой мышцей).
- V. **Тройничный нерв** (*n. trigeminus*): крупный нерв с тремя основными ветвями; обеспечивает главным образом соматическую чувствительность головы, включает двигательные волокна к челюстным мышцам.
- VI. **Отводящий нерв** (*n. abducens*): идет к задней прямой мышце глаза (которая отводит глаз вбок или назад).
- VII. **Лицевой нерв** (*n. facialis*): включает и чувствительные волокна, но у млекопитающих в первую очередь иннервирует лицевую мускулатуру.
- VIII. **Слуховой** (*n. acusticus*), или **преддверноулитковый** (*n. vestibulocochlearis*) **нерв**: чувствительный, идет от внутреннего уха.

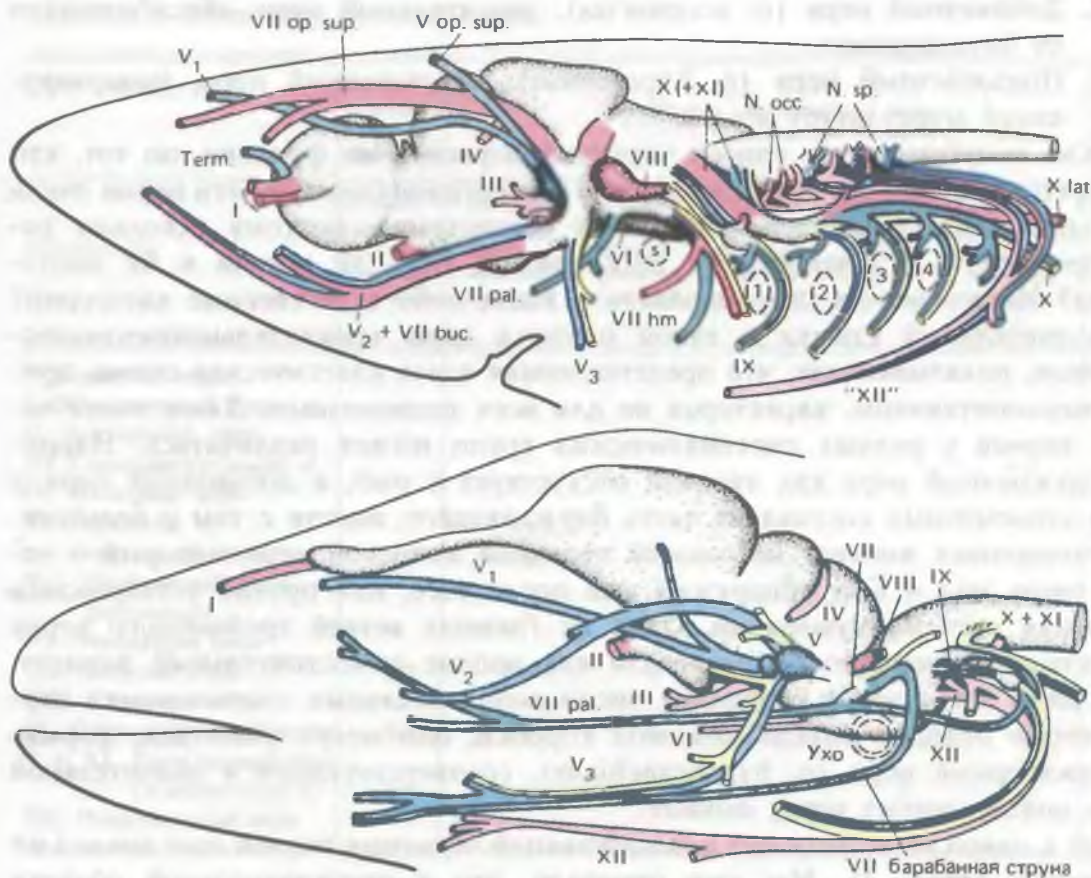


Рис. 403. Вверху. Схема, отражающая состав и расположение черепных нервов акулы (*Squalus*). Внизу. Схема, отражающая состав и расположение черепных нервов ящерицы (*Anolis*). Специальные соматически-чувствительные нервы (I, II, нервы боковой линии, VIII) обозначены темно-розовым цветом, соматически-чувствительные компоненты — голубым цветом; висцерально-чувствительные компоненты — зеленым цветом; висцерально-двигательные компоненты — желтым цветом; соматически-двигательные компоненты — красным цветом. Римскими цифрами обозначены черепные нервы. *buc* — щечная ветвь; *hm* — гиомандибулярная ветвь; *lat* — ствол боковой линии; *n. occ.* — затылочные нервы; *op. sup.* — поверхностная глазничная ветвь; *pal* — нёбная ветвь; *s* — брызгальце; *n. sp.* — передние спинномозговые нервы; *term* — конечный нерв; 1—4 — жаберные щели; *V₁* — глазничная (глубокая) ветвь тройничного нерва; *V₂* — верхнечелюстная ветвь; *V₃* — нижнечелюстная ветвь тройничного нерва; *pal VII* — нёбная ветвь лицевого нерва; "XII" — ствол из объединенных затылочных и передних спинномозговых нервов, соответствующий подъязычному (XII) нерву амниот. У *Squalus* специальные соматически-чувствительные компоненты VII и X нервов соответствуют нервам боковой линии. (*Squalus* — по Norris, Hughes; *Anolis* — по данным из Willard, Watkinson.)

IX. Языкоглоточный нерв (g. glossopharyngeus): у млекопитающих — небольшой нерв, в основном чувствительный, обслуживающий (как можно судить по названию) значительную часть языка и глотки.

X. Блуждающий нерв (n. vagus): крупный смешанный нерв, который (как видно из его названия) не ограничивается областью головы, а простирается назад, где иннервирует многие внутренние органы — сердце, желудок и т. д.

XI. Добавочный нерв (n. accessorius): двигательный нерв, обособившийся от блуждающего.

XII. Подъязычный нерв (n. hypoglossus): двигательный нерв, иннервирующий мускулатуру языка.

Можно вызубрить этот список черепных нервов и их функции, но тот, кто интересуется нервной системой, не должен этим ограничиваться. Эти нервы очень разнородны и кажутся расположенными бессистемно, поэтому невольно хочется проникнуть в сущность их организации. Есть ли логика в их расположении? Нельзя ли их сгруппировать в какие-либо естественные категории?

Дополнительный стимул к такой попытке дают сравнительноанатомические данные, показывающие, что представленная здесь классическая схема, присущая млекопитающим, характерна не для всех позвоночных. Даже число черепных нервов у разных систематических групп может различаться. Например, подъязычный нерв как таковой отсутствует у рыб, а добавочный нерв у низших позвоночных составляет часть блуждающего; вместе с тем у большинства позвоночных имеется небольшой передний концевой нерв, который у человека очень мал и был обнаружен уже после того, как прочно установилась стандартная система нумерации. Одна из главных ветвей тройничного нерва млекопитающих исходно существовала как вполне самостоятельный элемент. У рыб часто встречается различное число дополнительных «затылочных» нервов, которые отходят позади мозговой коробки; они могут сливаться, формируя поджаберный нерв (n. hyobranchialis), соответствующий в значительной степени подъязычному нерву амниот.

Ключ к одной из возможных классификаций черепных нервов дает анализ их компонентов (табл. 3). Мы уже отмечали, что в посткраниальной области присутствуют нервные компоненты четырех типов. В голове наряду с ними можно выделить еще три категории. Вдобавок к обычной гладкой висцеральной мускулатуре, которая имеется и в туловище, в голове и области глотки имеется особая поперечнополосатая висцеральная мускулатура, связанная с висцеральным скелетом; иннервирующие ее нервные компоненты объединяют под названием **особых висцерально-двигательных**. Волокна от органов вкуса выделяют в качестве **особых висцерально-чувствительных**. Далее в голове имеются особые соматические сенсорные структуры: орган обоняния, глаз, орган слуха и органы боковой линии; идущие от них нервы называют **особыми соматически-чувствительными**. Черепные нервы можно подразделить на три типа (в таблице 3 эти типы разграничены вертикальными линиями), которые весьма четко различаются по составу компонентов. Перечислим эти типы: *а)* **особые соматически-чувствительные нервы**; *б)* **смешанные жаберные нервы типа спинных корешков**, которые могут содержать чувствительные компоненты, как соматические, так и висцеральные, а также висцерально-двигательные компоненты, как автономные, так и особые висцерально-двигательные волокна, связанные с жаберной областью; *в)* **нервы типа брюшных корешков**, содержащие почти исключительно соматически-двигательные волокна. Первая категория связана исключительно с головным мозгом, остальные две сопоставимы со спинными и брюшными корешками спинномозговых нервов низших позвоночных, в особенности с раздельными спинными и брюшными спинномозговыми нервами миног и ланцетника.

ТАБЛИЦА 3. Компоненты черепных нервов.

Типы нервов	Особые чувствительные нервы	Жаберные (дорсальные) нервы					Вентральные нервы
Компоненты	Особый соматически-чувствительный	Общий соматически-чувствительный	Общий висцерально-чувствительный	Особый висцерально-чувствительный	Особый висцерально-двигательный	Висцерально-двигательный (автономный)	Соматически-двигательный
Концевой нерв		+					
Обонятельный нерв	+						
Зрительный нерв	+						
I. Глазодвигательный н.						(+)	+
II. Блоковый нерв							+
III. Глубокий глазничный нерв		+				(+)	
IV. Тройничный нерв собственно		+			+		
V. Отводящий нерв							+
VI. Лицевой нерв	БЛ	(+)	+	+	+	+	
VII. Слуховой нерв	С						
VIII. Языкоглоточный нерв	БЛ	(+)	+	+	+	+	
IX и X. Блуждающий нерв (и добавочный н.)	БЛ	+	+	+	+	+	
XI. Подъязычный нерв							+

Проприоцептивные волокна (отвечающие за мышечное чувство) в таблицу не включены, но присутствуют во всех соматически-двигательных нервах. БЛ — чувствительные нервы боковой линии низших позвоночных (у амфибий присутствует только в блуждающем нерве (х)); С — слуховой компонент акустико-латеральной системы. Скобки означают, что компонент присутствует всегда или незначителен. Таблица разделена вертикальными линейками на три полосы, каждая из которых объединяет компоненты, присущие одному из трех типов нервов. Эти типы четко различаются по составу, если не считать, что к глазодвигательному нерву обычно примешаны автономные волокна.

ОСОБЫЕ СОМАТИЧЕСКИ-ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ НЕРВЫ. У всех позвоночных три главных органа чувств — «нос», глаз и внутреннее ухо — обслуживаются отдельными нервами; у первичноводных позвоночных вдобавок имеются нервные стволы, родственные нерву внутреннего уха, которые обслуживают органы боковой линии.

ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ НЕРВ (I). Как было упомянуто ранее (см. т. 2, с. 205), обонятельный нерв своеобразен. Обычно тела нейронов чувствительного нерва находятся в ганглии, расположенном вблизи спинного и головного мозга. В данном же случае нервные волокна вообще принадлежат не нормальным нейронам, а клеткам чувствительного эпителия, откуда тянутся внутрь и входят в обонятельную луковицу, лежащую на переднем конце головного мозга¹.

¹ Чтобы рассматривать строение головного мозга на надлежащем уровне, необходимо предварительно обсудить черепные нервы, и наоборот, при описании черепных нервов, требуется хотя бы в какой-то степени коснуться существенных структур головного мозга.

У большинства позвоночных обонятельный нерв не собран воедино, а состоит из множества коротких пучков волокон, которые отходят назад от органа обоняния, проходя у млекопитающих сквозь продырявленную пластинку обонятельной кости. У некоторых форм носовая полость находится на значительном расстоянии от обонятельной луковицы головного мозга, в связи с чем оформлен единый (парный) обонятельный нерв; обычно, однако, головной мозг вытянут вперед и нерв остается коротким. У типичных амфибий и рептилий и у многих млекопитающих с хорошо развитым вомероназальным органом (см. т. 2, с. 209) для его обслуживания развивается отдельная ветвь обонятельного нерва. У круглоротых имеется один-единственный обонятельный мешок, но нерв парный.

ЗРИТЕЛЬНЫЙ НЕРВ (II). Этот нерв, входящий в мозг через хиазму, уже обсуждался в разделе, посвященном глазу (см. т. 2, с. 222). Собственно говоря, это вообще не нерв, а внутримозговой тракт, поскольку сетчатка формируется как вырост мозга; тела клеток, которым принадлежат его волокна, расположены периферически — в ганглиозном слое сетчатки. Ранее мы уже отмечали, что левый и правый зрительные нервы перед тем, как войти в мозг, пересекаются друг с другом (по крайней мере частично) в зрительной хиазме.

СЛУХОВОЙ НЕРВ (VII). Более нормальный по своему строению, он связан с внутренним ухом; здесь нервные волокна принадлежат настоящим ганглиозным клеткам, тела которых (как в случае улитковой ветви этого нерва у млекопитающих) могут быть расположены периферически, в слуховой капсуле, поблизости от рецепторов. С поверхности мозговой коробки слуховой нерв, конечно же, не виден, потому что его волокна идут прямо из слуховой капсулы в черепную полость, где входят в продолговатый мозг сверху. У высших позвоночных имеются две главные ветви, каждая с собственным ганглием: 1) **преддверный нерв** (*n. vestibularis*), обслуживающий переднюю часть системы каналов и мешочков; 2) **улитковый нерв** (*n. cochlearis*), названный так потому, что у млекопитающих он обслуживает помимо задней части органов равновесия слуховой орган улитки.

НЕРВЫ БОКОВОЙ ЛИНИИ (см. рис. 376). Органы боковой линии примитивных водных животных, как мы уже упоминали, родственны органу слуха; отсюда логично сделать вывод, что нервы этих структур должны быть тесно связаны со слуховым. У рыб два крупных нерва боковой линии примыкают спереди и сзади к слуховому нерву при входе в мозг. Эти нервы входят в мозговую коробку вместе с определенными жаберными нервами и поэтому часто рассматриваются в качестве составной части последних. По-видимому, однако, такое их расположение просто наиболее удобно; следует твердо помнить, что по существу нервы боковой линии независимы. Особая природа этих нервов подтверждается тем фактом, что их нервные клетки возникают не из нервного гребня, подобно типичным афферентным нейронам, а из эпителиальных утолщений — плакод, — располагающихся на боковой поверхности головы зародыша.

Передний нерв боковой линии (*n. lateralis anterior*) входит в череп совместно с лицевым нервом, собрав волокна от органов боковой линии большей части головы. Его главные ветви — поверхностная глазничная, щечная, гиомандибулярная — часто вполне независимы от ветвей собственно лицевого нерва. Некоторые волокна **заднего нерва боковой линии** (*n. lateralis posterior*) могут объединяться с языкоглоточным (IX), но большинство из них или даже все

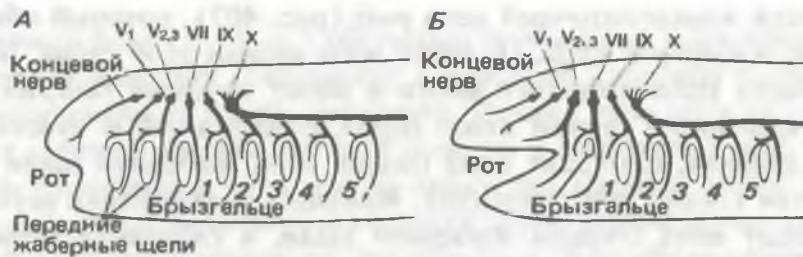


Рис. 404. Схемы, иллюстрирующие расположение жаберных (спинных) черепных нервов. А. Гипотетическое примитивное состояние. Неравы двух передних жаберных щелей у челюстноротых утрачивают типичное состояние. Конечный нерв иннервирует передний конец головы. Б. Состояние, характерное для современных челюстноротых. Передние жаберные щели утрачены. 1—5 — типичные жаберные щели челюстноротых.

сопровождает блуждающий нерв. Задний нерв боковой линии обслуживает невромасты затылочной области, но в первую очередь формирует крупный ствол, сопровождающий боковую линию вдоль всего тела.

ЖАБЕРНЫЕ НЕРВЫ. Мы уже отмечали, что изначально (как у современных ланцетника и миноги) спинные и брюшные корешки, по-видимому, были вполне обособленными нервами; спинные корешки содержат и соматически-, и висцерально-чувствительные компоненты, а, кроме того, первично, надо полагать, включали также висцерально-двигательные волокна. Из табл. 3 следует, что многие черепные нервы, оказывается, тоже принадлежат к категории спинных нервных корешков, обязательно включая чувствительные волокна, и в большинстве случаев (но не всегда) также висцерально-двигательные компоненты. Сюда относятся концевой нерв, глубокий глазничный, собственно тройничный, лицевой, языкоглоточный и блуждающий (рис. 404).

Однако все эти дорсальные черепные нервы так или иначе отличаются от спинных нервных корешков спинного мозга. Большинство этих отличий, очевидно, обязано своим появлением тесной связи данных нервов с жаберной системой, хорошо развитой в этой части тела у низших позвоночных. Жаберные щели диктуют этим нервам сериальное распределение (возможно, в соответствии с первичной сегментацией). Дополнительным фактором является сериальное расположение поперечнополосатой жаберной мускулатуры, которая иннервируется особыми висцерально-двигательными компонентами.

Наиболее типичным из этих дорсальных корешков, или жаберных нервов, по-



Рис. 405. Схема, отражающая состав типичного жаберного нерва, каким, например, является языкоглоточный нерв рыб. Как и на других рисунках, голубым цветом обозначены соматически-чувствительные компоненты; зеленым цветом — висцерально-чувствительные компоненты; желтым цветом — висцерально-двигательные компоненты.

видимому, является языкоглоточный нерв рыб (рис. 405), который обслуживает первую типичную жаберную щель. Подобно всем нервам этой серии, он отходит от дорсальной части продолговатого мозга и имеет крупный ганглий на своем чувствительном корешке. Главный ствол нерва, содержащий и чувствительные, и двигательные волокна, проходит вниз позади этой жаберной щели в качестве защелевой ветви (*ramus posttrematicus*). Меньшая предщелевая ветвь (*r. pretrematicus*) проходит вниз спереди жаберной щели, а глоточная ветвь (*r. pharyngeus*) поворачивает внутрь и вперед в стенку глотки; эти две ветви содержат только висцерально-чувствительные волокна. Маленькая дорсальная ветвь (*r. dorsalis*), часто отсутствующая, собирает соматически-чувствительные волокна от кожи.

Каждая из более задних жаберных щелей имеет похожую схему нервных ветвей; однако от всех этих щелей ветви объединяются и входят в мозг в составе одного крупного комплексного нерва — блуждающего. В более передней части головы у челюстноротых развился челюстной аппарат, что сильно изменило схему расположения жаберных нервов, которая, возможно, существовала у предковых бесчелюстных форм позвоночных. Лицевой нерв, связанный с брызгальцем, изменился не слишком сильно, но его соматически-чувствительный компонент редуцировался или утратился. Предполагается, что развитие челюстей привело к исчезновению двух передних жаберных щелей. Комплекс тройничного нерва, по-видимому, исходно был связан с этими утраченными жаберными щелями, а маленький концевой нерв, возможно, представляет собой рудимент переднего нерва этой серии.

Дорсальные нервы мы будем описывать по порядку, начиная спереди.

КОНЦЕВОЙ НЕРВ (*n. terminalis*). У многих позвоночных, представителей всех классов, кроме круглоротых и птиц, есть крошечный нерв, который проходит параллельно обонятельному от обонятельного эпителия внутрь; его волокна тянутся назад к промежуточному мозгу. О природе этого нерва известно мало; он явно чувствительный, но ничего общего не имеет с обонятельной рецепцией. У человека он присутствует только в эмбриональном состоянии. Весьма вероятно, что это последний остаток самого переднего из жаберных нервов, который иннервировал область небольшого древнего рта, — независимо от того, сколько именно жаберных щелей было утрачено, само собой разумеется, что спереди от самой передней из них в любом случае должен был находиться участок ткани.

ГЛУБОКИЙ ГЛАЗНИЧНЫЙ НЕРВ (*n. ophthalmicus profundus, V₁*)¹. Крупный нервный ствол, который проходит вперед в глубине глазницы и функционирует как соматический афферентный, получая сигналы от кожи рыла. У большинства позвоночных этот нерв тесно связан с тройничным и рассматривается как один из его трех основных стволов. У низших позвоночных, однако, этот нерв часто имеет самостоятельный ганглий и даже может отходить от мозга независимо от тройничного. Таким образом, разумно предположить, что изначально он был отдельным нервом жаберной серии, связанным с передней жаберной щелью, которая позже была утрачена в связи с развитием челюстей и увеличением ротового отверстия.

¹ У млекопитающих его называют просто глазничным, но у большинства позвоночных именно глубоким глазничным, чтобы не спутать с более поверхностно проходящим в глазнице нервом.

ТРОЙНИЧНЫЙ НЕРВ (V_2 , V_3). Собственно тройничный нерв исходно был связан, подобно его глазничному компоненту, с передней жаберной щелью, утраченной в связи с увеличением ротового отверстия. Однако этот нерв не подвергся редукции, а стал главным нервом ротовой полости и челюстей у всех челюстноротых. Собственно тройничный нерв всегда имеет две главные ветви, подобные предщелевой и защелевой типичного жаберного нерва: верхнечелюстную (*ramus maxillaris*, V_2) и нижнечелюстную (*r. mandibularis*, V_3), обслуживающие одноименные образования. Обе ветви включают соматически-чувствительные волокна, собирая их от большей части поверхности головы и ротовой полости. Волокна, иннервирующие челюстную мускулатуру, обычно входят в состав ветви V_3 . Из-за своего переднего положения тройничный нерв не имеет висцерально-чувствительного компонента.

ЛИЦЕВОЙ НЕРВ (VII). Этот нерв связан с брызгальцем. Его главная, защелевая ветвь у рыб представляет собой подъязычночелюстной, или гиомандибулярный нерв (*n. hyomandibularis*), который проходит вниз вдоль гиомандибуляре (хрящевого или костного) позади брызгальца. Он иннервирует висцеральную мускулатуру, принадлежащую гиоидной дуге, а также содержит висцерально-чувствительные волокна. Передние ветви состоят только из висцерально-чувствительных волокон и включают небную ветвь (*ramus palatinus*), которая соответствует глоточным ветвям задних нервов. Висцерально-чувствительные волокна этого нерва обслуживают большую часть ротовой полости, в том числе некоторые вкусовые луковицы. Как мы уже отмечали, передний нерв боковой линии связан с лицевым.

У тетрапод ветви этого нерва сохраняются в модифицированной форме. Главный защелевой ствол в качестве барабанной струны (*chorda tympani*) проходит сквозь полость среднего уха и поворачивает вперед, обеспечивая чувствительными волокнами вкусовые луковицы и нижнюю челюсть. У млекопитающих, как отмечалось выше, мускулатура гиоидной дуги распространяется на поверхность головы, образуя лицевые мышцы; ветви лицевого нерва следуют за ней, с тем чтобы ее иннервировать — отсюда и название лицевого нерва.

ЯЗЫКОГЛОТОЧНЫЙ НЕРВ (XI). Как уже отмечалось, этот небольшой нерв связан у рыб с первой типичной жаберной щелью; ни в одной из систематических групп он не приобретает большого размера или особого значения. Соматически-чувствительный компонент отсутствует во всех систематических группах, за исключением некоторых рыб и амфибий. Этот нерв иннервирует небольшую долю висцеральной поперечнополосатой мускулатуры глотки и гортани и часть слюнных желез и проводит висцерально-чувствительные волокна от задней части ротовой полости (и языка) и некоторых вкусовых луковиц.

БЛУЖДАЮЩИЙ НЕРВ (X, XI). Блуждающий нерв — самый крупный и обслуживает наиболее обширную область. Добавочный нерв амниот по существу представляет собой двигательную часть блуждающего нерва, область, начало которой простирается за пределы продолговатого мозга в шейный отдел спинного. У нижестоящих позвоночных добавочный нерв неотделим от блуждающего. Обычно блуждающий нерв содержит небольшое количество чувствительных волокон от кожи шеи; однако в основном он состоит из висцеральных волокон. Блуждающий нерв у рыб снабжает типичной серией ветвей каждую из жаберных щелей, кроме первой, обслуживая глотку и поперечнополосатую жаберную мускулатуру. У

тетрапод эта жаберная часть блуждающего нерва сохранилась в измененной форме в глотке и ее мускулатуре. У рыб блуждающий нерв ответствен за ощущение вкуса (подобно VII и IX), но у наземных форм эта функция утрачена. У всех позвоночных главный ствол блуждающего нерва идет назад, в туловище в качестве внутренностной ветви (*ramus splanchnicus*), которая во всех систематических группах достигает желудка, сердца, легких, если они есть, а в некоторых случаях, идет вдоль всего кишечника. Этот нерв проводит висцерально-чувствительные волокна к мозгу и большинство волокон парасимпатической системы к внутренним органам. У рыб и многих амфибий задний нерв боковой линии выходит из мозговой коробки вместе с блуждающим.

СОМАТИЧЕСКИ-ДВИГАТЕЛЬНЫЕ НЕРВЫ. Нервы, принадлежащие к этой категории (III, IV, VI и XII), по большинству параметров имеют значительное сходство с брюшными корешками спинномозговых нервов. Они почти полностью состоят из соматически-двигательных волокон, которые отходят от ствола головного мозга снизу. Они жестко скоррелированы по положению с миотомными головными. Как было показано ранее (см. т. I, с. 290; рис. 196), ряд миотомов, монотонный в туловище, прерывается в области уха; спереди от него еще три сомита формируют мышцы глазного яблока. III, IV и VI нервы иннервируют эти мышцы (рис. 205). XII нерв в тех случаях, когда он имеется, иннервирует мускулатуру, происходящую из миотомов затылочной области; на него в принципе похож поджаберный нерв (*n. hypobranchialis*) анамний, хотя он не всегда начинается в пределах черепа.

ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНЫЙ НЕРВ (III). Большая часть этого нерва, отходящего вентрально от среднего мозга, состоит из соматически-двигательных волокон, иннервирующих четыре глазные мышцы, которые образуются из первого черепного сомита: нижнюю, переднюю и верхнюю прямые и нижнюю косую. Иннервация у круглоротых нижней прямой мышцы волокнами, входящими в состав отводящего нерва, кажется исключением. Однако вероятно, что эти волокна представляют собой отдельную ветвь глазодвигательного нерва, которая объединилась с отводящим. Обычно глазодвигательный нерв сопровождает к главному яблоку автономные волокна, которые частично происходят из V₁ нерва и едва ли могут рассматриваться как неотъемлемая часть обсуждаемого нерва; они иннервируют гладкую мускулатуру ресничного тела и радужки и обеспечивают аккомодацию и зрачковые рефлекс. Небольшое число таких же волокон может сопровождать IV и VI нервы.

БЛОКОВЫЙ НЕРВ (IV). Этот небольшой нерв проходит весьма необычно. С каждой стороны он берет начало вентрально внутри среднего мозга; но вместо того, чтобы сразу выйти наружу, он поворачивает в толще мозга вверх и переходит на противоположную сторону, где появляется на поверхности дорсально. Он иннервирует только верхнюю косую мышцу глаза, образующуюся из второго преддушного сомита. Свое название рассматриваемый нерв получил благодаря блоку, через который эта мышца проходит у млекопитающих.

ОТВОДЯЩИЙ НЕРВ (VI). Этот небольшой нерв отходит вентрально от переднего конца продолговатого мозга и иннервирует заднюю прямую мышцу глаза, которая отводит глаз назад (или вбок) и образуется из третьего преддушного сомита. У многих форм есть мышца, втягивающая глаз; она развивается из этого же сомита и так же иннервируется отводящим нервом.

ПОДЪЯЗЫЧНЫЙ НЕРВ (XII) впервые четко обособляется у пресмыкающихся. У рыб (в особенности у акул) задняя граница черепа не стабильна, в связи с чем число нервов, начинающихся в пределах черепа, может различаться. Число позвонков, которые входят в затылочный отдел черепа, не постоянно, и поэтому отсюда может выходить разное число спинномозговых нервов, претендующих стать черепными. Такие **спинальнозатылочные нервы** имеют тенденцию утрачивать спинные корешки, так что представляют собой в основном двигательные нервы, иннервирующие мышцы, образующиеся из сомитов затылочной области. У амниот строение этой области стабилизировалось; позади (и вентральнее) блуждающего и добавочного нервов отходит последний черепной нерв — **подъязычный** — обычно тремя брюшными корешками (отвечающими трем сегментам), которые сливаются в пределах затылочного отдела. У современных амфибий подъязычного нерва нет. Однако у ископаемых амфибий и кистеперых рыб для него имеется отверстие в черепае; таким образом, подъязычный нерв, по-видимому, был четко оформлен у предков тетрапод, а его отсутствие у современных бесхвостых и хвостатых амфибий является их вторичной особенностью.

Миотомы, расположенные в области затылка, у зародыша прорастают назад и вниз вокруг жаберной области, формируя поджаберную мускулатуру у рыб и подъязычную мускулатуру (в том числе и мускулатуру языка) у вышестоящих позвоночных (рис. 196). Стволы затылочных нервов рыб следуют по пути выростов миотомов к поджаберной мускулатуре (их часто и называют поэтому поджаберным нервом); подъязычный нерв амниот тоже идет назад вниз и затем вперед вокруг области глотки к подъязычной мускулатуре.

МЕТАМЕРИЯ ГОЛОВЫ

На этом удобно прервать наше обсуждение нервной системы для того, чтобы рассмотреть проблему, с которой непосредственным образом связано изучение черепных нервов. Туловище и хвост позвоночных сегментированы довольно отчетливо, но в голове такой четкой сегментации не наблюдается. Тем не менее многие исследователи пытались показать, что такая сегментация, пусть замаскированная, все же существует. Большинство ранних попыток основывалось на том предположении, что череп соответствует серии позвонков; но эта хотя и любопытная игра ума по многим причинам теперь серьезно не рассматривается. Однако мы только что говорили, что некоторые черепные нервы весьма напоминают спинные и брюшные корешки спинномозговых нервов примитивных хордовых, а спинномозговые нервы, безусловно, имеют сегментарную организацию. Можно ли выявить сходный принцип строения в голове? К сожалению, однозначного ответа дать нельзя. Хотя полностью убедительной картины представить невозможно, мы можем изложить более или менее правдоподобную версию (рис. 406 и табл. 4).

Нервы типа брюшных корешков содержат только двигательные волокна и иннервируют соматические мышцы; последние развиваются из миотомов сомитов, а сомиты лежат в основе сегментации тела позвоночных. Следовательно, брюшные корешки должны располагаться сегментарно. В голове, как и везде, эти нервы действительно выстроены в соответствии с миотомами. Три маленьких сильно отличающихся друг от друга предушных сомита (часто называемых головными пузырьками) преобразуются во внешние мышцы глаза; каждый из них

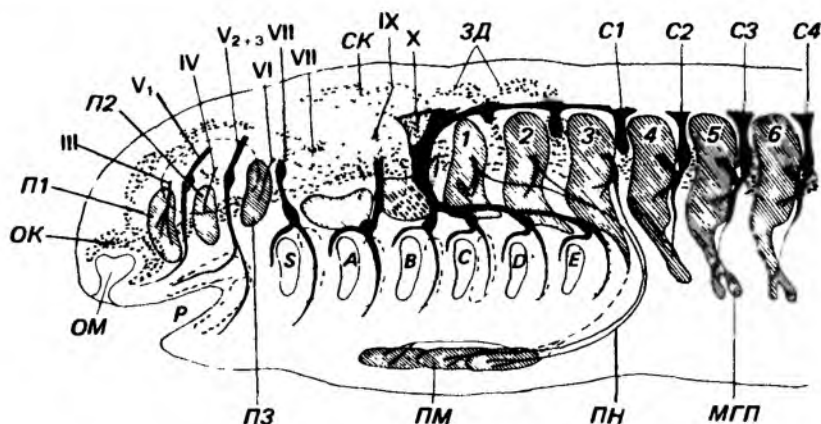


Рис. 406. Схема строения зародыша акулы (*Scyllium*), отражающая метамерную организацию головы позвоночного. Хрящ осевого скелета обозначен точками; нервы показаны сплошным черным цветом (участки нервов, закрытые слуховой капсулой, заштрихованы тонкими прерывистыми линиями); соматические мышцы заштрихованы (те их части, которые редуцируются у зародыша, обозначены более крупными штрихами); глазница и элементы висцерального хрящевого скелета очерчены штриховыми контурами. Сокращения: А—Е — пять нормальных жаберных щелей; ПМ — поджаберные мышцы; ПН — поджаберный нерв (= подъязычный нерв амниот); Р — рот; ОК — обонятельная капсула; ОМ — обонятельный мешок; ЗД — затылочные дуги; СК — слуховая капсула; МГП — почки мышц грудного плавника; П1—П3 — три предушных сомита; S — брызгальце; C1—C4 — первые четыре спинномозговых нерва; 1—6 — первые шесть заушных сомитов; III—X — черепные нервы (обозначенные традиционным способом). Обратите внимание, что на приводимой схеме два сомита с их двигательными нервами «вытесняются» разрастающейся слуховой капсулой. В целом схема соответствует данным, приведенным в табл. 4. (По Goodrich.)

имеет собственный нерв — III, IV и VI. Более задние сомиты головы дают начало гипобранхиальной мускулатуре и иннервируются поджаберным, или подъязычным, нервом; эти мышцы развиваются из нескольких сомитов (трех у ильной рыбы), и нерв образуется из нескольких отдельных корешков. Таким образом, сегментарный принцип расположения соблюдается. Проблема в том, что, когда развивается внутреннее ухо, оно занимает пространство, в обычных сегментах предназначенное для сомитов, так что их ряд прерывается. У одних форм недостающие миотомы совсем не появляются, у других они начинают формироваться, но скоро дегенерируют. Здесь исчезают по меньшей мере два сомита с каждой стороны. Их могло быть и больше, но мы будем считать, что утрачено только два, а это, как мы скоро увидим, очень удачно ставит все на свои места.

Нервы типа спинных корешков (жаберные) также представлены серией. Однако они, как мы уже заметили, выстроены в соответствии не с миотомами или другими соматическими структурами, а со скелетными и мускульными элементами жаберного аппарата. Так, тройничный нерв принадлежит челюстной дуге, лицевой — гиоидной и т. д. Но картина не совсем проста — блуждающий нерв посылает серию жаберных ветвей к нескольким последовательным жаберным дугам, обычно четырем; он начинается на боковой поверхности продолговатого мозга тоже серией отдельных корешков. Можно предположить (см. табл. 4), что спереди была только одна предчелюстная висцеральная дуга, а концевой нерв обслуживал преджаберную область. Альтернативная гипотеза состоит в том,

ТАБЛИЦА 4. Метамерия головы

Сегмент	0 = Рыло	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Миотом	(отсутствует)	Первый предушной	Второй предушной	Третий предушной	(вытесняются внутренним ухом)		Первый заушной	Второй заушной	Третий заушной	Четвертый заушной
Вентральный нерв (брюшной ко- решок)	(отсутствует)	Глазодвига- тельный н.	Блоковый н.	Отводящий н.	(утрачены)		Поджаберный н. = Подъязычный н.			Брюшной ко- решок вто- рого спин- номозгово- го нерва
Дорсальный нерв (спинной ко- решок)	Концевой н.	Глубокий глазнич- ный н.	Тройничный н.	Лицевой н.	Языкогло- точный н.	Блуждающий н. (вместе с добавочным н.)				Спинной ко- решок второ- го спинно- мозгового нерва
Висцеральная дуга	(отсутствует)	Предче- люстная	Челюстная	Подъязычная	Первая жаберная	Вторая жаберная	Третья жаберная	Четвертая жаберная	Пятая жаберная	(отсутствует)
Жаберное отверстие	(отсутствует)	(утрачены с появлением широкого рта с челюстями)		Брызгальце	Первая щель	Вторая щель	Третья щель	Четвертая щель	Пятая щель	(отсутствует)

Таблицу дополняют рис. 406 и описание в тексте. Таблица базируется главным образом на данных по акуле, у которой первый спинномозговой нерв сильно редуцирован (но волокна, которые «должны» в него входить, включены в поджаберный и блуждающий нервы).

что исходно имелись две предчелюстные дуги, а концевой нерв обслуживал более переднюю из них. В любом случае связь между этими нервами и висцеральными дугами очевидна.

Но есть ли какие-либо основания надеяться, что спинные и брюшные корешки должны здесь располагаться в четком соответствии друг с другом, как в туловище? Вовсе нет. Просто похоже на правду, что так должно быть; в конце концов, если нервы сходны, легче всего предположить, что сходство будет наблюдаться во всем. Кроме того, хотя это и слабый аргумент, с обычной человеческой точки зрения картина представляется проще и опрятнее, если серия миотомов и параллельная ей серия висцеральных дуг имеют одинаковый период в расположении элементов; иное устройство представляется неуклюжим. Другой довольно слабый аргумент состоит в том, что такое простейшее допущение как будто работает — удается составить соответствующие рисунки и таблицы (вроде рис. 406 и табл. 4). Это может казаться убедительным, но необходимо помнить, что мы только *предполагаем*, что при развитии уха утрачиваются два сомита. Также и в задней части головы число сомитов может быть неизвестно; у разных позвоночных в голове разное число соматических сегментов (т. е. различно число затылочных дуг); таким образом, снова появляется возможность подгонять факты под стройную схему. Но несмотря на всю эту неопределенность, мы все же полагаем, что голова исходно была сегментирована примерно таким же образом, как туловище, и что затем эта сегментация была замаскирована в результате процессов специализации, таких, как формирование главных органов чувств, которые появляются обязательно на переднем конце тела животного.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА — ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ

Помимо основных функциональных элементов, нейронов, в составе нервной системы развиваются клетки других типов. Мы уже упоминали о клетках, одевающих нервные волокна, и опорных клетках ганглиев; кроме того, в составе центральной нервной системы имеется множество клеток других типов; все вместе эти клетки называют **нейроглияльными клетками** или **нейроглией**. В большинстве органов опорную функцию выполняет соединительная ткань. В центральной нервной системе эта ткань присутствует лишь в незначительном количестве, а защитную и опорную функции вместо нее выполняют клетки нейроглии — в сущности, нервная система вырабатывает свою собственную соединительную ткань.

Большая часть элементов нейроглии дифференцируется по мере эмбрионального развития из настоящих нервных тканей. В головном и спинном мозге они обнаруживаются повсеместно в виде мелких, но чрезвычайно многочисленных элементов, разбросанных среди нейронов. Обычно эти клетки имеют очень небольшое тело, от которого отходят тончайшие отростки, придающие им сходство со звездой. Относительно крупные клетки со множеством отростков называются **астроцитами**; клетки меньшего размера, с меньшим числом отростков, но гораздо более многочисленные, называются **олигодендроглиоцитами**. **Эпендимоциты** сохраняют эпителиальный характер, свойственный всем клеткам эмбриональной нервной трубки, образуя эпендиму — слой эпителия (часто реснитчатого), выстилающий полости головного и спинного мозга.

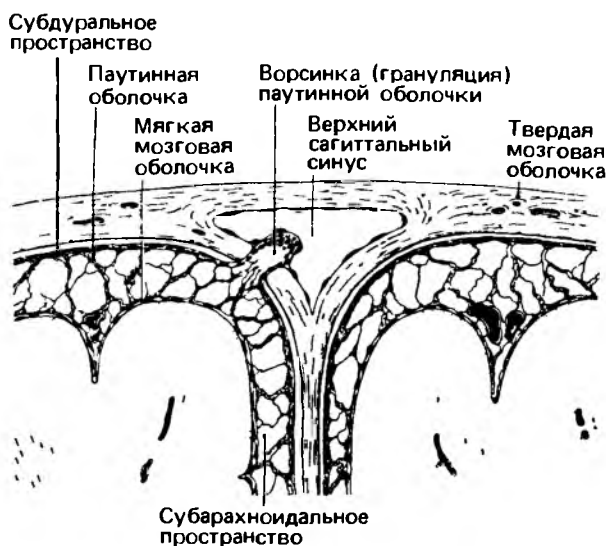


Рис. 407. Поперечный срез через участок мозга млекопитающего, на котором показаны мозговые оболочки. Срез проходит через серп большого мозга, разделяющий два полушария. Верхний сагиттальный синус представляет собой крупный венозный канал, располагающийся продольно между полушариями. В тканях оболочек и мозга видны мелкие кровеносные сосуды. Субарахноидальное пространство заполнено цереброспинальной жидкостью. Арахноидальные ворсинки в некоторой степени способствуют диффузии веществ из крови в цереброспинальную жидкость и обратно. (По Weed.)

Головной и спинной мозг, заключенные соответственно в мозговую коробку и между невральными дугами позвонков, помимо этого защищаются и поддерживаются одной или несколькими **мозговыми оболочками (meninges)** (рис. 407). У большинства рыб имеется только одна мозговая оболочка из плотной ткани, поверх которой между спинным и головным мозгом и невральными дугами позвонков или стенкой мозговой коробки лежит рыхлая, слизистая или жировая соединительная ткань. У всех тетрапод имеется по меньшей мере две мозговые оболочки. Наружная — **твердая мозговая оболочка (dura mater)** — представляет собой плотный футляр, связанный множеством тонких связок с внутренней, которая тесно прилегает к головному или спинному мозгу. У млекопитающих эта более мягкая внутренняя оболочка подразделяется на два нижних слоя — более наружную **паутинную оболочку (arachnoidea)** и самую внутреннюю **сосудистую мягкую мозговую оболочку (pia mater)**; их разделяет заполненное жидкостью **субарахноидальное пространство (cavum subarachnoidale)**, которое пронизано, как паутиной, тончайшими нитями. Все мозговые оболочки, а также микроглиальные клетки внутри центральной нервной системы, по-видимому, развиваются из обычной соединительной ткани.

Нервная система позвоночных закладывается как полая трубка. Это трубчатое строение сохраняется на протяжении всей жизни: внутри головного мозга имеются желудочки, а в спинном — **центральный канал**. Присутствующая в этих полостях, а также находящаяся между паутинной и мягкой мозговыми оболочками **спинномозговая жидкость (liquor cerebrospinalis)** прозрачна и похожа по составу на перилимфатическую жидкость внутреннего уха. Питательные и другие вещества попадают в спинномозговую жидкость из крови через посредство

специальных сосудистых сплетений головного мозга (см. т. 2, с. 285). Мембраны этих сплетений, отделяющие кровеносные сосуды от желудочков головного мозга, менее проницаемы для крупных молекул и частиц любого размера, чем стенки обычных капилляров, и благодаря этому служат барьером, препятствующим попаданию в мозг чужеродных агентов. Спинномозговая жидкость, кроме того, служит мозгу жидкостным амортизатором, защищая его от повреждений.

СПИННОЙ МОЗГ

Дефинитивный спинной мозг (*medulla spinalis*) (рис. 394, 397, 408, А) проходит почти по всей длине тела и довольно мало видоизменен по сравнению с нервной трубкой, оформляющейся у раннего зародыша. Внутри него сохраняется заполненный жидкостью центральный канал (*canalis centralis*), правда, его диаметр становится сравнительно очень малым за счет сильного разрастания окружающей его нервной ткани.

У низших позвоночных спинной мозг в разрезе имеет овальную или округлую форму, но у высших его боковые части, как правило, симметрично разрастаются, так что дорсально и вентрально по его средней линии проходят глубокие канавки. В каудальном направлении спинной мозг сужается; у многих форм (в особенности у млекопитающих) он короче позвоночного столба, и в задней части позвоночного канала нередко лежит просто пучок нервов, идущих назад от конца спинного мозга к задним сегментам. В спинном мозге четко выделяются два слоя — центральная зона серого вещества (*substantia grisea*), окружающего канал спинного мозга, и периферическая зона белого вещества (*subst. alba*). Первое главным образом состоит из тел нейронов, а второе — из бесчисленных миелинизированных волокон, проходящих вперед и назад в спинном мозге.

Изначально, по-видимому, серое вещество окружало центральный канал ровным слоем; у большинства позвоночных, однако, оно образует на разрезе била-



Рис. 408. Схемы, отражающие расположение чувствительных и двигательных столбов. Сумматорно-чувствительный ассоциативный столб обозначен голубым цветом; висцерально-чувствительный — зеленым; висцерально-двигательный столб — желтым; сумматорно-двигательный — красным. А. Спинной мозг взрослого низшего позвоночного животного. Б. Продолговатый мозг зародыша. Спинной мозг зародыша имеет сходное расположение столбов. Тканевая пластинка, лежащая ниже пограничной борозды, именуется базальной пластинкой. Здесь развиваются двигательные центры. Сверху располагается сенсорная область — «крыло», или алярная пластинка. (Отчасти по Herrick.)

терально симметричную фигуру в виде буквы Н или крыльев бабочки — с каждой стороны обнаруживаются два «рога», спинной (*cornu dorsale*) и брюшной (*s. ventrale*). На самом же деле каждый «рог» — это, конечно, лишь разрез продольной структуры, так что правильнее говорить о спинном и брюшном столбах.

Брюшной столб (*columna ventralis*) — это скопление тел эфферентных, или двигательных, нейронов спинномозговых нервов, аксоны которых обычно выходят через последовательно расположенные брюшные нервные корешки. Число таких нейронов в любой выбранной области спинного мозга, естественно, будет зависеть от объема мускулатуры на этом уровне тела, и у тетрапод брюшной столб (а фактически весь спинной мозг) может значительно расширяться на уровне конечностей. У некоторых динозавров крестцовое расширение сильно превышало головной мозг. Большинство этих двигательных волокон идет к соматическим мышцам, но на значительной части длины туловища могут присутствовать также висцеральные эфферентные волокна. Тела нейронов, которым они принадлежат, расположены выше и латеральнее, чем тела клеток соматически-двигательного типа, и иногда образуют особый боковой (**вентролатеральный**) столб (*columna lateralis*).

Спинной столб (*columna dorsalis*) серого вещества связан со спинными чувствительными корешками спинномозговых нервов; это вмещает тела ассоциативных нейронов, осуществляющих посредничество в распределении импульсов, приходящих от органов чувств. Эти нейроны могут посылать по спинному мозгу восходящие и нисходящие отростки к двигательным нейронам той же стороны спинного мозга, перекрестные волокна к двигательным нейронам противоположной стороны спинного мозга и, наконец, восходящие волокна к головному мозгу. Расположение разных групп этих ассоциативных нейронов в спинном столбе сложно и изменчиво, но в некоторых случаях (особенно у зародышей некоторых видов) можно выделить крупную дорсомедиальную часть столба, связанную с соматической чувствительностью, и меньшую вентролатеральную часть, связанную с висцеральной чувствительностью. Таким образом, в сером веществе с каждой стороны имеются четыре зоны (столба), соответствующие четырем нервным компонентам. Они расположены одна под другой, если начинать сверху, в следующем порядке: соматически-чувствительная, висцерально-чувствительная, висцерально-двигательная и соматически-двигательная. Интересно отметить, что такое же строение наблюдается в стволе головного мозга (рис. 408, Б).

Белое вещество состоит, как уже было сказано, из бесчисленного количества миелинизированных волокон. Они включают восходящие и нисходящие волокна чувствительных нервных клеток, которые входят в спинной мозг через спинные нервные корешки, и аналогичные волокна ассоциативных нейронов. Имеются также волокна, которые проводят сенсорные сигналы в головной мозг и обратные волокна из центров головного мозга, передающие сигналы (обычно через посредство ассоциативных нейронов) двигательным нейронам. Волокна этой последней категории особенно обильны у высших позвоночных, у которых спинной мозг утрачивает ту высокую автономность, которая ему свойственна у некоторых рыб, и оказывается под более непосредственным контролем головного мозга. Белое вещество более или менее подразделено спинными и брюшными «рогами» на три основные зоны: спинной, боковой и брюшной канатики (*funiculus dorsalis, f. lateralis, f. ventralis*). Анатомическое и физиологическое исследование

позволяет выделить в этих зонах волоконные тракты с различными типами связей, отмеченными выше. Эти тракты, однако, слишком сильно различаются по характеру и расположению у разных групп, чтобы описывать их здесь в деталях; но обычно спинной канатик главным образом несет восходящие чувствительные волокна, а боковой и брюшной — нисходящие волокна к двигательным нейронам, а также другие восходящие волокна.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ

У всех позвоночных, а также у наиболее высокоорганизованных беспозвоночных на переднем конце тела нервные клетки так или иначе сконцентрированы в виде мозга. Это совершенно закономерно. У активно передвигающегося билатерально симметричного животного этот конец тела первым встречается с проявлениями окружающей среды, на которые следует давать ответ. Стало быть, это именно та область, в которой должны располагаться основные органы чувств и которая соответственно наиболее удобна для дислокации центра, соотносящего и интегрирующего сигналы от этих органов.

Можно предположить, что головной мозг позвоночных изначально представлял собой лишь весьма умеренно развитый передний участок нервной трубки, который помимо обслуживания местных рефлексов головы и глотки собирал сигналы от органов чувств и «отдавал приказы» весьма автономным задним частям тела через спинной мозг: так устроена нервная система у ланцетника. У позвоночных же командование функциями организма (за исключением самых простых рефлексов) принимает на себя головной мозг (*encephalon*), где развивается множество сложных, связанных друг с другом центров. Как уже отмечалось, внедрение ассоциативных нейронов в простую рефлекторную дугу сильно расширяет поле возможных вариантов ответа на данный сенсорный стимул и вместе с тем резко увеличивает разнообразие воздействий, которые могут вызвать определенный двигательный ответ. Работа головного мозга основана в значительной степени на этом принципе — посредничестве серии дополнительных нейронов между первичными чувствительными областями и конечными двигательными путями. Эти промежуточные нейроны сгруппированы в функциональных центрах. Такие центры могут соотносить и интегрировать афферентные импульсы для достижения адекватных ответов или координировать двигательные механизмы; на более высоких уровнях могут развиваться ассоциативные центры, которые обеспечивают такие типы нервной деятельности, как память, научение и сознание.

РАЗВИТИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА (рис. 409). Общую топографию головного мозга и его частей легче всего понять, проследив его эмбриональное развитие. Мозг развивается гораздо быстрее, чем почти любой другой орган, и рано приобретает тот обобщенный план строения, который у взрослых особей различных групп замаскирован разнообразными преобразованиями. На ранних стадиях будущий головной мозг — это просто расширенная передняя часть нервной трубки. В результате непрерывного разрастания его передний конец загибается вниз, образуя мозговой изгиб. Так выделяется непарный конечный пузырь — первичный передний мозг (*prosencephalon*). Несколько позже позади первого изгиба обра-

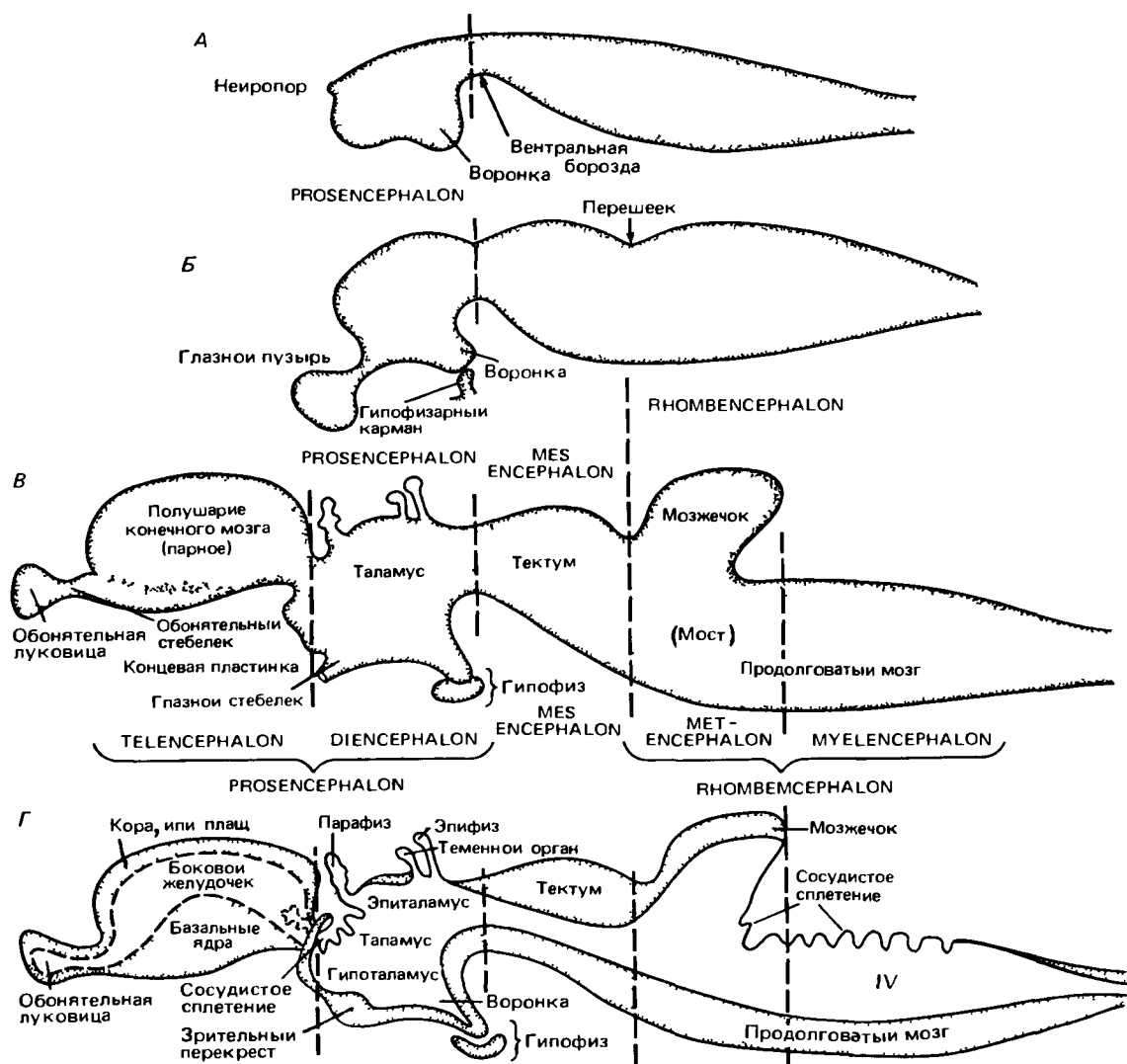


Рис. 409. Схемы, отражающие последовательность развития основных отделов и структур мозга А В нервной трубке дифференцированным является только первичный передний мозг (prosencephalon) Б Намечаются три основных отдела В Более продвинутая стадия Вид сбоку Г Та же самая стадия, что на В Медианный разрез (Отчасти по Butschli)

зуется второй, направленный в противоположную сторону и отмеченный перешейком (isthmus). Он отделяет **средний мозг** (mesencephalon) от **первичного заднего мозга** (rhombencephalon), из которого во взрослом состоянии получается в первую очередь **продолговатый мозг** (medulla oblongata). В своей задней части rhombencephalon постепенно без каких-либо резких изменений переходит в спинной мозг.

Три первичных отдела головного мозга — prosencephalon, mesencephalon и rhombencephalon — формируются на ранних стадиях из трех соседних отрезков нервной трубки. В дефинитивном мозге те части этих отделов, в которых все еще можно узнать нервную трубку, называют в совокупности **стволом мо-**

зга¹. Это, по-видимому, филогенетически наиболее старая часть мозга; здесь всегда располагаются центры многих простых, но чрезвычайно важных функций нервной системы. Подразделение головного мозга на три первичных отдела может быть связано с появлением на ранней ступени филогенетического развития трех главных органов чувств: органа обоняния, глаза и среднего уха вместе с боковой линией. У примитивных позвоночных каждый из трех первичных отделов мозга связан с одним из этих трех органов чувств и, как правило, образует для его обслуживания дорсальное выпячивание со слоем серого вещества, после чего и остается собственно стволовая часть (рис. 410). Эти три выпячивания представляют собой соответственно большой мозг, крышу среднего мозга и мозжечок².

На стадии трех мозговых пузырей средний мозг и первичный задний мозг имеют простое строение, но в первичном переднем мозге специализированные структуры возникают рано. Наиболее заметны глазные пузыри (их происхождение обсуждается в гл. 15), выпячивающиеся по обеим сторонам; глазные стебельки позже превращаются в зрительные нервы, которые так и остаются прикрепленными спереди основания первичного переднего мозга к зрительному перекресту. Позади этого места появляется непарное нижнее выпячивание будущего промежуточного мозга — **воронка** (*infundibulum*). Одновременно вверх из крыши ротовой полости зародыша выпячивается эпителиальный **гипофизарный карман** (карман Ратке). На более поздних стадиях видоизмененные ткани воронки и гипофизарного кармана объединяются, формируя гипофиз, о котором рассказывается в гл. 17. Дорсально по средней линии из крыши первичного переднего мозга вскоре выпячивается серия выростов — **парафиз** и **непарный теменной глаз** (иногда их бывает два), которые описаны в других разделах книги.

В процессе дальнейшего развития к трем отделам мозга добавляются еще два. Изменения в среднем мозге не особенно существенны, за исключением появления пары дорсальных вздутий, которые формируют его **крышу** (*tectum*), хорошо развитую у низших позвоночных; зато первичные задний и передний мозг делятся. В заднем мозге образуется дорсальное выпячивание передней части крыши, которое становится **мозжечком** (*cerebellum*). Область оставшегося сзади продолговатого мозга, лежащая под мозжечком, у большинства позвоночных изменяется мало, но у млекопитающих разрастается в образование, называемое **мостом** (*pons*). Мост и лежащий над ним мозжечок составляют **metencephalon**, а более задняя часть продолговатого мозга — **myelencephalon**.

Еще более замечательные преобразования происходят в первичном переднем мозге. Он образует пару полых выростов (сначала в чем-то похожих на глазные пузыри), которые растут вперед к обонятельной области; из них развиваются **полушария большого мозга** (*hemispheria cerebri*), а спереди — **обонятельные луковичи** (*bulbus olfactorius*). Эти структуры составляют конечный мозг

¹ Мозжечок и большой мозг «добавляются» к нервной трубке на более поздних стадиях и не относятся к стволу мозга. По определению, принятому в неврологии, к стволу мозга не причисляются также некоторые структуры, хотя и помещающиеся в нем, но функционально тесно связанные с мозжечком и большим мозгом (например, мост; см. т. 2, с. 292).

² Как будет показано ниже, у млекопитающих глаз, так сказать, расстался со средним мозгом, предпочтя ему в качестве основного партнера полушария большого мозга.



Рис. 410. Схема, иллюстрирующая связи трех главных органов чувств с тремя дорсальными скоплениями серого вещества в трех основных отделах мозга у низших позвоночных.



Рис. 411. Схема расположения желудочков мозга. (Из Gardner.)

(telencephalon), самый передний отдел головного мозга; непарная часть первичного переднего мозга представляет в основном промежуточный мозг (diencephalon), но ее передний конец, переходящий в полушария, относится к конечному мозгу.

Основные структуры дефинитивного головного мозга соотносятся с отделами мозга зародыша следующим образом.

Prosencephalon	{	Telencephalon.....	Полушария большого мозга, включающие обонятельные доли, базальные ядра (полосатое тело) и кору (плащ); обонятельные луковицы.
		Diencephalon.....	Эпиталамус; таламус; гипоталамус, различные придатки.
Metencephalon.....			Тектум, включая зрительные доли (четверохолмие у млекопитающих); покрывка (tectum); ножки мозга у млекопитающих.
Rhombencephalon	{	Metencephalon.....	Часть продолговатого мозга; мозжечок; мост у млекопитающих.
		Myelencephalon.....	Большая часть продолговатого мозга.

ЖЕЛУДОЧКИ (рис. 411, 415, 429). Первичная полость эмбриональной нервной трубки сохраняется в головном мозге взрослых особей в виде ряда полостей и протоков, заполненных спинномозговой жидкостью. В каждом из полушарий большого мозга имеется полость, называемая боковым желудочком (ventriculus lateralis). Каждая из них сообщается сзади через межжелудочковое, или монроево, отверстие (foramen intraventriculare, s. Monroi) с третьим желудочком (ventriculus tertius), расположенным в промежуточном мозге. В среднем мозге у низших позвоночных имеется хорошо развитый желудочек, но у амниот он превращается в узкий канал, называемый мозговым или силвиевым водопроводом (aqueductus cerebri, s. Sylvii). В продолговатом мозге расположен четвертый желудочек (ventriculus quartus); сзади он переходит в центральный канал спинного мозга. У некоторых низших позвоночных есть также отдельный желудочек в мозжечке. На большей части длины мозга желудочки полностью окружены толстыми стенками из нервной ткани. Однако в двух местах дорсальная стенка обычно тонка — в области соединения конечного мозга с промежуточным и над четвертым желу-

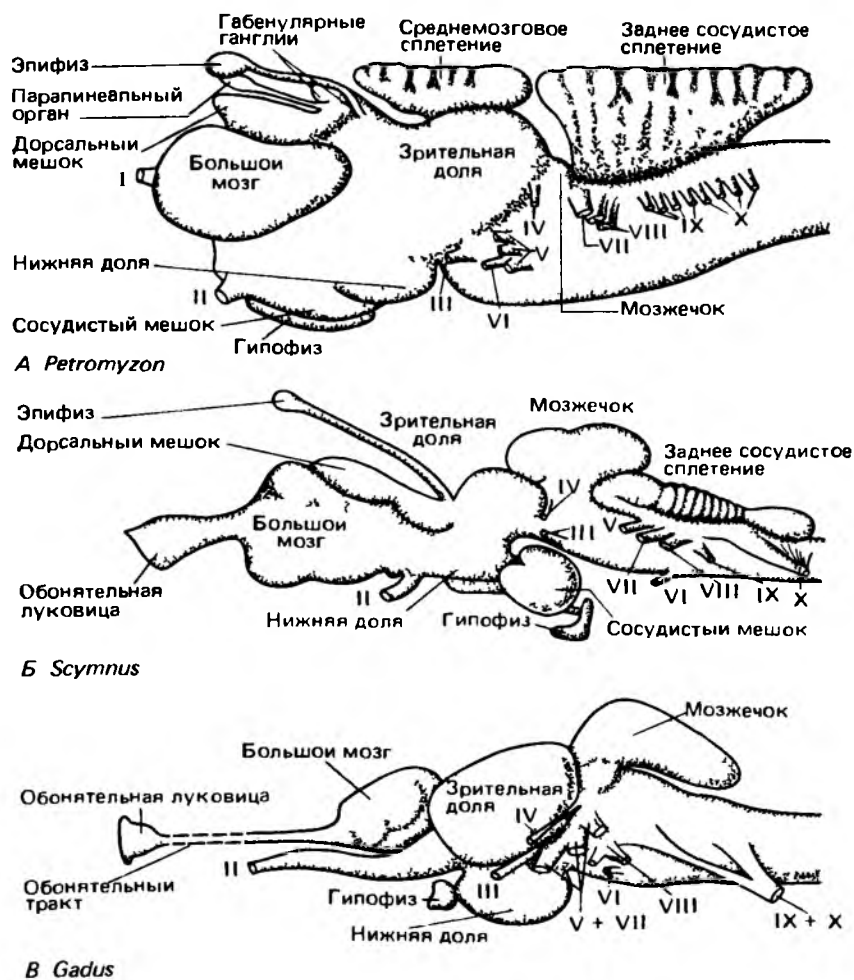


Рис. 412 Мозг миноги (А), акулы (Б), трески (В) Вид сбоку. Уникальной чертой миноги является развитие сосудистого сплетения (plexus mesencephali) над крышей среднего мозга. Римскими цифрами обозначены черепные нервы (По Butschli, Ahlborn)

дочком. В каждой из этих областей развивается сосудистое сплетение (plexus chorioideus s. tela chorioidea) — сильно складчатая крыша, обильно снабженная кровеносными сосудами. Через эти сплетения происходит обмен веществами между кровью и спинномозговой жидкостью.

СТРОЕНИЕ МОЗГА В этом общем обзоре строения головного мозга позвоночных основное внимание мы будем обращать на внешние особенности и макроскопические образования (рис. 412—420). Хотя такое поверхностное изучение анатомии мозга, безусловно, имеет важное значение, оно позволяет узнать о работе мозга не больше, чем ознакомление с внешним видом и планировкой центральной телефонной станции — о работе телефонной сети. Что в последней важно, так это схема распределительных щитов и проводки; в головном мозге центры в известном смысле играют роль распределительных щитов, а проводящие пути из волокон связывают их как проводка.

Вероятно, первоначально волокна в головном мозге, примерно как и в спинном, пересекались во всех направлениях, соединяя самые разные области. Но, как правило, нервные клетки, выполняющие одинаковые функции, объединены в

центры, а волокна со сходными связями — в аккуратные, хотя зачастую обнаруживаемые с большим трудом пучки.

Некоторые центры имеют особые названия, однако большинство из них называются ганглиями (узлами) или ядрами (к сожалению, последний термин в биологии имеет двойное значение). Центры, или ядра, в широком смысле варьируют по размеру от крошечных групп клеток, лежащих в сером веществе ствола мозга и различимых только в микроскоп, до таких крупных структур, как кора мозжечка или большого мозга. Пучки волокон, связывающие ядра одно с другим, обычно называются проводящими путями (трактами); волокна, образующие такой тракт, естественно, представляют собой аксоны нейронов, тела которых лежат в ядре, из которого он выходит. Проводящие пути обычно носят названия, состоящие из двух частей, которые указывают их начало и конец; так, кортикоспинальный тракт проводит импульсы из коры полушарий большого мозга к двигательным нейронам спинного мозга (прямо или опосредованно).

Несмотря на общую тенденцию клеток и волокон головного мозга собираться в четко ограниченные центры и пути, в ретикулярной формации (*formatio reticularis*) сохраняется примитивное строение. Это образование представляет собой сплетение тел и волокон нейронов, связанное с двигательными столбами ствола мозга и передней части спинного мозга; особенно хорошо ретикулярная формация развита в передней части ствола мозга. К ней сходится множество чувствительных путей. Эта система имеет важное значение для координации движений. Кроме того, ретикулярная формация участвует в передаче нисходящих сигналов из передних отделов головного мозга к двигательным центрам продолговатого и спинного мозга. Эта ее функция играет очень важную роль у низших позвоночных, у которых двигательные проводящие пути, позволяющие головному мозгу осуществлять контроль за работой всего организма, развиты слабо (рис. 432, 433). Ретикулярная формация имеет важное значение у млекопитающих, не только сохраняя роль низшего звена пути к двигательным центрам, но также действуя в противоположном направлении как центр, стимулирующий высшие центры коры большого мозга. Она также контролирует сложные рефлексy, такие, как чихание и кашель.

Головной мозг по своему строению билатерально симметричен; следовательно, во избежание «раздвоения личности» должны установиться перекрестные связи. Даже в спинном мозге имеется множество ассоциативных нейронов, волокна которых переходят на противоположную сторону. В головном мозге такие связи также многочисленны. Здесь имеется ряд комиссур (спаек) — проводящих путей, которые связывают одноименные области противоположных сторон. Кроме того, в некоторых случаях продольные проводящие пути переходят с одной стороны на другую (т. е. сворачивают под прямым углом) иногда без видимой причины. Мы описали такое явление для зрительных нервов (которые на самом деле представляют собой проводящие пути головного мозга). Другим примером служит хорошо известный факт, что движения частей одной стороны тела контролируются серым веществом полушария противоположной стороны — результат перекреста кортикоспинальных проводящих путей двух сторон.

Система «проводки» головного мозга выше обсуждалась по аналогии с телефонной сетью как система прямой передачи из одного конца в другой, от рецептора к эффектору, через цепь нейронов. Но в последние годы все сильнее ук-

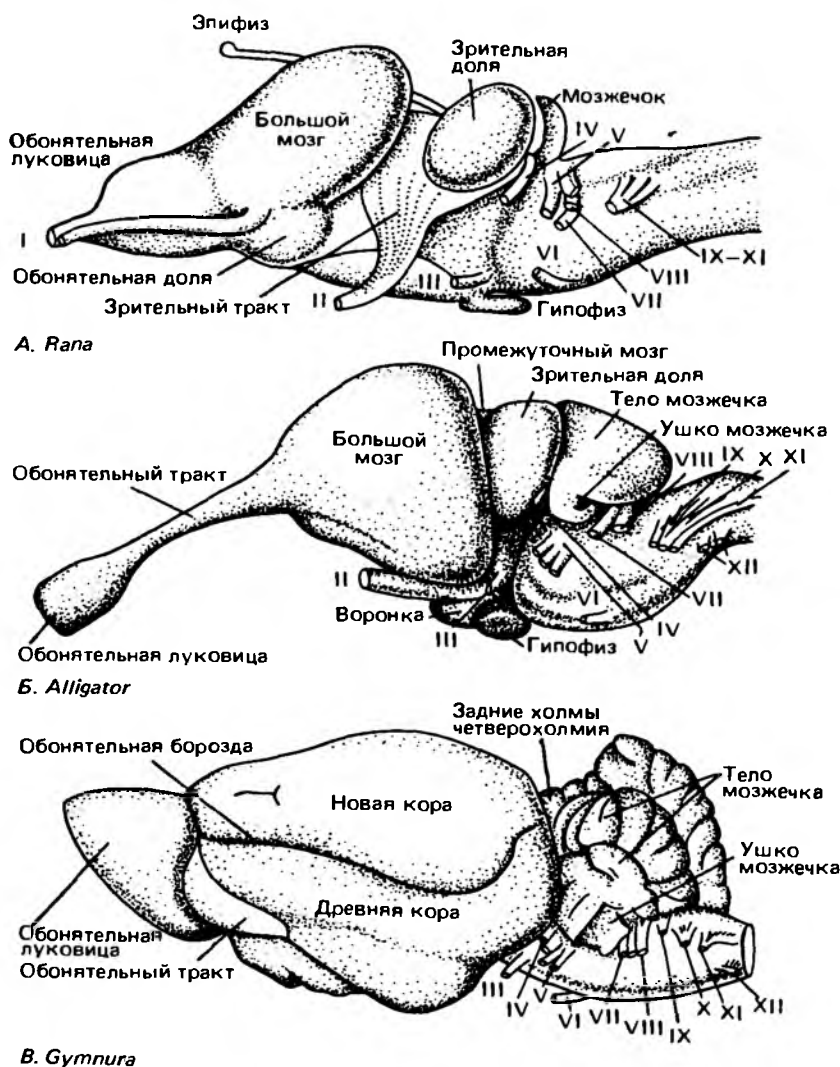


Рис. 413. Мозг лягушки (А), аллигатора (Б), насекомоядного млекопитающего (В), представляющего примитивный для млекопитающих тип строения. Вид сбоку. При нормальном положении головы передний конец мозга у аллигатора запрокинут вверх. Римскими цифрами обозначены черепные нервы. (По Bütschli, Clark, Crosby, Gaupp, Wettstein.)

репляется представление, что на самом деле общая функциональная схема мозга гораздо сложнее и включает обратные связи, обходные пути, связанные с памятью и научением, и другие сложные механизмы, которые используются при создании компьютеров, которых мы здесь даже не будем касаться.

ПРОДОЛГОВАТЫЙ МОЗГ (MEDULLA OBLONGATA). Изучение строения головного мозга лучше всего начать с тех частей, которые наиболее просты по строению и сильнее всего напоминают спинной мозг. Стволовая часть трех первичных мозговых пузырей зародыша по своему строению проще, чем их специализированные выросты — большой мозг и мозжечок. Однако даже в стволе передняя часть, по-видимому, содержала сложные нервные центры уже у самых первых позвоночных. Наиболее сходна по строению со спинным мозгом задняя часть головного мозга, а именно продолговатый мозг. Вдобавок с продолговатым моз-

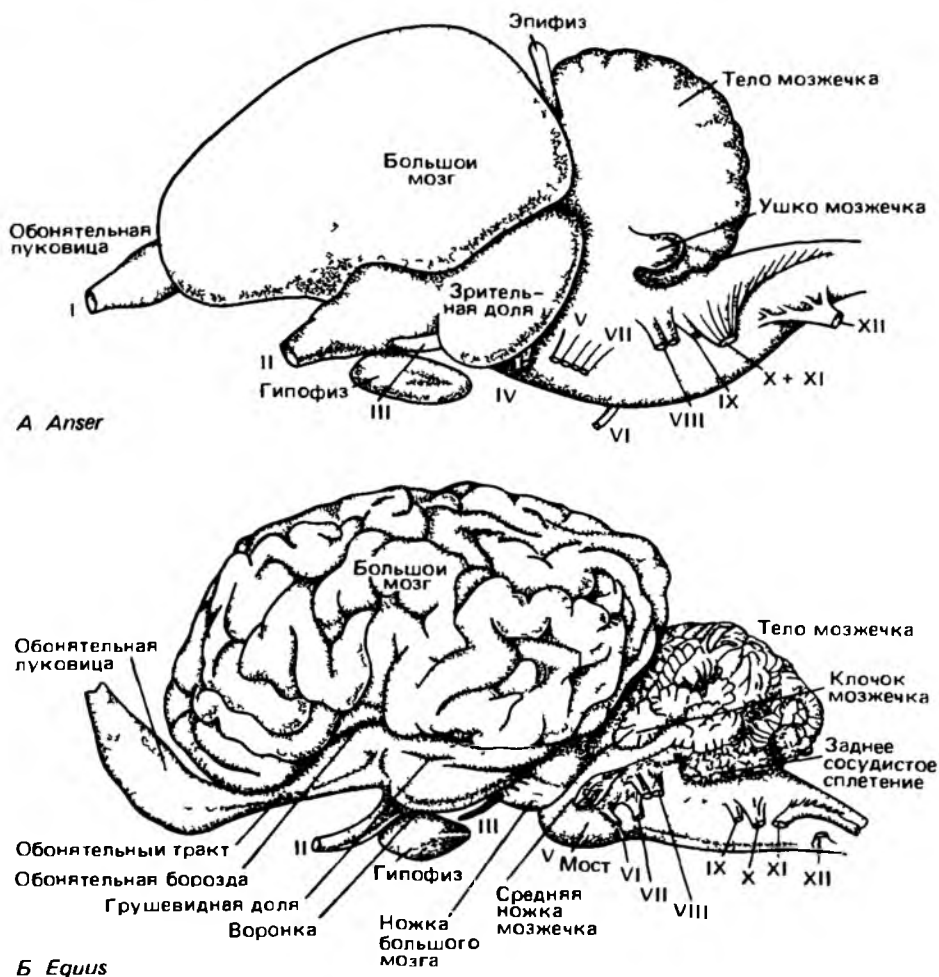


Рис. 414 Мозг гуся (А) и лошади (Б) Как и у аллигатора, у живого гуся передний конец мозга запрокинут вверх Римскими цифрами обозначены черепные нервы (По Butschli, Kuenzi, Sisson)

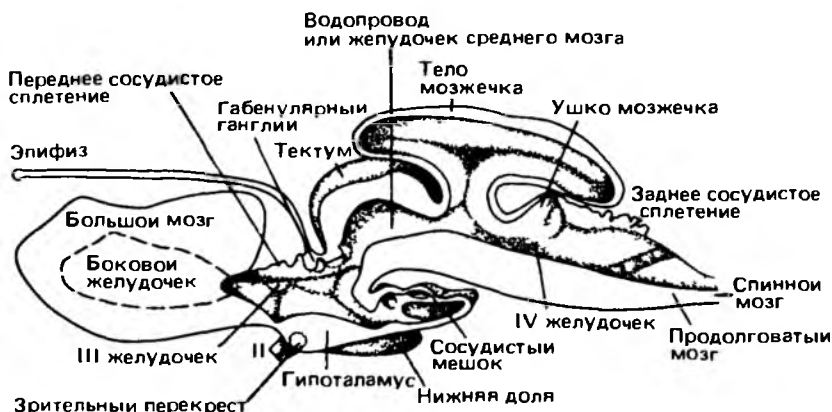


Рис. 415 Правая половина мозга акулы (*Scyllium*) Вид с медиальной стороны Перерезанные области оставлены белыми (По Haller, Burckhardt)

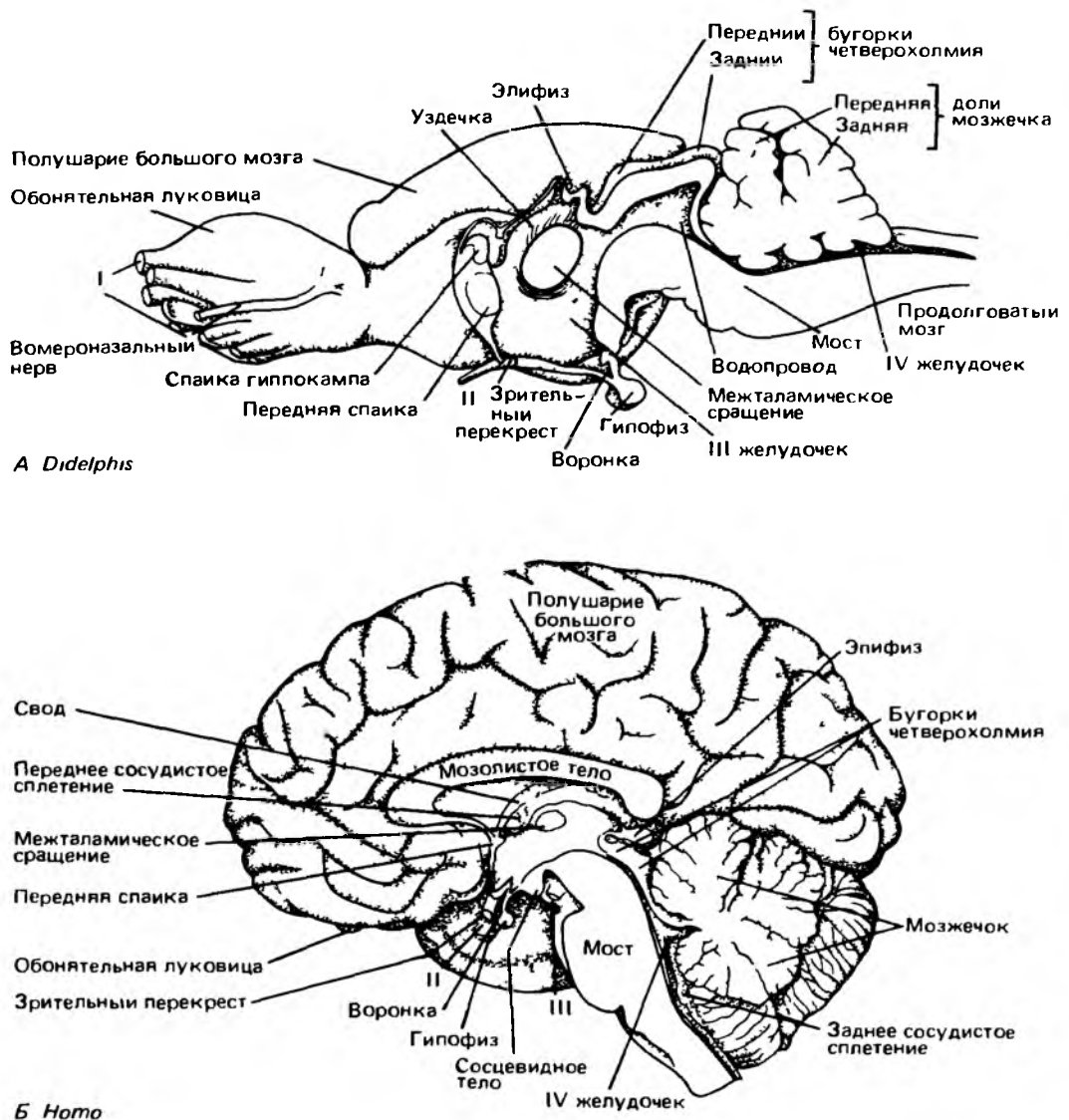


Рис. 416 Правая половина мозга (вид с медиальной стороны) А Опоссум Б Человек. Перерезанные области оставлены белым. Выпячивания боковых стенок промежуточного мозга могут приходиться в соприкосновение (по средней линии) и сливаться, образуя «massa intermedia», которая, однако, не имеет какого-либо функционального значения (А — по Loo).

гом и примыкающими к нему областями среднего мозга связаны все черепные нервы, за исключением атипичных обонятельного, зрительного и концевых нервов.

Продолговатый мозг (особенно у низших позвоночных) весьма сходен с передним участком спинного мозга; однако он утолщен за счет расширения центрального канала в виде четвертого желудочка; в результате левые и правые столбы серого вещества дорсально сильно разнесены. На большей части своей длины крыша продолговатого мозга тонкая перепончатая и складчатая; она образует заднее сосудистое сплетение (plexus chorioideus posterior); передняя часть крыши продолговатого мозга представлена мозжечком.

В сером веществе продолговатого мозга и задней части среднего мозга имеется серия столбов, или ядер, серого вещества, в принципе сходных с таковыми спин-

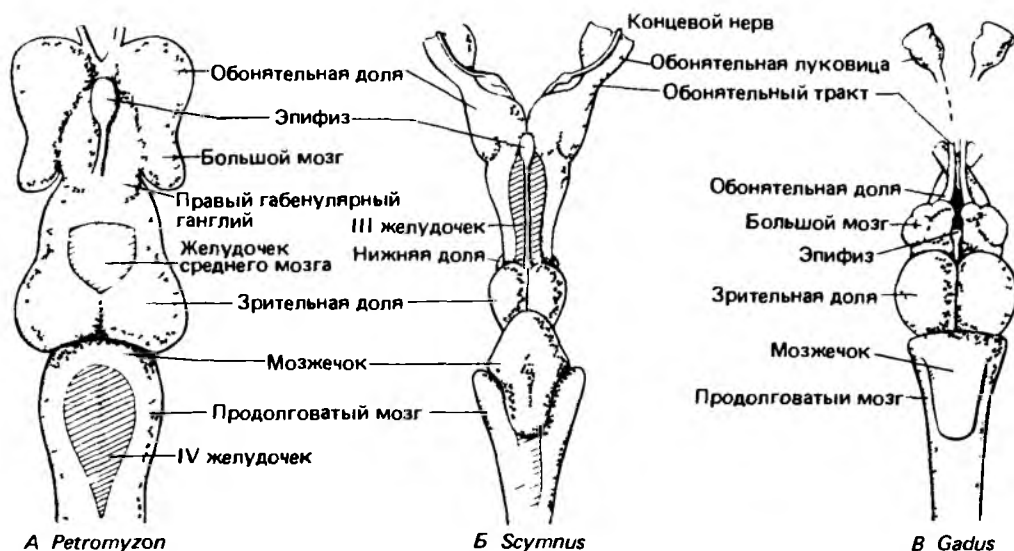


Рис. 417 Мозг миноги (А), акулы (Б) и костистой рыбы (треска; В). Вид сверху. Участки, с которых были удалены сосудистые сплетения для демонстрации нижележащих желудочков, заштрихованы. (По Butschli, Ahlborn.)

ного мозга (рис. 408, Б, 423). В последнем, как мы уже отмечали, имеется спинной столб, содержащий ассоциативные нейроны, которые получают и распределяют сенсорные импульсы, и брюшной столб, содержащий двигательные нейроны; кроме того, мы указывали, что оба столба могут быть подразделены на соматический и висцеральный компоненты. Сходная ситуация обнаруживается в продолговатом мозге и задней части среднего мозга, хотя сильное расширение центрального канала несколько видоизменяет картину. С каждой стороны по внутренней поверхности ствола мозга проходит горизонтальная пограничная борозда (*sulcus limitans*), которая отделяет дорсальную чувствительную зону от вентральной, двигательной. Кроме того, как и в спинном мозге, каждая из этих зон может подразделяться на соматический и висцеральный компоненты.

У зародыша каждый такой компонент оформлен в виде непрерывного по всей длине столба. Наиболее вентрально лежит соматически-двигательный столб. Над ним, но еще под пограничной бороздой, находятся висцерально-двигательные столбы — особый (жаберный) и общий (автономный). Выше борозды находятся один над другим висцерально-чувствительный и соматически-чувствительный столбы, представляющие собой первичные области восприятия сигналов от кишечника и кожи соответственно. От самого вентрального столба берут начало вентральные черепные нервы — III, IV, VI и XII; остальные столбы связаны с нервами типа спинных корешков, жаберными нервами — V, VII, IX и X.

У взрослых представителей низших систематических групп позвоночных непрерывность столбов в значительной степени сохраняется; в высших группах они, как правило, распадаются на отдельные ядра соответствующих черепных нервов и центры различных функций организма, контролируемых стволом мозга или находящимися под его влиянием. Так, у млекопитающих соматически-двигательный столб разделен на несколько расположенных в среднем мозге и в переднем конце продолговатого мозга мелких ядер нервов глазных мышц и более заднее ядро

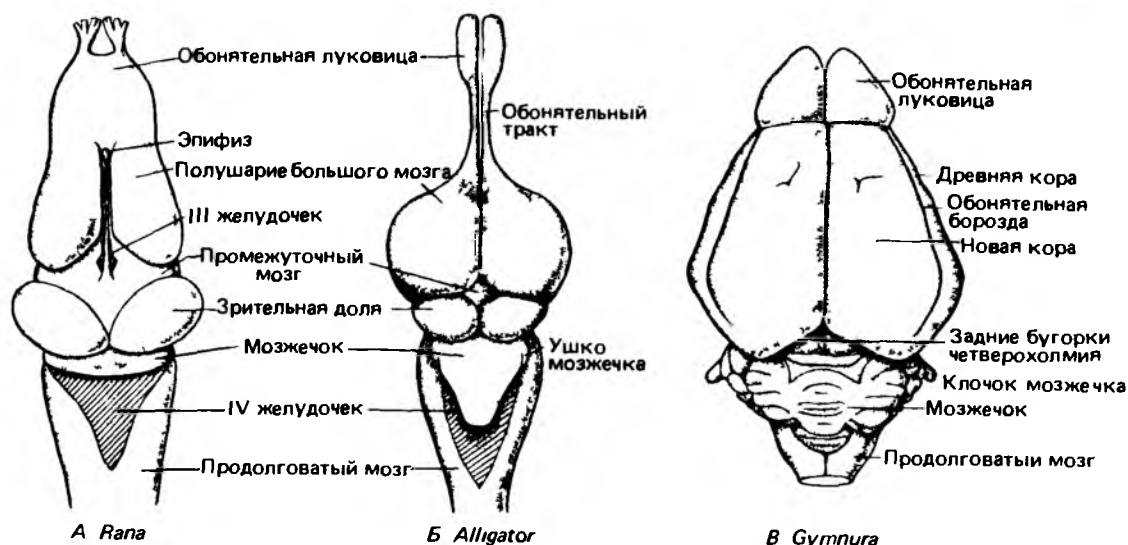


Рис. 418. Мозг лягушки (А), аллигатора (Б) и землеройки (В). Участки, с которых были удалены сосудистые сплетения для демонстрации ниже лежащих желудочков, заштрихованы. Вид сверху. (По Gaupp, Crosby, Wettstein, Clark)

подъязычного нерва. Особый висцерально-двигательный столб, управляющий жаберной мускулатурой, разбит на отдельные особые висцерально-двигательные ядра V, VII и IX + X нервов (последним двум принадлежит двойное ядро (*nucleus ambiguus*)); в этом столбе также образуется дыхательный центр, участвующий в регуляции ритмики дыхания. Представлены небольшие парасимпатические ядра: 1) в среднем мозге; отвечает за глазные рефлекс; 2) в передней части продолговатого мозга; обслуживает слюнные железы; 3) в задней части продолговатого мозга; принадлежит соответствующему компоненту блуждающего нерва. Как правило, у позвоночных ядра разных нервов, связанные с обычными висцерально-чувствительными волокнами, остаются объединенными в одиночное ядро (*nucleus solitarius*) продолговатого мозга, но параллельно имеется особое висцерально-чувствительное ядро, вкусовое (*nucleus gustatorius*); последнее настолько тесно связано с первым, что иногда рассматривается просто как его часть. Соматически-чувствительный столб остается единым длинным ядром, которое главным образом связано с тройничным нервом и тянется на протяжении большей части длины ствола мозга, заходя в спинной мозг.

У млекопитающих масса волокон, связывающих мозжечок и большой мозг, перекрывает снизу переднюю часть продолговатого мозга, образуя столь заметную выпуклость, что эта область называется мостом (*pons*). Даже и без этого серое вещество продолговатого мозга у амниот покрыто толстым слоем белого вещества, представляющего собой проводящие пути между спинным мозгом и более передними центрами головного мозга. Как и серое вещество, белое вещество в продолговатом мозге организовано примерно так же, как и в спинном. Но вдобавок, особенно у высших форм, большое число восходящих и нисходящих волокон переходит в продолговатом мозге на противоположную сторону. У низших классов поверхностный белый слой сравнительно тонок, потому что туловище и хвост в значительной степени автономны — они осуществляют большую часть движений рефлекторно, не соотносясь с головным мозгом.

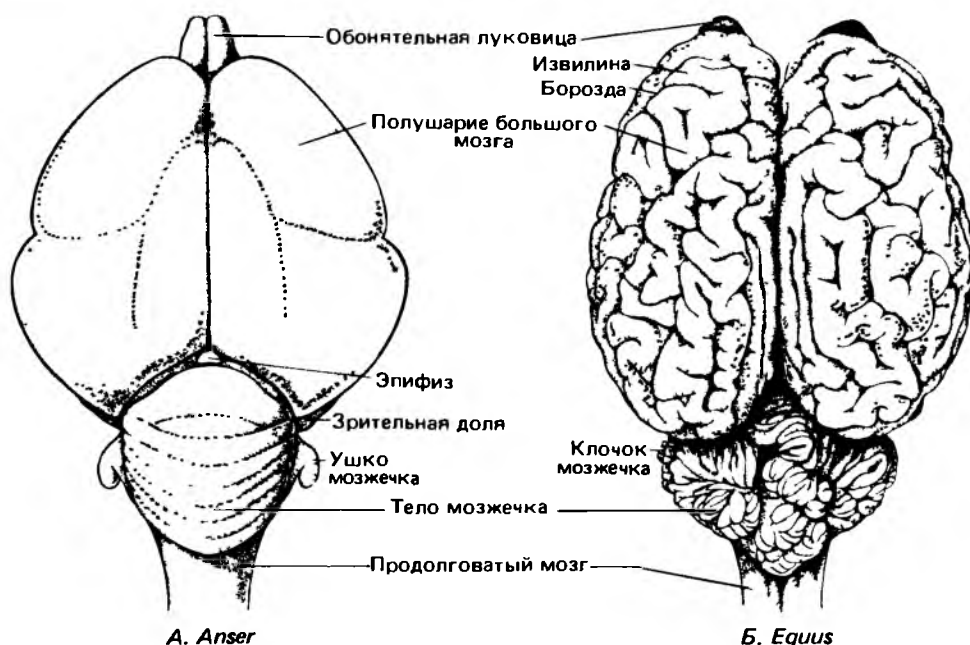


Рис. 419. Мозг гуся (А) и лошади (Б). Вид сверху. (По Bütschli, Kuenzi, Sisson.)

У большинства рыб только незначительное число чувствительных волокон спинного мозга достигает продолговатого мозга, мозжечка и среднего мозга; у амниот такие волокна достигают центров в конечном мозге. Обратные двигательные пути от высших мозговых центров к спинному мозгу ниже уровня птиц и млекопитающих слабо развиты, если не считать весьма опосредованного пути через упомянутую выше ретикулярную формацию. Яркое исключение составляет пара гигантских маутнеровских клеток рыб и хвостатых амфибий. Тела этих клеток, связанные с акустико-латеральными центрами, лежат в дне продолговатого мозга, а толстые аксоны простираются вдоль всего спинного мозга. Как отмечалось ранее (т. 1, с. 225), локомоция у рыб и примитивных тетрапод обеспечивается главным образом за счет ритмичных изгибов тела. В некоторой степени ими могут управлять местные спинномозговые рефлексy, что, по-видимому, и имеет место. Однако общий контроль над этими движениями осуществляет упомянутая пара клеток. У взрослых бесхвостых амфибий, типичных рептилий и вышестоящих форм такой тип локомоции утрачивается, а с ним исчезают и гигантские клетки.

Системы двигательных и чувствительных столбов и ядер продолговатого мозга достаточно для построения рефлекторных дуг между рецепторами и обеспечивающими ответ исполнительными органами головы и жаберной области. Но в головном мозге действуют также и более сложные механизмы. Вдобавок к простым рецепторам кожи, мышц и кишечника, имеющимся во всем теле, в голове присутствуют особые органы чувств. Соответственно должны существовать центры, воспринимающие первичные сигналы от этих органов, и центры более высокого уровня, соотносящие и интегрирующие эти сигналы, прежде чем будут даны окончательные «руководящие указания» двигательным столбам ствола мозга и спинного мозга. Большинство таких центров расположено в других отделах головного мозга. Но даже в относительно просто организованном отделе ствола мозга, которому посвящен данный раздел, мы обнаруживаем первичную

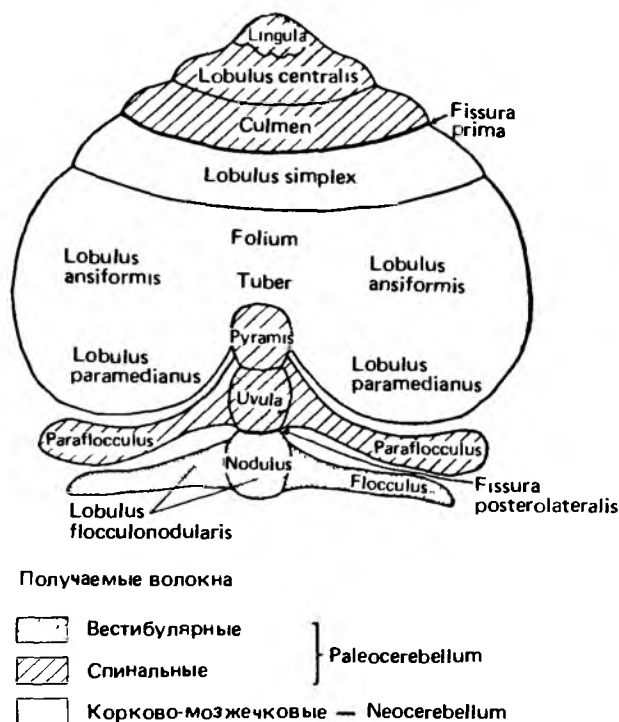


Рис. 422. Схема внешнего строения мозжечка млекопитающего. (Указаны детали строения, не обсуждаемые в тексте.) Наиболее филогенетически древними отделами мозжечка являются отделы, связанные с чувством равновесия, — вестибулярные (обозначены точками), и отделы, связанные с мышечным чувством, — спинальные (выделены штриховкой). Белая зона представляет собой новоприобретение млекопитающих, связанное с корой полушарий большого мозга. (Из Fulton, по Larsell.)

часто довольно крупного размера, который имеет в высшей степени важное значение для координации и регуляции двигательной активности и поддержания позы. Мозжечок работает пассивно, главным образом рефлекторно, поддерживая равновесие тела и его ориентацию в пространстве. Вдобавок, особенно у млекопитающих, он играет важную роль в локомоции. Его функция в регуляции мышечной активности подобна работе штаба при движении армии. Чтобы выполнять общие приказы армейского командования, необходимо иметь информацию о расположении, перемещении, состоянии и снаряжении подразделений войск. Двигательные команды высших мозговых центров (полушарий или тектума), касающиеся какой-нибудь конечности, можно эффективно исполнить, только если имеются данные о положении и движении этой конечности в настоящий момент, о состоянии расслабления или сокращения ее мышц, об общем положении тела и его отношениях с внешними объектами. Подобные сведения собираются и обобщаются в мозжечке, а возникающие в результате синтеза сигналы передаются по эфферентным путям, повышая эффективность движения.

Информация, на которой основывается деятельность мозжечка, поступает из двух главных источников. Во-первых, это акустическая область у низших позвоночных, в которой регистрируются ощущения, относящиеся к равновесию, поставляемые ухом и боковой линией. Основание мозжечка лежит непосредственно над этой областью, и сам мозжечок, по всей видимости, возник как специализированный участок этого сенсорного центра. Второй важнейший источник данных для мозжечка — система сухожильных органов и мышечных веретен. В мозжечок направляются волокна этой проприоцептивной системы, несущие информацию о положении частей тела и напряжении мышц.

В дополнение к этим двум первичным источникам сенсорная картина, складывающаяся в мозжечке, довершается некоторыми сигналами, приходящими по

волокам от чувствительных участков покровов, зрительных центров, а у низших позвоночных даже от органа обоняния. Далее, мозжечок снабжается информацией о мышечных движениях, направляемых высшими мозговыми центрами, но находящихся также под влиянием мозжечка. У низших позвоночных эти данные доставляются волокнами из среднего мозга, где двигательные импульсы в значительной степени и зарождаются; у млекопитающих же, двигательные функции которых регулируются преимущественно корой, большой мозг связан с мозжечком мощными пучками волокон через мост.

После обобщения мозжечком всей информации он посылает импульсы по восходящим и нисходящим пучкам эфферентных волокон вдоль обеих сторон ствола мозга к боковым стенкам среднего мозга (область покрывки), откуда они продолжают (частично после переключения) до соответствующих двигательных ядер головы или тела, а у млекопитающих — до таламуса и оттуда до коры больших полушарий.

У форм, имеющих хорошо развитый мозжечок, нервные пучки, ведущие к нему и от него, четко выделяются на поверхности ствола мозга. Например, у млекопитающих эти волокна образуют три пары столбообразных структур, называемых ножками мозжечка (*pedunculi cerebelli*, рис. 421). Передние ножки, состоящие главным образом из эфферентных пучков, соединяют мозжечок со средним мозгом. Средняя или латеральная пара ножек выходит прямо вверх вдоль боковых сторон заднего мозга из моста; в этих ножках сосредоточены волокна, идущие из коры большого мозга в мозжечок; они перекрещиваются (пересекают среднюю линию) и переключаются в вентральной области моста. Задние ножки восходят по продолговатому мозгу и заключают проприоцептивные волокна, идущие от спинного мозга.

В разных группах животных мозжечок сильно варьирует по размеру и форме. Степень его развития грубо коррелирует со степенью сложности движений тела; этот отдел бывает крупным и сложно устроенным у многих рыб, а также у птиц и млекопитающих, у рептилий он невелик, а у круглоротых и амфибий вообще слабо развит и почти исчерпывается парой небольших центров, лежащих прямо над акустико-латеральными ядрами и едва обособленных от них. Эта древнейшая часть мозжечка сохраняется во всех группах позвоночных в виде так называемых ушек (*auriculae*) или клочков (*flocculi*), обеспечивающих равновесие тела и тесно связанных с внутренним ухом.

Однако даже у круглоротых и амфибий можно отметить определенное развитие срединной области мозжечка, лежащей между двумя ушками над передним краем четвертого желудочка мозга. Сюда подходят волокна от мышечных веретен и сенсорных центров мозга; здесь их сигналы интегрируются и коррелируются со стимулами, поступающими от органов равновесия во внутреннем ухе. Эта первичная структура, тело мозжечка (*corpus cerebelli*), составляет основную часть его массы у типичных рыб, пресмыкающихся и птиц. У млекопитающих повышение роли коры большого мозга до командования двигательными функциями и развитие крупных нервных пучков, ведущих из двигательной коры в мозжечок и обратно, коррелирует с появлением крупных парных складчатых структур — полушарий мозжечка (*hemispheria cerebelli*), на долю которых у зверей приходится большая часть его объема.

В отличие от всех прочих участков центральной нервной системы, не считая

полушарий конечного мозга и крыши среднего мозга, в мозжечке содержащее нейроны серое вещество располагается на поверхности в виде слоистой коры, а белое вещество находится глубже. Когда мозжечок хорошо развит, образованный серым веществом поверхностный листок часто собран глубокими складками, благодаря чему он достигает большей площади. Под серым веществом лежит белое, в котором веерообразно расходятся афферентные волокна, идущие во всех направлениях к поверхности, а также эфферентные волокна, идущие назад из серого вещества. Кора мозжечка содержит клетки нескольких хорошо различных типов, расположенные слоями; с помощью сложного переплетения волокон между этими клетками осуществляется взаимный обмен сенсорными сигналами. Наиболее замечательные клеточные элементы — это клетки Пуркинье; дендриты этих клеток образуют густо ветвящиеся деревца, собирающие импульсы с обширного участка коры, и посылают эфферентные сигналы по своим аксонам в центральное ядро (*nucleus centralis*), где происходит переключение. Такая гистологическая картина практически неизменна у разных позвоночных и отличается еще большим постоянством в различных участках мозжечка. В мозжечке наблюдается довольно четкая локализация функций, однако тело мозжечка действует во многих отношениях как интегрированный блок, особенно у млекопитающих.

СРЕДНИЙ И ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ МОЗГ. В отличие от задней части ствола мозга его средний и промежуточный отделы у представителей всех классов позвоночных обнаруживают специализированные функциональные черты. Из продолговатого мозга в средний на некоторое расстояние продолжают ряды чувствительных и двигательных ядер, связанных с черепными нервами (рис. 423). Однако дальше впереди подобные структуры отсутствуют. Передние центры ствола мозга, вообще говоря, не имеют прямой связи с афферентными или эфферентными сигналами, не считая импульсов зрительного нерва. Эта область выполняет две основные функции. Во-первых, главным образом у высших позвоночных она представляет собой основную станцию на пути между нижележащими участками мозга и большими полушариями. Во-вторых, во всех группах позвоночных она служит, по крайней мере отчасти, важнейшим местом расположения центров нервной корреляции и координации. У млекопитающих функции последнего типа слабо заметны на фоне деятельности коры больших полушарий, зато у представителей многих низших групп в среднем мозге и таламусе локализованы наиболее высокоразвитые ассоциативные механизмы. У млекопитающего разрушение больших полушарий приводит к полной функциональной несостоятельности, зато лягушка может вести себя практически нормально вовсе без полушарий, если ствол мозга с расположенными над ним структурами не поврежден.

Прежде чем разбирать функции и связи различных ядер, лежащих в сером веществе среднего и промежуточного мозга, должна быть описана их топография вместе с придатками (рис. 424).

Средний мозг — часть нервной трубки, пронизанная мозговым водопроводом; промежуточный мозг — область, окружающая третий желудочек. Оба упомянутых отдела лежат на путях коммуникаций между передними и задними частями мозга. У млекопитающих промежуточный мозг вклинивается с нижней стороны между разросшимися полушариями; большую часть стенок и дна среднего мозга формируют волокнистые пучки белого вещества, в том числе крупные пучки дви-

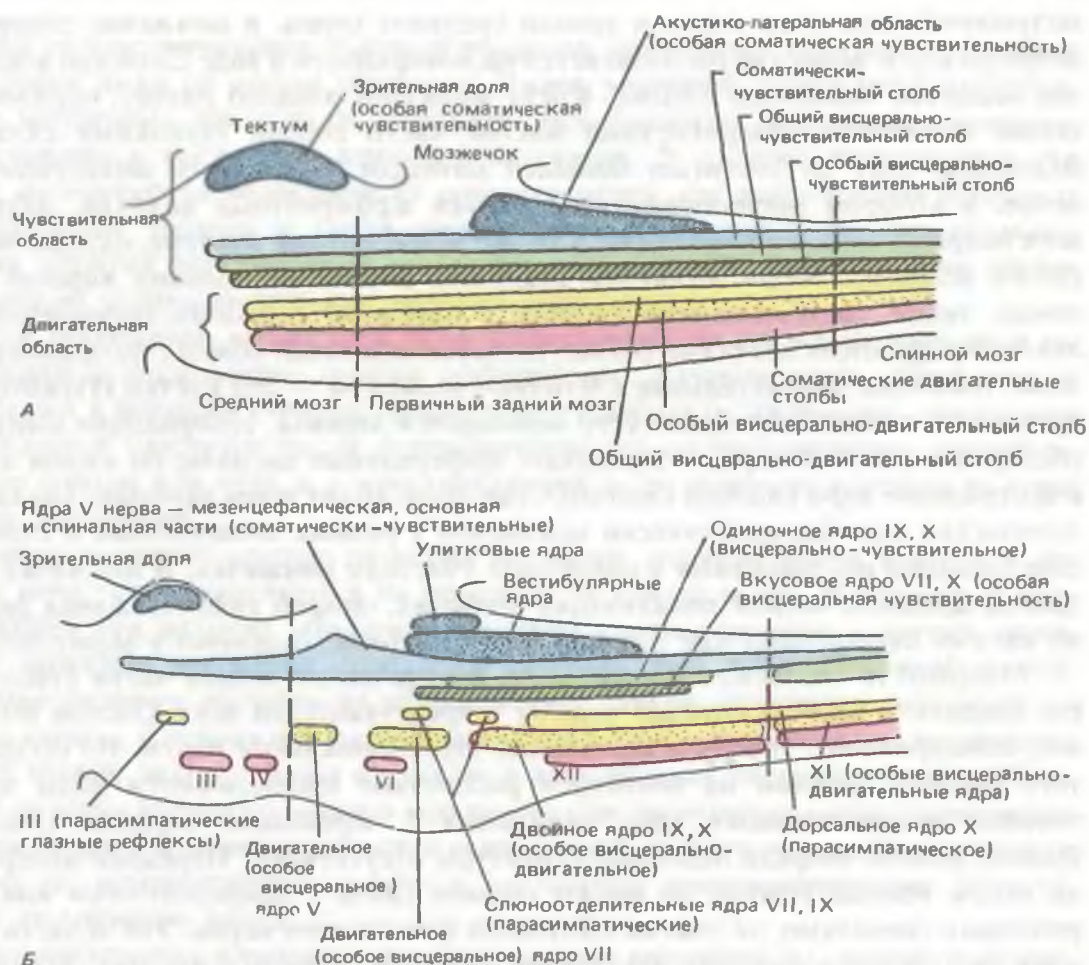


Рис. 423. Схемы областей среднего и заднего мозга. Вид сбоку. Показано расположение чувствительных и двигательных ядер. Соматически-чувствительные ядра обозначены голубым цветом; особые соматически-чувствительные ядра выделены точками; висцерально-чувствительные — окрашены в зеленый цвет; особые висцерально-чувствительные — заштрихованы; висцерально-двигательные обозначены желтым; особые висцерально-двигательные выделены точками; соматически-двигательные выделены красным. **А.** Гипотетическая примитивная стадия, на которой центры ствола мозга непрерывно продолжались один в другой и в столбы спинного мозга. Однако надо полагать, что даже на этой стадии должны были существовать специальные соматические центры для глаза и уха. Спинной мозг имеет специальный висцерально-двигательный столб для жаберных мышц. **Б.** Аналогичная схема, отражающая состояние, наблюдаемое у млекопитающих. Соматически-чувствительный столб в целом еще сохраняет непрерывность (он связан практически исключительно с V нервом), но прочие столбы разбиты на отдельные ядра. Висцерально-чувствительный столб включает регулярное висцеральное ядро (преимущественно для афферентных волокон, которые приходят от внутренних органов в составе блуждающего нерва) и особое ядро для восприятия одного из важных чувств — вкуса. Эфферентные висцеральные ядра представлены мелкими передними центрами, осуществляющими автономные глазные рефлексы и контролирующими слюнные железы, а также крупным ядром, откуда в составе блуждающего нерва парасимпатические волокна направляются к внутренностям. Важную роль играют висцерально-двигательные ядра, связанные с нервами V, VII и IX, X (двойное). Соматически-двигательный столб включает мелкие ядра для глазных мышц спереди и крупное подъязычное ядро позади.



Рис. 424. Сагиттальный разрез промежуточного мозга *Sphenodon*, выполненный для демонстрации различных структур в области третьего желудочка. Передний конец слева. (По Gisi.)

гательных волокон (пирамидные пути, нисходящие из полушарий), образующие ножки большого мозга (*cirga cerebri*).

В среднем мозге серое вещество, лежащее выше водопровода, образует мощное утолщение, так называемый **тектум (крышу) среднего мозга** (*tectum*); более тонкие участки серого вещества в боковых стенках принято называть **теgmentумом** или **покрышкой** (*tegmentum*).

Среди образований, замыкающих третий желудочек, переднюю стенку занимает **концевая пластинка** (*lamina terminalis*), которой оканчивается ствол мозга; для удобства ее искусственно относят к конечному мозгу, а остальные стенки считают частями промежуточного мозга. Описываемые ниже дополнительные структуры располагаются в крыше и дне промежуточного мозга; главная масса этого отдела сосредоточена в боковых стенках желудочка, серое вещество которых вмещает различные ядра. Для этих боковых стенок используют общее название **зрительный бугор** или **таламус** (*thalamus*); последний термин, означающий по-гречески брачное ложе, был выбран из-за того, что промежуточный мозг образует некое основание, на котором у высших позвоночных покоятся большие полушария мозга. Дорсальная и вентральная части промежуточного мозга (крыша и дно) получили названия **эпиталамус** (*epithalamus*) и **гипоталамус** (*hypothalamus*). Утолщенные части гипоталамуса могут образовывать наружные вздутия, например нижние доли у рыб (*lobi inferiores*, рис. 412) или латеральные доли (*lobi laterales*) у амфибий и рептилий. Сам зрительный бугор также делится в соответствии с набором заключенных здесь центров на дорсальную и вентральную части (соответственно *thalamus dorsalis* и *thalamus ventralis*).

Крыша третьего желудочка почти на всем своем протяжении тонка и не содержит нейронов. Она формирует ряд различного рода выростов. Впереди всех в этой части крыши, принадлежащей конечному мозгу, у зародышей большинства позвоночных вырастает вверх тонкостенный мешок, или **парафиз** (*paraphysis*); у взрослых особей это образование чаще всего исчезает (но не всегда; см. рис. 424). О функциях парафиза нам известно лишь то, что он может продуцировать гликоген, поступающий затем в цереброспинальную жидкость. По соседству с этим мешком в передней части тонкой крыши промежуточного или конечного мозга располагается область **переднего сосудистого сплетения** (*plexus chorioideus ante-*

rior). У представителей высших классов позвоночных это сплетение в типичном случае втянуто в полости желудочков (непарного и боковых), между тем как у низших групп оно часто представляет собой вывернутый наружу дорсальный мешок. Дальше назад в крыше промежуточного мозга могут развиваться одна или две непарные стебельчатые глазоподобные структуры — пинеальный орган (эпифиз) позади и париетальный (или парапинеальный) орган перед ним, которые рассматриваются в другой главе (см. т. 2, с. 227). Между этими образованиями и сосудистым сплетением вниз, в полость желудочка, может вдаваться так называемый поперечный мозговой парус (*velum transversum*).

В передней части дна промежуточного мозга располагается очень заметное образование — зрительный перекрест (*chiasma opticum*). В задней части у большинства рыб находится сосудистый мешок (*saccus vasculosus*) или инфундибулярный орган — тонкостенный пузырь, порой достигающий значительных размеров. Он содержит нейросенсорные клетки и, как принято считать, регистрирует давление жидкости в желудочках мозга; можно отметить, что этот мешок лучше всего развит у глубоководных рыб (рис. 412). Под промежуточным мозгом располагается гипофиз (*hypophysis cerebri, glandula pituitaria*) — важнейший элемент эндокринной системы организма; он рассматривается в гл. 17.

У низших позвоночных развитие крупных ассоциативных центров в переднем отделе ствола мозга, по всей видимости, связано в значительной степени с глазами — точно так же, как развитие мозжечка в заднем мозге связано с акустико-латеральной системой, а переднего мозга — с органом обоняния. Зрительные нервы входят спереди и снизу в перекрест. Однако у всех позвоночных, исключая лишь млекопитающих, большая часть зрительных волокон не задерживается в промежуточном мозге, а следует почти в полном составе вверх и назад к крыше среднего мозга, где располагается первичный зрительный центр. Крыша среднего мозга, или тектум, уже на ранних этапах эволюции позвоночных стал местом локализации одного из важнейших ассоциативных центров. У рыб и амфибий этот отдел мозга, судя по всему, играет доминирующую роль, однако у амниот его значение постепенно снижается параллельно с нарастающим развитием полушарий большого мозга (см. рис. 432—434).

Центр этот развился в связи со зрительным восприятием. Его большая часть развивается как пара зрительных долей (*lobi optici*), размер которых варьирует в зависимости от степени развития глаз и становится особенно значительным у птиц и многих костистых рыб. Гистологическое строение зрительных долей у позвоночных, за исключением млекопитающих, весьма сложно и характеризуется наличием последовательных слоев клеток и волокон, что придает им структурный облик, в значительной мере напоминающий пластинчатое серое вещество коры мозжечка или больших полушарий. По всей видимости, наблюдаемая картина строения сложилась здесь примерно таким же образом, как у нас — серое вещество коры большого мозга.

Скорее всего присутствие этого зрительного центра в области тектума у низших позвоночных обусловило привлечение в этот отдел стимулов из других сенсорных областей. Сюда волокна идут из акустико-латеральной области, из соматического сенсорного столба и из обонятельной области через промежуточный мозг; развиты и связи с мозжечком. Здесь собираются и обра-

батываются сенсорные сигналы из всех соматических источников, здесь же зарождаются и двигательные ответы. Первоначально эти двигательные сигналы, по-видимому, переключались в ретикулярной формации, лежащей вентральнее, в области покрывки среднего мозга. Однако у амфибий и рептилий образовались и прямые двигательные пучки, сформировались особые пути, ведущие из тектума к двигательным столбам стволов головного и спинного мозга.

У рыб и амфибий тектум можно в полном смысле слова назвать «сердцем» нервной системы: это центр, оказывающий преобладающее влияние на деятельность организма. У рептилий и птиц эта область все еще сохраняет огромное значение, однако с ней начинают успешно соперничать, особенно у птиц, вышележащие центры больших полушарий.

У млекопитающих тектум претерпевает существенную редукцию, и его значение падает; большую часть функций этого отдела принимает на себя серое вещество больших полушарий, а большая часть сенсорных сигналов, интегрируемых средним мозгом низших позвоночных, у млекопитающих направляется в полушария. Основные слуховые и прочие соматические сенсорные сигналы, достигающие среднего мозга, у млекопитающих переключаются по пути в таламусе и идут в полушария. Необходимо особенно отметить, что у млекопитающих лишь немногие из числа зрительных волокон следуют по своему первоначальному пути в средний мозг; основная масса прерывается в таламусе, и зрительные сигналы переправляются вперед, к полушариям. В определенной степени тектум еще продолжает служить в качестве центра зрительных и слуховых рефлексов. У млекопитающих он принимает форму четырех небольших вздутий на крыше среднего мозга — **четверохолмия** (*corpora quadrigemina*). Из них передняя пара — **верхние холмы** (*colliculi superiores*) — осуществляет зрительные рефлексы и соответствует зрительным долям низших позвоночных. У амфибий по мере развития слуховых функций уха с каждой стороны среднего мозга развиваются вторичные слуховые центры, прилегающие к зрительному тектуму. Последние превращаются в заднюю пару **бугорков четверохолмия** (*colliculi inferiores*), которые у ряда групп млекопитающих достигают значительных размеров; они играют роль передающего центра для слуховых сигналов на их пути в таламус, а затем и в большие полушария.

Область стенки среднего мозга, называемая покрывкой, представляет собой в основном переднее продолжение двигательных областей продолговатого мозга. Поэтому она и функционирует как отдел, в котором различные импульсы из промежуточного мозга, тектума и мозжечка координируются и передаются вниз к двигательным ядрам ствола мозга и спинного мозга. У представителей низших групп позвоночных он состоит главным образом из довольно рыхлых рядов нервных клеток и волокон ретикулярной системы (см. т. 2, с. 287). Однако в некоторых случаях могут быть сформированы и хорошо обособленные ядра; например, мы можем отметить наличие у млекопитающих в этой области так называемого **красного ядра** (*nucleus ruber*), в котором осуществляется переключение эфферентных сигналов из мозжечка.

Эпиталамус не имеет большого значения как мозговой центр. Можно отметить, что здесь у всех позвоночных имеется так называемый **ганглий уздечки**, или **габенулярный** (*ganglion habenulae*); это группа мелких ядер, передающих обонятельные стимулы на их пути назад из полушарий в ствол мозга. Мы уже

упоминали, что из этого участка возникают парафиз, переднее сосудистое сплетение, а также pineальный и париетальный (парапинеальный) органы.

В гипоталамусе располагаются обонятельные центры, среди которых заслуживает упоминания **серый бугор** (*tuber cinereum*), а у млекопитающих — **сосцевидные тела** (*corpora mamillaria*), соседствующие с гипофизарной областью. Однако главная его функция — роль висцерального центра; другие главные центры носят почти исключительно соматический характер. Многие висцеральные нервные функции выполняются за счет рефлексов спинного или продолговатого мозга, а гипоталамус у всех классов позвоночных служит главным интегративным центром висцеральной деятельности организма: он имеет нервные связи с автономными центрами ствола мозга и спинного мозга. В различные ядра этой области поступают сигналы от органов обоняния и вкуса, а также сенсорные импульсы из всевозможных висцеральных структур организма. Особенно важное значение имеют связи с чисто обонятельными участками больших полушарий; восприятие запахов играет огромную роль в активности висцеральных отделов нервной системы. Эти ядра связаны нисходящими путями с лежащими позади них центрами автономной нервной системы. Гипоталамус вовлечен в регуляцию деятельности гипофиза; как отмечено в следующей главе, некоторые гормоны гипофиза в действительности синтезируются гипоталамическими ядрами, откуда передаются в его нервную долю. Диапазон регуляторных функций гипоталамуса выяснен пока не полностью. Интересно, однако, что регуляция, к примеру, температуры тела у рептилий, птиц и млекопитающих обеспечивается чувствительным «термостатом», лежащим в гипоталамусе, и что у млекопитающих частота сердечных сокращений, интенсивность дыхания, кровяное давление, сон и деятельность кишечника регулируются гипоталамусом или во всяком случае находятся под его влиянием.

Сам таламус у низших классов позвоночных представляет собой достаточно скромную по значению область. Его вентральная двигательная часть может рассматриваться как передний форпост двигательного ствола; во всех классах позвоночных здесь лежит центр координации движений, а кроме того — центр переключения двигательного пути, ведущего от базальных ядер больших полушарий назад в ствол мозга.

У низших позвоночных дорсальный, сенсорный, отдел таламуса, по всей видимости, представляет собой попросту переднее продолжение сенсорных корреляционных участков, связанное с областью тектума среднего мозга. Значение его возрастает пропорционально степени развития ассоциативных центров в больших полушариях. Даже у примитивных позвоночных из ствола мозга, и особенно из ретикулярной системы, значительный объем сенсорной информации может поступать через таламическую область переключения в большие полушария, где осуществляется ее синтез с обонятельными сигналами. У амниот при их высокой степени развития ассоциативных центров в полушариях хорошо развиты и ядра дорсального таламуса, где переключаются восходящие сенсорные пути. Вершины своего развития таламус достигает у млекопитающих (при этом ассоциативный центр тектума практически остается без работы). У млекопитающих вся соматическая сенсорная информация направляется в серое вещество коры больших полушарий, и весь этот сенсорный материал (разумеется, за исключением обонятельных импульсов) переключается на своем

пути следования в дорсальном таламусе. Заметным элементом структуры этого участка являются латеральное коленчатое тело (*corpus geniculatum laterale*) и подушка (*pulvinar*), откуда зрительные сигналы передаются выше, к полушариям; медиальное коленчатое тело (*corpus geniculatum mediale*), где переключаются слуховые сигналы, и вентральное ядро (*nucleus ventralis*), передающее сенсорные импульсы соматического происхождения.

БОЛЬШОЙ МОЗГ И ЕГО ПОЛУШАРИЯ¹. Эволюция полушарий большого мозга — одна из наиболее впечатляющих страниц сравнительной анатомии. Эти парные выросты переднего отдела мозга возникают, по-видимому, главным образом (а быть может, и исключительно) в связи с обонятельной рецепцией. Уже на ранних этапах эволюции тетрапод они превращаются в крупные и важные центры корреляции сенсорных сигналов; ко времени, когда появились млекопитающие, сильно разросшаяся поверхность полушарий стала доминирующим ассоциативным центром, местом локализации высшей умственной деятельности. Развитие центров, имеющих столь большое значение, в этом переднем первоначально обонятельном участке мозга является важным свидетельством той огромной роли, которую играло чувство обоняния у позвоночных в целом. Акустико-латеральная система и глаза, как мы уже видели, были теми органами чувств, на базе которых в ранние эпохи эволюции позвоночных сформировались важнейшие коррелятивные механизмы, но в итоге на первом месте оказалось обоняние. Запахи не так много значат в жизни высших приматов, в том числе и человека. Но если пойти вниз по пути, ведущему к нашим предкам — ранним млекопитающим, — а затем спуститься еще ниже к их древним позвоночным предкам, то окажется, что обоняние было главнейшим каналом, через который животные получали сведения об окружающем мире. Поэтому вполне естественно, что обонятельные центры мозга и послужили тем основанием, на котором впоследствии сложились высшие коррелятивные и ассоциативные механизмы.

Судя по всему, нервная трубка самых первых позвоночных была, подобно таковой ланцетника, единой непарной структурой на всем протяжении до самого переднего конца; полость конечного мозга представляла собой срединный непарный концевой желудочек — точно так же, как на ранних стадиях развития любого позвоночного. Считается, что у всех позвоночных самая передняя часть стенки третьего желудочка относится к конечному мозгу, но у четвероногих большая часть этого отдела мозга состоит из хорошо обособленных парных структур — тканей, окружающих латеральные желудочки (*ventriculi laterales*). Круглоротые и большинство рыб (хрящевые, лучеперые) демонстрируют переходное состояние, поскольку у них конечный мозг на протяжении определенной части своей длины имеет единую полость желудочка, раздвоенную только у переднего конца.

Уже у самых низших из ныне живущих позвоночных — круглоротых — каждая из половинок конечного мозга подразделена еще на две части — обонятельную луковицу (*bulbus olfactorius*) и полушарие большого мозга (*hemisphaerium cerebri*). Луковица представляет собой концевое утолщение, в котором за-

¹ В соответствии с традициями медицинской анатомии головной мозг принято делить на большой мозг (*cerebrum*), мозжечок и ствол мозга.

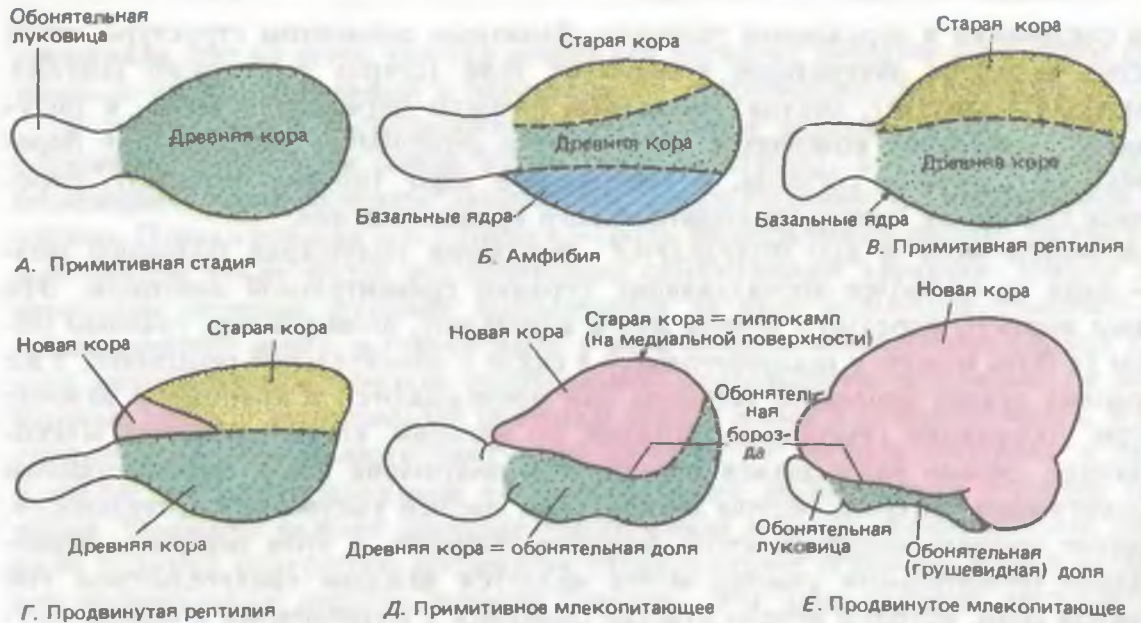


Рис. 425. Схемы, отражающие прогрессивное развитие полушарий конечного мозга (см. также рис. 426). Показано левое полушарие с обонятельной луковицей (вид сбоку). А. Полушарие представляет собой всего-навсего обонятельную долю. Б. Дифференцируются дорсальный отдел — первичная кора (= гиппокамп) и вентральный отдел — базальные ядра (полосатое тело). В. Базальные ядра переместились во внутреннюю область полушария. Г. Появляется небольшой участок, представляющий собой новую кору (у многих пресмыкающихся). Д. Первичная кора оттесняется на медиальную поверхность полушария, но новая кора все еще имеет скромные размеры, и под обонятельной бороздой сохраняются значительно развитые обонятельные отделы. Такое состояние характерно для примитивных млекопитающих. Е. Примитивный обонятельный отдел сохраняется только в вентральной области, и новая кора достигает чрезвычайно сильного развития — состояние, характерное для высокоорганизованных млекопитающих. Различные отделы полушарий большого мозга, отличающиеся друг от друга цитологически, окрашены по-разному.

канчиваются волокна обонятельного нерва; размеры луковицы варьируют в зависимости от остроты обоняния; например, они очень невелики у птиц. Здесь помещается первичное обонятельное ядро. Из клеток этого ядра волокна идут назад (иногда по пути переключаясь) и расходятся в разные участки полушария. В зависимости от формы головы и черепной коробки обонятельная луковица и полушарие могут либо находиться в тесном контакте, либо быть обособлены друг от друга; в последнем случае между ними замечен обонятельный тракт, или стебелек (*tractus, s. pedunculus olfactorius*).

В примитивном состоянии, как мы это видим сейчас у круглоротых, полушарие представляет собой в основном обонятельную долю (*lobus olfactorius*) — область, где собираются обонятельные сигналы, а выработанные ольфакторные реакции переключаются на вышестоящие центры для корреляции с другими сенсорными импульсами (рис. 425, А; 426, А). На этом уровне развития из ствола мозга в полушария для корреляции сигналов восходит сравнительно не много волокон, хотя последние работы указывают, что функции полушарий не исчерпываются лишь обонятельными, как думали прежде. В целом нервные пучки, идущие от обонятельных участков, следуют двумя путями: воло-

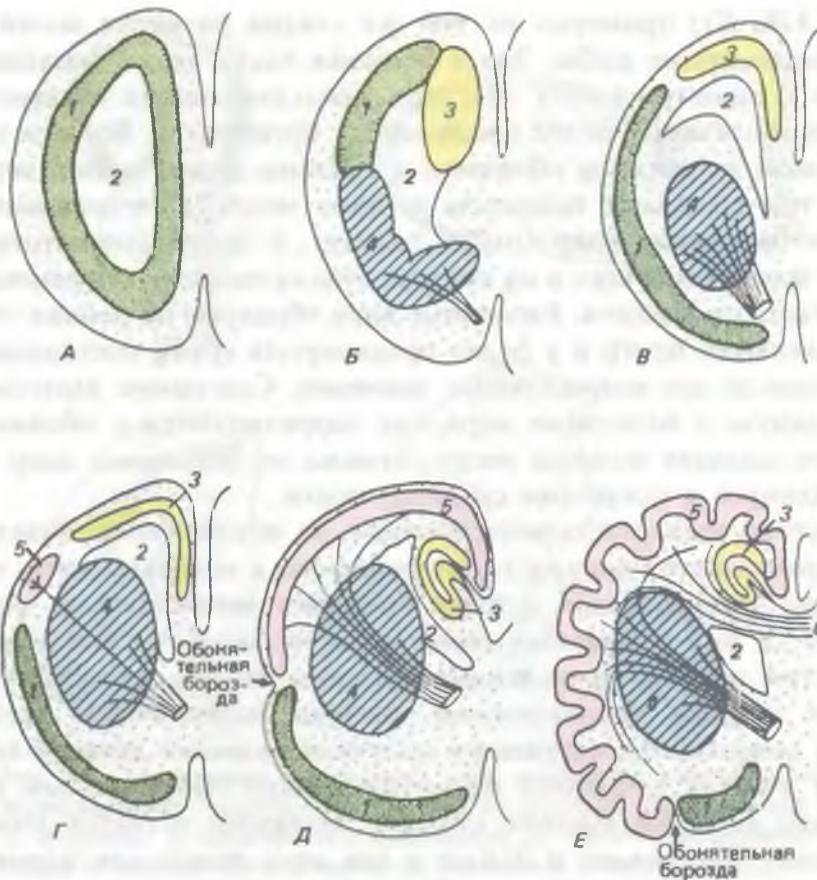


Рис. 426. Схематизированные срезы через левое полушарие конечного мозга (приведены для иллюстрации эволюционных преобразований полосатого тела и коры полушарий конечного мозга). **А.** Прimitивная стадия. Полушарие, по сути дела, представляет собой обонятельную долю. Слабо дифференцированное серое вещество располагается внутри мозга. **Б.** Стадия, наблюдаемая у современных амфибий. Серое вещество помещается все еще далеко от наружной поверхности, но уже подразделено на древнюю кору (= обонятельная доля), старую кору (= гиппокамп) и базальные ядра (= полосатое тело). Последнее приобретает значение ассоциативного центра, имеющего афферентные и эфферентные связи с таламусом (изображены линиями, символизирующими перерезанные пучки волокон). **В.** Более продвинутая стадия, на которой базальные ядра погружаются внутрь полушария, тогда как отделы коры несколько продвинулись кнаружи. **Г.** Стадия, на которой находятся продвинутые рептилии. Появляется зачаточная новая кора. **Д.** Стадия примитивного млекопитающего. Новая кора увеличилась. Она имеет обширные связи со стволом мозга. Старая кора на медиальной поверхности полушария заворачивается в качестве гиппокампа. Древняя кора пока еще сильно развита. **Е.** Высокоорганизованное млекопитающее. Новая кора чрезвычайно разрастается и собирается в складки. Древняя кора занимает ограниченную вентральную область, представляя собой грушевидную долю. Развивается мозолистое тело — мощная перемычка, соединяющая области новой коры двух полушарий. 1 — древняя кора; 2 — желудочек; 3 — старая кора; 4 — базальные ядра; 5 — новая кора; 6 — мозолистое тело. Цветовые обозначения такие же, как на рис. 425.

на, идущие вентрально, оканчиваются в висцеральных центрах гипоталамуса, идущие дорсально, следуют через габенулярные ядра эпителиамуса в тектум или двигательные участки ствола мозга.

На более продвинутой, хотя также еще примитивной стадии стоят амфибии

(рис. 425, Б; 426, Б); примерно на той же стадии развития мозга находятся акулы и двоякодышащие рыбы. Здесь большая часть ткани полушарий может быть отнесена к одному из трех участков, представляющих интерес благодаря их дальнейшей эволюции у более продвинутых организмов. Все эти три области получают сигналы от органов обоняния и связаны между собой нервными волокнами; все три посылают импульсы в ствол мозга. С вентральной стороны лежит область **базальных ядер** (*nuclei basales*), в целом соответствующая полосатому телу млекопитающих и на высших этапах эволюции перемещающаяся в центральную часть полушария. Базальные ядра образуют на ранних стадиях эволюции коррелятивный центр и у более продвинутых групп постепенно приобретают в этом смысле все возрастающее значение. Сенсорные импульсы направляются из таламуса в базальные ядра, где коррелируются с обонятельной информацией; нисходящие волокна несут сигналы от базальных ядер к центрам, лежащим в таламусе и покрывке среднего мозга.

Серое вещество всех участков полушария, за исключением базальных ядер, постепенно перемещается наружу по направлению к поверхности и, таким образом, постепенно превращается в кору большого мозга (*cortex cerebri*), или плащ (*pallium*). У рыб и амфибий серое вещество остается в основном внутри, однако, несмотря на это, приведенные термины можно употреблять и здесь в свете более поздней эволюционной истории позвоночных. Полоса ткани вдоль боковой поверхности полушария получила название **древней коры** (*paleo-pallium*). Этот участок сохраняет преимущественно обонятельный характер, и область древней коры на высших стадиях эволюции остается участком обонятельных долей. Дорсальнее и ближе к оси тела лежит так называемая **старая кора** (*archipallium*), источник образования гиппокампа млекопитающих. Этот участок у всех четвероногих в определенной, хотя и малой, степени является коррелятивным центром, принимая восходящие волокна из промежуточного мозга, а также волокна из обонятельной луковицы и обонятельной доли; по всей видимости, он связан с эмоциональным поведением. Нервный путь из этого участка в гипоталамус составляет основной элемент пучка волокон, называемого у млекопитающих сводом (*fornix*).

Сильно уклоняющийся, «эвертированный» («вывернутый») тип переднего мозга характерен для большинства костистых рыб (рис. 427). У них серое вещество полушарий сосредоточено в нижних и внутренних частях за счет латерального, а затем и вентрального разрастания исходно дорсальных участков; в результате образовались массивные структуры, вдающиеся в желудочки снизу. Эти образования включают и базальные ядра, или полосатое тело, и лежащие над ними ткани, представляющие собой участки плаща, которые у некоторых костистых рыб включают кору сложного строения. Крыша полушарий представлена лишь тонкой мембраной, не содержащей нервных элементов. Подобная картина типична для костистых рыб и встречается, кроме того, у более примитивных лучеперых (в том числе у многопера). Как и следовало ожидать, учитывая, что у четвероногих подобная структура не наблюдается, двоякодышащим рыбам присущи нормальные, а не вывернутые полушария; однако единственный ныне живущий представитель целакантов — достаточно уклоняющаяся латимерия — демонстрирует довольно странное промежуточное состояние мозга.

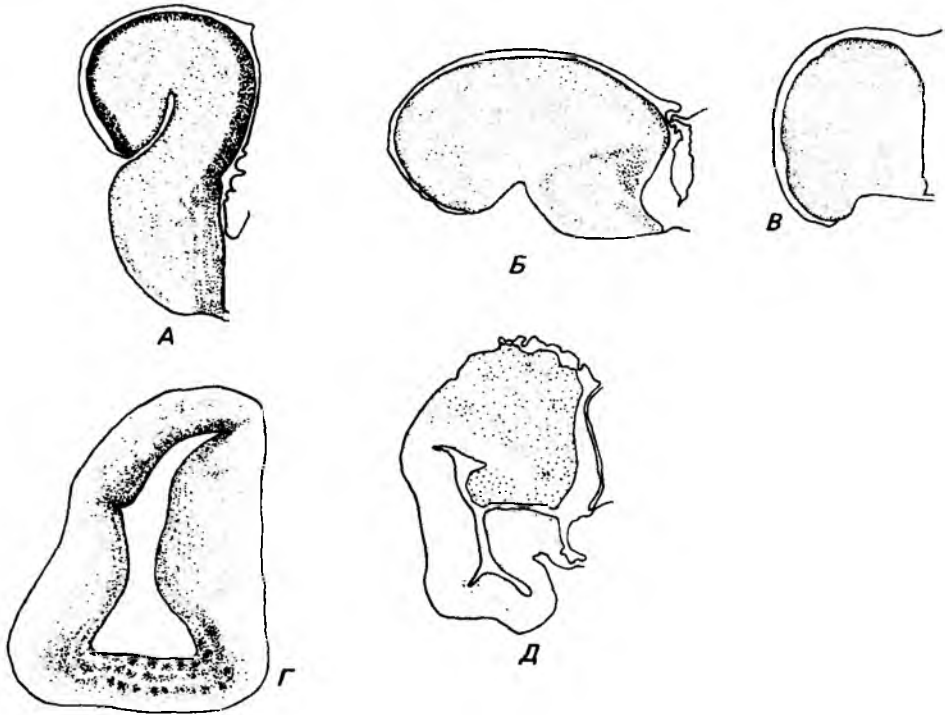


Рис. 427. Поперечные срезы через одно полушарие конечного мозга у различных представителей Osteichthyes. На каждом из рисунков средняя линия находится справа. А. *Polypterus* — представитель Chondrostei. Б. *Amia* — представитель Holostei. В. *Carassius* — представитель Teleostei. Г. *Protopterus* — двоякодышащая рыба. Д. *Latimeria* — кистеперая рыба. У двоякодышащей рыбы полушария большого мозга напоминают полушария амфибий (см. рис. 426, Б). У всех лучеперых рыб и в меньшей степени у *Latimeria* дорсальная стенка полушария перепончатая, желудочек смещен дорсально, а дорсальные и латеральные области большого мозга заворачиваются латерально, а затем вентрально. Такое состояние именуется «эвертированным». (По Nieuwenhuys, Kuhlenbeck.)

У рептилий полушария находятся в более продвинутом, чем у амфибий, состоянии как в отношении сложности организации, так и по относительным размерам в сравнении с другими частями мозга. Дорсальная и боковая стенки полушарий в целом характеризуются по существу примитивной организацией участков плаща, но часть серого вещества разрослась наружу, в направлении поверхности. Базальные ядра имеют крупный размер и переместились внутрь полушарий, заняв довольно большое пространство на дне. Мощные нервные пучки тянутся к базальным ядрам из таламуса, а также назад из базальных ядер в ствол мозга; очевидно, что базальные ядра представляют собой важные центры корреляции.

У птиц (рис. 428, А) полушария увеличены еще сильнее. Тем не менее, их эволюционное развитие протекало в корне по-другому, чем у млекопитающих. Как и у костистых рыб, здесь в связи с общей сильной редукцией обоняния наблюдается относительно слабое развитие коры полушарий; участок древней коры очень невелик; характерно весьма умеренное развитие области старой коры, которая расположена в задней медиальной части полушарий; участки, соответствующие описанной ниже новой коре млекопитающих, утолщены и обра-

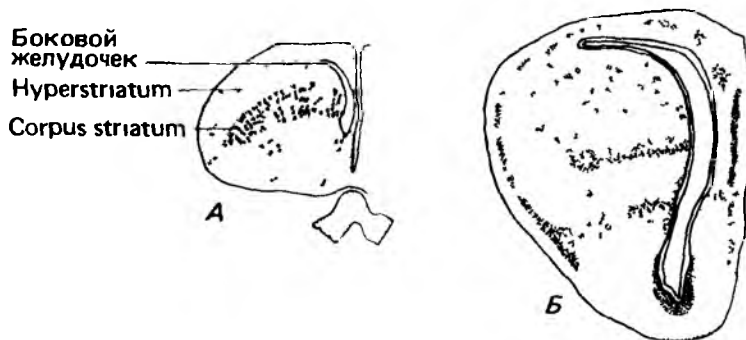


Рис. 428 Поперечные срезы через полушарие конечного мозга воробья (А) и аллигатора (Б). У птиц базальные ядра образуют сильно разросшееся полосатое тело (corpus striatum) и поверх него гиперстриатум (hyperstriatum). Эта последняя структура эквивалентна новой коре млекопитающих. У аллигатора наблюдается некоторое сходство, но в целом строение полушария ближе к «нормальному» (По Kappers, Huber, Crosby).

зуют вместе с необычайно разросшимися базальными ганглиями, или полосатым телом, крупный вырост, вдающийся в вентролатеральную область желудочка. Собственно полосатое тело представляет собой обширную сплошную и сложно организованную массу клеток и волокон, занимающую почти все внутреннее пространство полушария. Птицы замечательны тем, что выработали сложные системы стереотипных поведенческих реакций, которые могут быть использованы в очень широком наборе ситуаций. Предположительно эти реакции локализованы в полосатом теле, достигающем столь высокого уровня развития. Однако у многих птиц (особенно это заметно у вороны и ворона) в дополнение к этим врожденным стереотипам известны и замечательные способности к обучению на основе индивидуального опыта. У млекопитающих память и обучение связаны с корой большого мозга; у птиц, как это было экспериментально доказано, подобные способности связаны с областью, называемой гиперстриатум (hyperstriatum). Экстирпация этой области, и прежде всего самой верхней ее части, нарушает память птицы и ее способность обучаться, тогда как нормальные рефлекторные реакции полностью сохраняются. Новейшие работы свидетельствуют о том, что эта область действительно является гомологом новой коры млекопитающих и что подобные структуры встречаются у многих рептилий.

Первые слабые намеки на развитие коры по типу млекопитающих можно усмотреть у ряда рептилий (рис. 425, Г; 426, Г). У этих форм в полушариях между древней и старой корой располагается небольшой участок поверхностного серого вещества нового типа — область новой коры (neopallium). Уже в самом начале своей эволюции этот участок представляет собой ассоциативный центр, принимающий, подобно базальным ядрам, волокна, которые переключают на него сенсорные сигналы из ствола мозга и, наоборот, передают команды непосредственно в двигательные столбы.

Эволюционная история мозга млекопитающих — это, по сути дела, история экспансии и усложнения новой коры. Полушария большого мозга достигают такой величины, что их объем становится больше, чем объем всех прочих частей мозга, причем это происходит главным образом за счет роста новой коры; полу-

шария доминируют и в функциональном отношении. Это доминирование заметно у всех млекопитающих, но особенно ярко оно выражено у ряда продвинутых форм, прежде всего у человека. Даже у более примитивных млекопитающих (рис. 425, Д; 426, Д) новая кора разрастается за пределы крыши и боковых стенок полушария. Она вытесняет старую кору на медиальную поверхность; область древней коры ограничена вентролатеральной частью полушарий, расположенной ниже носовой борозды, или щели (*fissura rhinalis*) — канавки, которая представляет собой границу между обонятельной и необонятельной областями коры. При дальнейшем разрастании новой коры (рис. 425, Е; 426, Е) старая кора погружается в медиальную часть полушария, помещаясь в глубине складки в виде так называемого гиппокампа (*hippocampus*)¹, а обонятельная доля, в состав которой входит древняя кора, теперь образует лишь маленький участок на вентральной поверхности полушария — грушевидную долю (*lobus piriformis*). Полосатое тело сохраняется в качестве центра переключения для стереотипных, более автоматизированных форм поведения.

По мере своего развития в процессе эволюции млекопитающих новая кора берет на себя функции центра вновь возникающих высших типов нервной деятельности в области корреляции и ассоциации, а кроме того, начинает выполнять многие функции, принадлежавшие ранее центрам ствола мозга и базальных ядер. Утрачивает свое бывшее значение тектум среднего мозга, оставаясь лишь рефлекторным и передаточным центром. Слуховые функции и прочие соматические сенсорные импульсы передаются вперед к таламусу, здесь прерывается большая часть зрительных волокон, и все эти сигналы передаются из таламуса в полушария по мощным нервным пучкам. Мы уже видели, что таламические связи подобного типа с базальными ядрами возникли еще у более низко организованных групп позвоночных, а у птиц вместе с этим доминирующим отделом мозга сформировались мощные передающие пути. Однако у млекопитающих большая часть этих волокон проходит насквозь через базальные ядра, называемые здесь полосатым телом (*corpus striatum*)², а затем расходится к поверхности новой коры. Таким образом, сюда стекаются все сенсорные данные, и на этой основе в коре принимаются соответствующие двигательные «решения». Как упоминалось выше (см. т. 2, с. 296), часть сигналов передается из коры в мозжечок через мост и обеспечивает необходимые регуляторные эффекты. У коры полушарий имеются также связи с полосатым телом и даже с гипоталамусом и тем самым с автономной нервной системой. Однако основная масса двигательных команд направляется из коры по пирамидному пути (*tractus corticospinalis*) — нервному пучку, который непосредственно, без переключений, идет от новой коры к соматическим двигательным областям ствола мозга и спинного мозга; эта особенность ярко демонстрирует доминирующее положение коры больших полушарий у млекопитающих.

В процессе разрастания большие полушария стремятся закрыть и охватить все остальные части мозга. У примитивных млекопитающих (рис. 416, А) большой мозг оставляет большую часть среднего мозга открытой, однако у боль-

¹ Гиппокамп назван так потому, что на разрезе он напоминает свернутый спиралью хвост морского конька.

² Это название связано с тем, что пучки волокон, проходя через серое вещество базальных ядер, создают полосатый рисунок.



Рис. 429 Желудочки мозга у высокоорганизованного млекопитающего (*Homo*) Вид сбоку с левой стороны. Желудочки представлены в виде отливки, а ткани мозга не изображены. С разрастанием полушария конечного мозга боковой желудочек распространился назад с образованием заднего рога в затылочной доле, а в своей боковой части — вниз и вперед с образованием бокового рога в височной доле. Подобные разрастания, направленные назад и вниз, привели к изменениям в расположении различных частей мозга. Гиппокамп, развившийся в дорсальном положении на медиальной поверхности полушария (см. рис. 426, E), у высокоразвитых млекопитающих переместился назад и вниз в вентральное положение.

шинства ныне живущих млекопитающих (как на рис. 414, B) средний мозг и часть мозжечка закрыты. Парные желудочки и более примитивные участки, сильнее связанные с обонянием (обонятельная луковица, грушевидная доля, гиппокамп, связанные с ними нервные пучки и ядра), были оттеснены и деформированы увеличивающимися полушариями, так что их нынешний облик трудно даже сравнить с тем состоянием, что наблюдалось у обладателей более низко организованного и простого мозга (рис. 429).

Поскольку новая кора в сущности представляет собой тонкий листок слоистого клеточного материала, под которым лежит белая волокнистая масса большого мозга, простое увеличение объема полушарий не может осуществить разрастание коры, так сказать, в ногу с увеличением объема волокон; обязательно возникают складки поверхности. У мелких или примитивных млекопитающих поверхность новой коры часто гладкая; у крупных и более продвинутых форм она, как правило, покрыта многочисленными складками; образование складок и борозд сильно увеличивает площадь поверхности. Такой тип складчатой поверхности многократно возникал в разных эволюционных стволах млекопитающих. Об этом ясно свидетельствует палеонтологическая летопись, поскольку полость черепа у представителей этого класса обычно весьма точно отражает форму заключенного в ней мозга (рис. 430). Складки называются *извилинами* (*gyri*), щели между ними — *бороздами* (*sulci*). Эти образования являются хорошо заметными границами участков на поверхности мозга, и раньше считали, что в некоторых случаях они обозначают морфологические границы, соответствующие определенным областям коры. Однако дальнейшие исследования показали (если не считать носовой борозды и в какой-то мере центральной борозды у приматов) отсутствие фиксированной связи между распределением складчатости и структурным подразделением коры.

У человека полушария особенно часто принято описывать как структуры, состоящие из нескольких долей: лобной доли (*lobus frontalis*), лежащей спереди, теменной доли (*lobus parietalis*) на вершине, затылочной доли (*lobus occipitalis*)

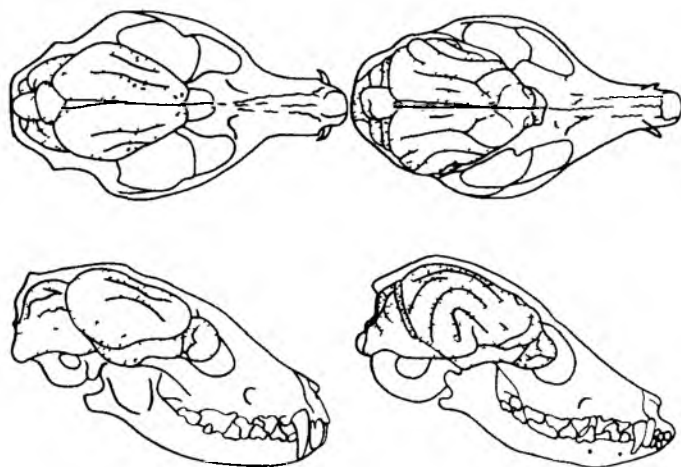


Рис. 430. Расположение мозга (обозначен точками) в черепе у ископаемого и ныне живущего представителей собачьих. Заметно увеличение размеров и усложнение мозга, в особенности полушарий конечного мозга. *Hesperocyon* (слева) — это олигоценовая форма, жившая приблизительно 30 млн. лет назад. *Fennecus* (справа) — это современная лисоподобная форма сходных размеров. Собственно мозг, конечно же, не сохраняется в ископаемом состоянии, но форма полости черепа позволяет достаточно подробно воссоздать его строение. (По Radinsky.)

на задней стороне и височной доли (lobus temporalis) сбоку. Эти обозначения, однако, имеют чисто топографический смысл и, что касается архитектоники или функций областей коры, не имеют каких-либо определенных соответствий.

Серое вещество новой коры характеризуется сложным гистологическим строением. У плацентарных млекопитающих выделяются шесть лежащих друг над другом слоев клеток и внедряющихся между ними волокон; это сильно отличается новую кору от участков древней и старой коры, где можно различить лишь от двух до четырех слоев клеток. Согласно существующим оценкам, у некоторых млекопитающих, имеющих особенно крупный мозг, число клеток новой коры может достигать миллиардов. Белое вещество, расположенное под серым, помимо веера связей, идущих от коры к нижележащим отделам мозга и обратно, включает огромное количество переплетающихся волокон, соединяющих каждую часть коры со всеми остальными частями. У всех млекопитающих имеется передняя комиссура (commissura anterior; рис. 424), соединяющая обонятельные участки обоих полушарий, комиссуральные волокна имеются также в своде. Чтобы связать структуры новой коры, у плацентарных млекопитающих возникает новая мощная комиссура — мозолистое тело (corpus callosum; рис. 416, Б), позволяющее объединить память обоих полушарий и повышающая способность к обучению.

Сложная система «проводников», связывающая все части коры, наводит на мысль о том, что серое вещество представляет собой в принципе единое образование, все части которого имеют одинаковые возможности для осуществления любых функций большого мозга. В определенной степени так оно и есть; опыты показывают, что у лабораторных животных можно разрушить значительную часть новой коры, не вызвав стойких нарушений их нормальной активности; данные об увечьях и болезненных изменениях подтверждают, что то же относится и к определенным участкам человеческого мозга. Вместе с

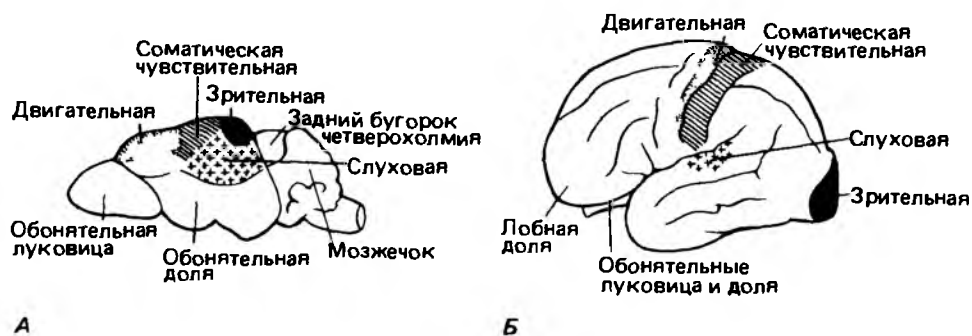


Рис 431 А Мозг землеройки Б Большой мозг человека Обозначены области коры Вид сбоку

тем ясно, что определенные участки коры в норме связаны с выполнением вполне конкретных функций (рис. 431). Мы уже обсуждали примитивные участки коры, предназначенные главным образом для анализа обонятельной информации — древнюю и старую кору, сохранившиеся у млекопитающих соответственно в виде грушевидной доли и гиппокампа. Дифференцировка отдельных областей имеет место и в новой коре. Передняя часть полушарий содержит двигательную область. Задняя часть связана с восприятием ощущений. Специальные участки обслуживают глаз и ухо; они располагаются в затылочной и височной долях, тогда как участки, воспринимающие осязательные и проприоцептивные сигналы, располагаются дальше вперед вблизи двигательной области. У приматов **центральная борозда** (*sulcus centralis*), пересекающая вершину полушария от медиальной до боковой поверхности, отграничивает (хотя и не совсем точно) двигательную область от сенсорной. Вдоль переднего края центральной борозды расположены в линейном порядке специфические двигательные участки, обслуживающие каждую часть тела и конечностей; вдоль заднего края в том же порядке размещаются участки сенсорного восприятия соответствующих частей тела. У многих млекопитающих почти вся поверхность новой коры занята участками, более или менее тесно связанными с определенными чувствующими или двигательными функциями. Хотя центральная борозда может отсутствовать, у плацентарных млекопитающих, как правило, соблюдается аналогичное линейное расположение сенсорных и двигательных участков друг против друга. У сумчатых (а среди плацентарных — у неполнозубых) «разметка» участков тела примерно такая же, но сенсорные участки не отделены от двигательных, а перемежаются с ними. Но, например, у человека эти специфические функциональные участки занимают на поверхности новой коры относительно немного места. Между ними возникли обширные зоны серого вещества (один особенно крупный такой участок занимает большую часть лобной доли), которые не связаны с конкретными сенсорными или двигательными функциями. Поэтому такие области часто называют «белыми пятнами», хотя, как показывает повреждение этих участков, именно в них локализованы наши высшие умственные способности, включая возможности обучения, инициативу, умение предвидеть и способность к суждениям. Вместе с тем имеются и участки, которые могут быть удалены без серьезных последствий для интеллектуальной деятельности.

Можно думать, что размеры больших полушарий обуславливают различия умственных способностях разных млекопитающих. В определенном смысле это верно, но с существенными оговорками. Если площадь имеющейся поверхности коры каким-либо образом связана с интеллектом, то очевидно, что из двух вариантов мозга одинаковых размеров лучше будет тот, у которого поверхность бороздчатая, а хуже — мозг с гладкой поверхностью. Размеры самого животного влияют на объем мозга уже хотя бы потому, что мозг должен иметь более обширные области для обслуживания более обширных сенсорных и двигательных связей, но увеличение размеров мозга в целом происходит не полностью пропорционально массе тела, так что крупные животные демонстрируют тенденцию иметь относительно более мелкий мозг без всякого видимого ущерба для умственных способностей. Абсолютные размеры мозга не являются критерием интеллекта; на это определенно указывает тот факт, что мозг кита может быть в пять раз больше по объему, чем мозг человека. Точно так же отношение размеров мозга к размерам тела не может быть надежным критерием: так, мелкие южноамериканские обезьянки имеют мозг, вес которого составляет $1/15$ — $1/20$ веса тела, тогда как у среднего человека этот показатель составляет лишь $1/40$. У более мелких животных мозг почти всегда будет относительно крупнее. Наконец, последний, самый важный фактор, который необходимо учитывать, — относительная сложность строения коры.

МОЗГ ПОЗВОНОЧНЫХ: КРАТКИЕ ВЫВОДЫ. В предыдущих разделах этой главы мы описали основные структурные и функциональные элементы мозга и некоторые связи этих элементов между собой. Ниже мы обобщаем обсуждение основных особенностей.

В задней части ствола мозга, называемой продолговатым мозгом, располагается ряд чувствующих и двигательных столбов, вполне сравнимых с аналогичными структурами спинного мозга и связанных с ними через ретикулярную систему. Как и в спинном мозге, между сенсорными и двигательными стволами могут замыкаться прямые рефлексy. Однако историческое развитие мозга заключалось главным образом в развитии над продолговатым мозгом и впереди от него высших координационных и ассоциативных центров, вклинивающихся между сенсорными и двигательными участками. В таких центрах происходит накопление и обработка сенсорной информации, а возникающие в результате двигательные стимулы отсылаются в двигательные столбы продолговатого и спинного мозга. Эти центры возникли в основном как дорсальные выросты слоистого серого вещества поблизости от участков, первоначально обслуживавших конкретные органы чувств на голове: акустико-латеральной, зрительной и обонятельной областей.

1. Первичная область проекции, связанная с органами равновесия и боковой линией, лежит в чувствительных столбах продолговатого мозга; над ней возник мозжечок, имеющий важное значение у всех позвоночных. В этом отделе не возникают команды, связанные с какими-либо движениями тела, если не считать корректировки положения тела в пространстве, но он обеспечивает соразмерность двигательных стимулов, возникающих в других центрах. Мозжечок принимает волокна от всех соматически-чувствительных элементов, но основную информацию получает из близлежащих акустико-латеральных центров и от проприоцептивной системы — мышечных

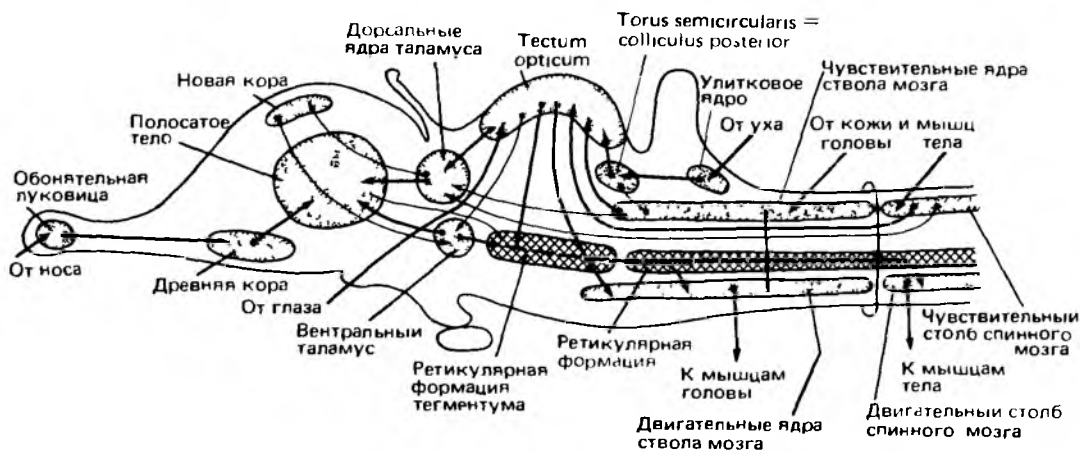


Рис. 432. Схема расположения основных центров и проводящих путей у примитивной рептилии. Тектальная область среднего мозга играет доминирующую роль. Полосатое тело (базальные ганглии) имеет некоторое значение в качестве коррелятивного центра. Новая кора не имеет большого значения. Важной функцией ретикулярной формации ствола мозга (сетчатая штриховка) является проведение двигательных импульсов к ядрам ствола и спинного мозга. На данной чрезвычайно упрощенной схеме показано лишь незначительное число проводящих путей между соматическими рецепторами и эффекторами. Не показаны висцеральные центры, проводящие пути и связи мозжечка (приведенные на рис. 421).

и сухожильных веретен. Мозжечок посылает регулярные сигналы главным образом в средний мозг; оттуда они поступают в двигательные участки. У млекопитающих, кора полушарий которых осуществляет непосредственный контроль за большинством двигательных ответов, возникли мощные связи между мозжечком и корой, действующие в обоих направлениях (рис. 421).

2. У низших позвоночных главнейшие центры, доминирующие в нервной деятельности, располагаются в передних отделах ствола мозга. а) Крупный координационный центр, инициирующий двигательную активность, складывается в тектуме, где расположен первичный зрительный центр (рис. 432). К этой области поступают после переключения также сигналы от органа обоняния, уха и других соматических источников; отсюда исходят импульсы к двигательным столбам. По мере эволюционного развития позвоночных ассоциативные центры полушарий начинают соперничать с тектумом и затем окончательно берут на себя большинство его функций. У птиц, несмотря на сильное развитие полосатого тела и лежащей над ним области (гиперстриатума), тектум по-прежнему играет весьма заметную роль, тогда как у млекопитающих большая часть сенсорной информации, сходявшейся прежде в тектум, стала направляться через таламус в новую кору, а тектум редуцировался и стал рефлекторным центром. б) Центры тектума имеют соматическую природу; соответствующие центры висцеральной чувствительности и висцеральных двигательных ответов возникли на ранних стадиях эволюции дальше впереди на вентральной стороне мозга в гипоталамусе. Это положение почти не изменилось на протяжении исторического развития позвоночных.
3. В ходе эволюции позвоночных полушария большого мозга, первоначально служившие главным образом обонятельным центром, стали приобретать

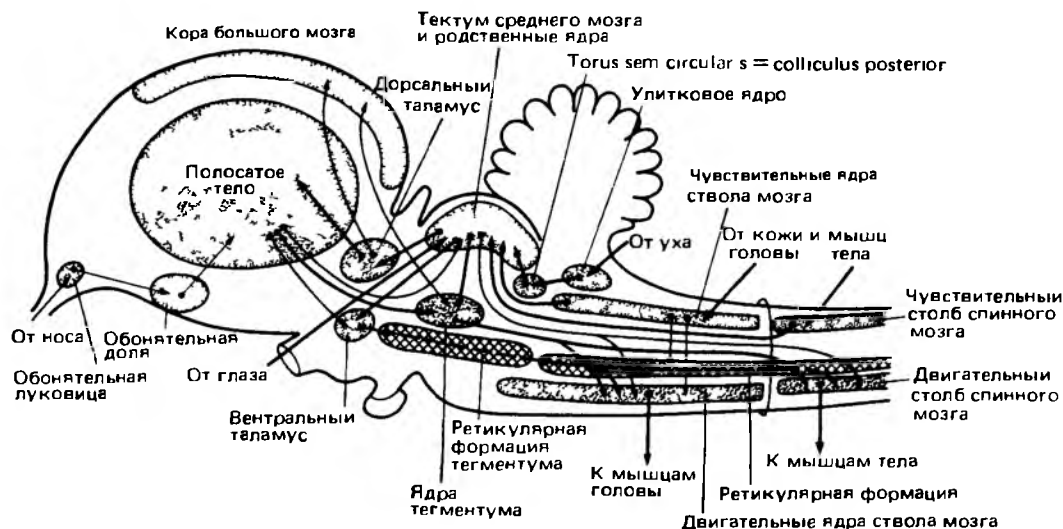


Рис. 433 Схема проводящих путей в мозге птицы, сопоставимая со схемой на рис. 432. Тектум среднего мозга все еще имеет большое значение, но полосатое тело (*corpus striatum*), которое так же, как и гиперстриатум (*hyperstriatum*), представляет собой эквивалент новой коры млекопитающих, во многих отношениях является доминирующим центром.

все большее значение в качестве ассоциативных центров. а) Первыми из всех участков большого мозга приобрели важное значение базальные ядра, или полосатое тело. Пучки волокон из таламуса направляли в это образование соматическую сенсорную информацию; нисходящие волокна передавали двигательные стимулы назад, в средний мозг, а затем — в двигательные столбы. У рептилий полосатое тело представляет собой сильно развитую структуру, которая соперничает с прежним центром (в тектуме), а у птиц полосатое тело, к которому здесь добавляется гиперстриатум,

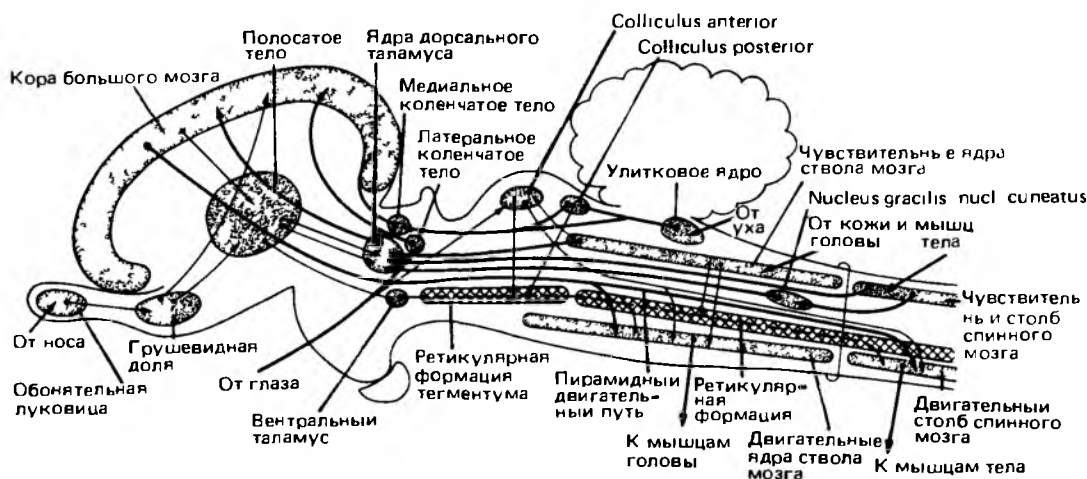


Рис. 434 Схема проводящих путей в мозге млекопитающего, сопоставимая со схемой на рис. 432 и 433. Роль тектума среднего мозга ограничена. Он становится второстепенным рефлекторным центром. *Corpus striatum* имеет относительно небольшое значение. Большинство сенсорных импульсов направляется «вверх» в кору полушарий конечного мозга, откуда прямой двигательный путь (пирамидный путь) направляется к двигательным центрам ствола мозга и спинного мозга.

становится крупным, сложным и доминирующим центром (рис. 433).

б) У млекопитающих, пошедших по иному эволюционному пути, мозг развивался иначе, чем у птиц. Новым высшим органом стала новая кора — сильно разросшаяся область серого вещества, принявшая на себя коррелятивные, ассоциативные функции и ответственная за способность к обучению; по крайней мере отчасти и она соответствует гиперстриатуму птиц. Это образование сосредоточило в своем ведении основную часть наиболее сложных функций, некогда локализовавшихся в тектуме или в полосатом теле, принимает полный набор соматических сенсорных данных по волокнам, идущим из таламуса, и располагает прямыми двигательными связями с моторными столбами продолговатого и спинного мозга (рис. 434).

Очевидно, что схемы проводящих путей, подобные приведенным на рис. 432—434, сильно упрощены. Судя по результатам исследования различных позвоночных, реальные ситуации невероятно сложны и разнообразны. Для того чтобы хоть как-то воздать им должное, понадобился бы объем не меньше настоящей книги или даже больше, подобно многим источникам, приведенным в списке литературы.

Глава 17

ОРГАНЫ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

В предыдущей главе была рассмотрена нервная система, чрезвычайно сложная, но очень эффективно координирующая процессы жизнедеятельности при помощи четких сигналов, быстро получаемых ею от конкретных частей тела и посылаемых этим частям ответных сигналов. Сейчас мы обсудим вторую интегрирующую систему, в которой информация и команды передаются с током крови с помощью химических агентов — гормонов, вырабатываемых железами внутренней секреции (или эндокринными), т. е. железами, лишенными выводных протоков и выделяющими свои продукты в кровяное русло. Такой способ передачи сигналов, несомненно, медленнее, чем нервный, а действие гормонов часто сказывается одновременно на множестве органов и тканей, тогда как в случае нервной системы воздействие может быть «точечным». Но несмотря на эти очевидные недостатки, многие из гормонов абсолютно необходимы для поддержания жизни организма.

Для удобства мы собрали в этой главе данные обо всех известных структурах, вырабатывающих гормоны, хотя в действительности они не составляют единую анатомическую систему, а рассеяны по всему телу, буквально от носа до хвоста, будучи производными самых разных органов или развиваясь как самостоятельные элементы. В этом смысле они отчасти сходны с кроветворными органами: одинаково несущественно, в какой части тела вырабатываются и форменные элементы крови, и гормоны, поскольку и те и другие поступают в кровеносную систему и распределяются по всему организму.

Нервная и эндокринная системы хотя и обособлены, далеко не независимы друг от друга. Гормоны прямо или косвенно могут оказывать на нервную систему мощное воздействие. И наоборот, «верховная железа» эндокринной системы (гипофиз) находится под сильным влиянием расположенного по соседству гипоталамуса, и некоторые из ее гормонов в действительности вырабатываются ганглиями этой части головного мозга. Мозговое вещество надпочечников тоже, хотя и осуществляет внутреннюю секрецию, фактически состоит из видоизмененных нервных клеток.

Какая регуляторная система старше — нервная или эндокринная? На этот вопрос нет ясного ответа; вероятно, обе они формировались в ходе эволюции параллельно. Простейшими нервными системами обладают некоторые из наиболее примитивных многоклеточных животных; у беспозвоночных уже известно множество органов внутренней секреции и, без сомнения, намного больше будет открыто в дальнейшем. К тому же в настоящее время выясняется, что многие

органы с общеизвестными функциями, так сказать, попутно являются эндокринными железами: наиболее очевидный пример — гонады, то же самое относится к желудку и кишечнику.

ГИПОФИЗ

Под промежуточным отделом головного мозга находится маленькое, но очень важное образование — главный орган внутренней секреции, называемый **питуитарной железой** (*glandula pituitaria*), а также **гипофизом** или **нижним мозговым придатком** (*hypophysis cerebri*) (рис. 231, 412—416, 435—438). У большинства позвоночных питуитарные ткани образуют единое компактное тело, помещающееся в особой ямке дна мозговой коробки — **турецком седле** (*sella turcica*). Однако в действительности эта железа состоит из двух «половин», с весьма различным эмбриональным происхождением и по-разному функционирующих. Расположение самой железы под гипоталамусом важно потому, что эта часть головного мозга сильно влияет на продукцию гипофизарных гормонов, и, как будет показано ниже, некоторые из них в действительности вырабатываются клетками гипоталамуса.

В эмбриогенезе из промежуточного мозга вниз выпячивается полая пальцевидная воронка, а из первичной ротовой полости вверх — эктодермальный гипофизарный карман (карман Ратке). Последний обычно отшнуровывается от этой полости во взрослом состоянии, но остается связанным с ней у некоторых рыб и у круглоротых. Обе эти эмбриональные структуры разрастаются в скопления тканей, объединяющиеся в дефинитивный гипофиз.

Терминология отделов гипофиза до сих пор остается нестабильной и запутанной. Правильнее всего подразделять его на две «половины» в соответствии с их эмбриональным происхождением. Из них большую и главную в смысле образования гормонов составляет **железистый гипофиз**, или **аденогипофиз** (*adenohypophysis*), развивающийся из гипофизарного кармана. Он состоит из секреторных клеток и представлен в основном *а)* **дистальной частью** (*pars distalis*), но часто, особенно у млекопитающих, в нем выделяют еще *б)* **бугровую часть** (*pars*

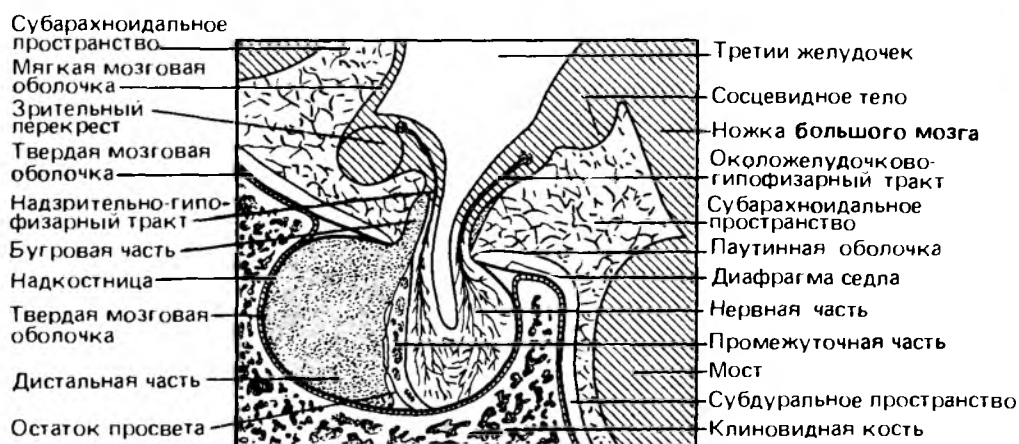


Рис. 435. Сагиттальный разрез гипофиза и близлежащих структур в области основания головного мозга у человека. (Из Turner, General Endocrinology, W. B. Saunders Company.)

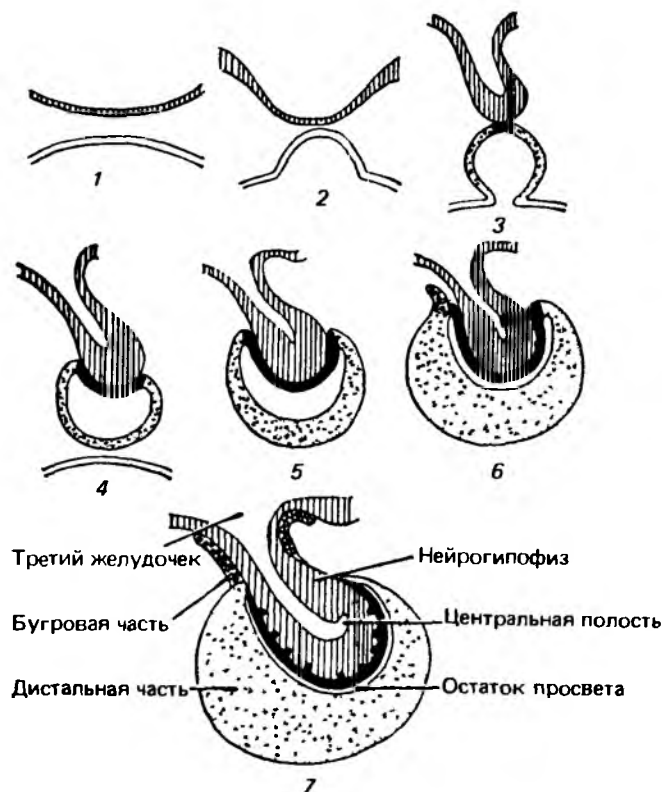


Рис. 436. Схемы, показывающие стадии эмбрионального развития гипофиза млекопитающих из выроста головного мозга и из гипофизарного кармана. Можно видеть, что только нейрогипофиз формируется из нервной ткани (заштрихована); остальные три части, составляющие аденогипофиз, происходят из эпителия названного кармана. (Из Turner.)

tuberalis) — направленный вверх вырост, охватывающий муфтой стебелек воронки, и *в*) промежуточную часть (*pars intermedia*), имеющую тенденцию сливаться с нервной частью (*pars nervosa*), или долей гипофиза. Последняя представляет собой железистую часть второй «половины» железы — **нейрогипофиза** (*neurohypophysis*) — и примыкает к аденогипофизу в турецком седле; к нейрогипофизу следует относить также **воронку** (*infundibulum*), т. е. стебелек гипофиза, соединяющий его нервную долю с гипоталамусом, часть которого правильнее было бы тоже относить к нейрогипофизу в качестве его неотъемлемого функционального компонента (см. ниже)¹.

Гистологически аденогипофиз представлен скоплениями и тяжами секреторных эпителиальных клеток, разделенными синусоидами и поддерживаемыми каркасом из рыхлой соединительной ткани. В его основной по массе дистальной части два типа железистых клеток; при помощи различных гистохимических тестов их можно подразделить еще на несколько групп, каждая из которых предположительно вырабатывает какой-то определенный гормон. Промежуточная часть состоит из многогранных секреторных клеток, а бугровая (если присутствует) — из клеток, по-видимому, практически лишенных секреторной функции.

Нервная доля устроена совершенно по-иному. В ней содержатся большие запасы гормонов, которые могут поступать в ветвящиеся здесь мелкие кровеносные сосуды. Кроме того, присутствуют клетки с ветвистыми отростками; раньше думали, что они и вырабатывают секреты нейрогипофиза, но теперь их считают

¹ Для обозначения дистальной части (вместе с бугровой или без нее) часто используют термин «передняя доля» (*lobus anterior*); «задней долей» (*lobus posterior*) называют нейрогипофиз или только собственно нервную долю, но иногда вместе с промежуточной частью.

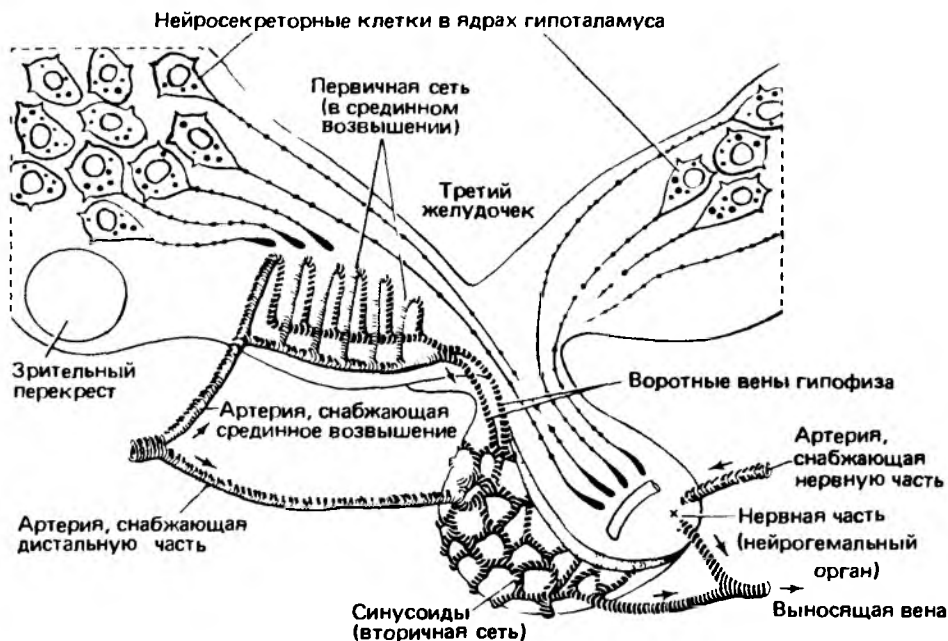


Рис. 437. Схема структур, связывающих гипоталамус и гипофиз. Клетки определенных ядер гипоталамуса вырабатывают нейросекреты, которые спускаются по аксонам этих клеток в нервную часть гипофиза и передаются из аксонов в кровь в качестве гормонов. Другие секреторные клетки выводят свои продукты в срединное возвышение, расположенное в основании промежуточного мозга; здесь эти вещества попадают в первичную сеть воротной системы гипофиза, уносятся в синусоиды дистальной части аденогипофиза и стимулируют синтез гормонов в последней. (Из Turner, General Endocrinology, W. B. Saunders Company.)

опорными элементами типа нейроглии других частей центральной нервной системы. В действительности гормоны, обнаруженные в этой «железе», вырабатываются не в ней, а являются нейросекретом клеток гипоталамуса, выделяемым кончиками их аксонов в нервной доле гипофиза.

Из множества мелких ядер гипоталамуса в этом процессе участвуют две пары. Спереди от воронки непосредственно над перекрестом зрительных нервов находится пара ядер, соответственно называемых **надзрительными** (*nuclei supraoptici*). Аналогичное положение позади воронки в сером бугре занимают **околожелудочковые ядра** (*nuclei paraventriculares*). Из каждой пары вниз, в нервную долю, идут пучки толстых аксонов; по-видимому, небольшое число таких волокон берет начало также в других ядрах гипоталамуса. Гистологические данные свидетельствуют о том, что тела клеток в названных ядрах обладают секреторной активностью, а их аксоны, хотя, возможно, в некоторой степени и способны передавать обычные нервные импульсы, но специализированы, безусловно, в транспортировке вырабатываемых телами гормонов в нервную долю, где эти последние и скапливаются перед выходом в кровь.

Описанный тип гипофиза характерен для типичных млекопитающих; у некоторых низших позвоночных его строение сильно отличается (рис. 438). У миног воронка не выражена и недоразвитый нейрогипофиз представлен утолщением дна промежуточного мозга. Кроме того, гипофизарный карман, как говорилось в одной из предыдущих глав (см. т. 2, с. 16; рис. 256), не замкнут, а представляет

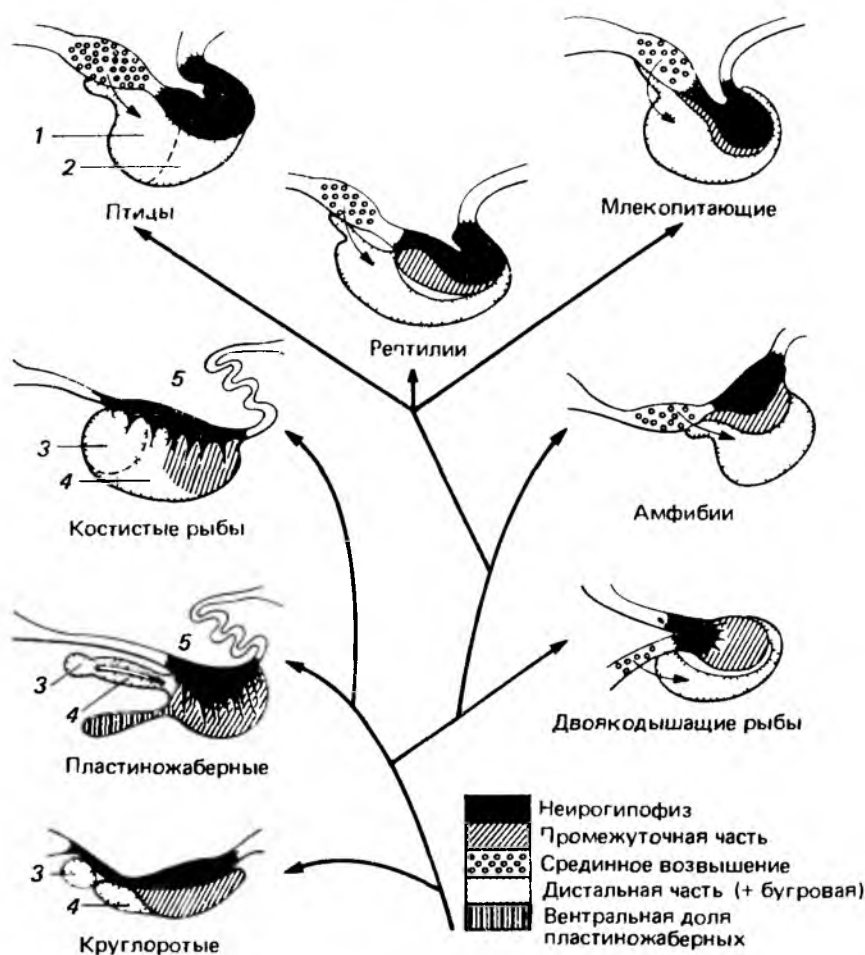


Рис. 438. Вероятная схема эволюционных преобразований гипофиза позвоночных. Стрелки, идущие от срединного возвышения к дистальной части, обозначают воротную систему гипофиза. Обозначения 1, 2 — соответственно краниальный и каудальный отделы дистальной части у птиц; 3, 4 — соответственно ее ростральный и проксимальный отделы у круглоротых, а также хрящевых и лучеперых рыб; 5 — сосудистый мешок хрящевых и лучеперых рыб. (Из Turner, General Endocrinology, W. B. Saunders Company.)

собой трубку, проходящую под промежуточным мозгом и открывающуюся наружу вместе с обонятельным мешком. Аденогипофиз здесь представлен скоплениями эпителиальных клеток, отделившимися от верхней стенки этой трубки и прилегающими снизу к нервной «доле»; в нем можно выделить дистальную часть из двух отделов и промежуточную часть. Отделы гипофиза разграничены прослойками из паутинной и мягкой оболочек мозга, содержащими кровеносные сосуды и соединительную ткань.

У хрящевых и лучеперых рыб воронка уже более или менее выражена (от ее задней стенки отходит сосудистый мешок) и нервная доля хорошо оформлена; под ней эпителий замкнутого почти у всех рыб¹ гипофизарного кармана образует массивный аденогипофиз. Специфическая особенность этих двух групп

¹ Из современных рыб он остается открытым у многопера и латимерии; палеонтологические данные показывают сходную картину и для ряда палеозойских рыб.

состоит в том, что у них нижняя поверхность нервной доли неровная и может давать пальцевидные выросты, внедряющиеся сверху в толщу аденогипофиза; однако две эти «половины» остаются на всем протяжении четко разделенными сосудистой прослойкой. У костистых рыб в отличие от других позвоночных редуцировалась воротная система гипофиза, но имеются нервные волокна, идущие из гипоталамуса в аденогипофиз.

Как и следует ожидать, у двоякодышащих рыб картина близка к гипотетическому прототипу для наземных позвоночных. Характерный для большинства рыб сосудистый мешок отсутствует, а нервная доля довольно плоская, слегка утолщенная только сзади. Часть ткани аденогипофиза тесно примыкает к ней в этой области и отделена щелью от главной, дистальной его части. Однако здесь еще сохраняется некоторое взаимное внедрение тканей нейро- и аденогипофиза. У амфибий строение сходное, но лучше выражена нервная доля и хорошо развита воротная система гипофиза (см. ниже). У рептилий нервная доля еще более увеличена, но только у млекопитающих она обычно становится компактным и более или менее сферическим телом. Промежуточная часть у амфибий и рептилий дифференцирована в различной степени, отсутствует у птиц и слабо выражена даже среди млекопитающих, особенно в таких группах, как насекомоядные, неполнозубые и хищные.

На гипофиз, особенно железистый, сильно влияют другие органы внутренней секреции. Это легко осуществимо, так как обе его «половины» снабжаются веточками внутренней сонной артерии, а к ганглиям гипоталамуса, вырабатывающим гормоны нервной доли, подходят внутричерепные сосуды. На аденогипофиз, кроме того, сильно воздействует головной мозг, причем механизм этого влияния довольно интересен. В эту часть гипофиза входит несколько нервных волокон, так что можно было бы предположить, что его секреторная активность находится под прямым нервным контролем. Но входя в промежуточную часть, волокна едва ли проникают дальше (т. е. в дистальную часть, вырабатывающую почти все гормоны) у каких-либо позвоночных, помимо костистых и двоякодышащих рыб (если не считать некоторых, по-видимому, автономных, волокон, идущих к кровеносным сосудам). Но тогда как же все-таки головной мозг воздействует на аденогипофиз?

По-видимому, косвенно, через любопытно организованную локальную воротную систему (рис. 437). Некоторые артерии, снабжающие аденогипофиз, проходят перед воронкой у самого дна промежуточного мозга или в толще его, где как раз пролегает один из нервных трактов, несущих нейросекрет в нервную долю. В этом месте нижняя поверхность головного мозга часто, особенно у млекопитающих, образует вздутие, называемое срединным возвышением (*eminencia mediana*). У двоякодышащих и многих других рыб, а также у всех тетрапод упомянутые артерии сами не достигают аденогипофиза, а проникают в толщу срединного возвышения, где распадаются на капилляры и затем вновь собираются в пучок мелких воротных вен, которые и входят в дистальную часть. По пути сквозь срединное возвышение кровь, по-видимому, подхватывает нейрогормоны, в виде которых и передается в аденогипофиз информация от головного мозга. Может показаться странным, что столь важная функция выполняется таким окольным путем, но, если аденогипофиз действительно не снабжен нервами, других эффективных способов не остается.

Делались попытки найти гомологи гипофиза или его компонентов у низших хордовых. У ланцетника в переднем отделе нервной трубки (где располагался бы головной мозг, если бы это животное его имело) присутствует группа клеток, которую гомологизировали с воронкой, но уверенности в их соответствии нет. Ниже, в крыше предротовой воронки, небольшая ямка напоминает гипофизарный карман зародышей позвоночных, дающий аденогипофиз, но она, по-видимому, секретирует лишь слизь, а не гормоны. Подмозговая железа (*glandula subneuralis*) взрослых оболочников (рис. 6) в некоторых отношениях напоминает гипофиз. Она открывается у входа в глотку с морфологически дорсальной стороны и лежит рядом с ганглием, который в простой нервной системе этих животных наиболее сопоставим с головным мозгом. Таким образом, с морфологической точки зрения есть веские основания считать подмозговую железу предшественником гипофиза, но эндокринная ее функция пока не подтверждена.

Известно около девяти гормонов гипофиза; предполагается существование и других. Изучались они в основном у млекопитающих, но и у всех остальных классов присутствуют почти в полном составе (правда, например, у пластиножаберных многочисленные гормоны нейрогипофиза изучены слабо, а информация о круглоротых неполна). Большинство этих гормонов вырабатывается аденогипофизом, главным образом дистальной частью. Все это гликопротеины, белки или полипептиды. Ниже приводится их список с краткими характеристиками.

ГОРМОН РОСТА, ИЛИ СОМАТОТРОПНЫЙ ГОРМОН (ГР ИЛИ СТГ) влияет на самые разнообразные ростовые процессы и обмен веществ в целом; в первую очередь стимулирует рост скелета и мускулатуры, регулирует обмен жиров и углеводов, синтез белков; кроме того, он усиливает влияние других гормонов на деятельность щитовидной железы, коры надпочечников и гонад.

АДРЕНОКОРТИКОТРОПНЫЙ ГОРМОН (АКТГ) стимулирует эндокринную функцию коры надпочечников.

ТИРЕОТРОПНЫЙ ГОРМОН (ТТГ) стимулирует эндокринную функцию (образование и высвобождение тиреоидных гормонов) щитовидной железы.

ПРОЛАКТИН стимулирует выработку молока и у некоторых млекопитающих продлевает функционирование желтого тела (а следовательно, и секрецию прогестерона; см. т. 2, с. 335). У нижестоящих позвоночных функции пролактина, по-видимому, разнообразны и изучены далеко не полностью. Он стимулирует у голубей находящуюся в зобе железу, которая вырабатывает «птичье молоко», «заставляет» некоторых хвостатых амфибий возвращаться в воду для размножения (вызывая по существу вторичный метаморфоз), может участвовать у рыб в осморегуляции, служить гормоном роста¹ или участвовать в регуляции пигментации. Сейчас твердо установлено, что клетки, вырабатывающие пролактин, преобладают в ростральном отделе дистальной части гипофиза у многих костистых рыб.

ГОРМОН, СТИМУЛИРУЮЩИЙ ИНТЕРСТИЦИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ (ГСИК), ИЛИ ЛЮТЕИНИЗИРУЮЩИЙ (ЛГ), объединен со следующим гормоном в группу гонадотропных гормонов, так как оба действуют главным образом на структуру и функцию гонад. Названия этих гормонов вполне соответствуют их функциям у млекопитающих, где они изучены лучше всего, однако они очень важны и для нижестоящих позвоночных (частичное исключение составляют круглоротые). Лютеинизирующий

¹ Пролактин по структуре несколько сходен с настоящим гормоном роста, поэтому некоторые их эффекты пересекаются.

гормон стимулирует созревание гонад и секрецию половых гормонов (см. т. 2, с. 333—335); влияет на формирование желтых тел и секрецию прогестерона в яичнике, а в семеннике стимулирует секрецию интерстициальными клетками андрогенов, влияя тем самым на созревание сперматозоидов.

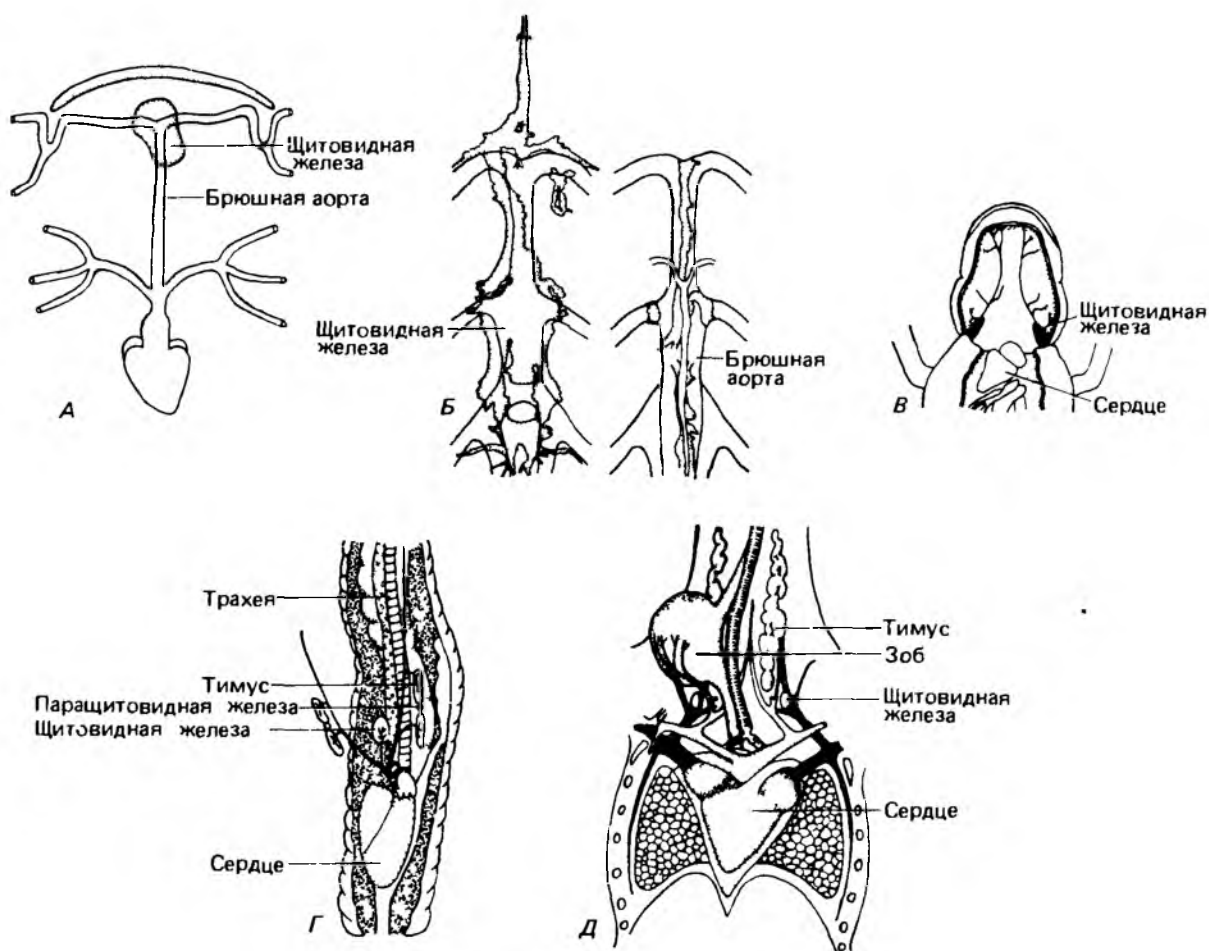
Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) стимулирует рост фолликулов яичника и сперматогенез, а также, вместе с предыдущим гормоном, секрецию эстрогенов и овуляцию.

ИНТЕРМЕДИН, или МЕЛАНОЦИТСТИМУЛИРУЮЩИЙ ГОРМОН (МСГ) — полипептид, вызывающий рассредоточение пигментных гранул в меланофорах и сосредоточение отражательных органелл в иридиофорах, а тем самым потемнение кожи. В противоположность перечисленным выше этот гормон (как указывает его название) вырабатывается в виде нескольких разновидностей промежуточной частью гипофиза, если та четко выражена. У птиц и млекопитающих его функция не ясна, однако ему приписывают ряд воздействий на головной мозг.

В отличие от аденогипофиза, вырабатывающего множество гормонов, нейрогипофиз млекопитающих секретирует лишь небольшое число полипептидов, сходных между собой с химической точки зрения. Это в первую очередь **вазопрессин**, или **антидиуретический гормон (АДГ)**, а также **окситоцин**, мало отличающиеся по структуре от гормонов нижестоящих позвоночных. Оба гормона представлены цепочкой из восьми аминокислот, шесть из которых у них совпадают. Как и следует ожидать, их функции в некоторой степени пересекаются. Вазопрессин участвует главным образом в регуляции процессов отдачи и поглощения воды, происходящих у различных форм самыми разными способами. Функции окситоцина понятнее всего у самок млекопитающих, у которых он стимулирует сокращение мускулатуры матки, развитие млечных желез и выделение молока после рождения потомства. Но и у ряда других позвоночных он влияет на процессы, связанные с размножением, например стимулирует нерест у гольяна. В отличие от многочисленных гормонов аденогипофиза секреты нервной доли играют относительно скромную роль в процессах жизнедеятельности, влияя главным образом на сократительные элементы (в первую очередь на гладкую мускулатуру) и на полупроницаемые мембраны, например в почечных канальцах.

ПАРАЩИТОВИДНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Выше отмечалось, что у всех позвоночных жаберные карманы зародыша дают различные железистые выросты (рис. 269, 270). Из их дефинитивных производных здесь заслуживают рассмотрения в первую очередь маленькие **паращитовидные железы** (*glandulae parathyroideae*) четвероногих. Они варьируют по положению и числу: у млекопитающих обычно представлены двумя парами и образуются из вентральных стенок третьих и четвертых жаберных карманов, а у других тетрапод — часто тремя парами, производными вторых, третьих и четвертых карманов (рис. 439). Гистологически зрелая паращитовидная железа представляет собой плотное скопление клеток, обычно расположенных в виде тяжей (рис. 440). Основную массу составляют **главные клетки** (их цитоплазма при окрашивании остается бледной и прозрачной), выполняющие также важнейшую функцию; кроме того, по крайней мере у некоторых млекопитающих, здесь присутствует небольшое количество **оксифильных клеток**, содержащих гранулы, которые окра-



Р.к. 43^а. Щитовидная железа и близлежащие органы у различных позвоночных. На всех рисунках представлен вид снизу, а на *Б* справа представлен еще и вид сверху. *А*. Скот (*Raja*). *Б*. Лосось (*Salmo*). *В*. Хвостатая амфибия (*Ambystoma*). *Г* Змея (*Natrix*). *Д*. Курица (*Gallus*). (По Ferguson, Hoar, Weichert, Clark, Ede.)

шиваются кислыми красителями. Название «паращитовидные» неудачно; дело в том, что функция этих малых желез совершенно иная, чем у щитовидной, хотя и располагаются они во взрослом состоянии по соседству с ней, а иногда (например, у человека) и погружены в нее. Они привлекли к себе внимание, когда было обнаружено, что удаление у человека участков щитовидной желез, заключающих в себе эти маленькие тельца, приводит к смерти пациента из-за нарушения баланса кальция. Лишь недавно выделен чистый гормон паращитовидных желез — белок, названный паратгормоном. Он регулирует концентрацию кальция и (в меньшей степени) фосфора в различных тканях. Хотя содержание кальция в жидкостях тела мало, для нервно-мышечных взаимодействий необходим вполне определенный его уровень; если кальция слишком мало, могут наступить тетания и смерть. Гормон очень важен для поддержания химического состава костной ткани. Большую часть вещества кости составляет фосфат кальция, который непрерывно обновляется, и если не поступает достаточного количества «нового» кальция и фосфора, скелет дегенерирует. Концентрация кальция и,



Рис. 4. Гистологическое строение щитовидной и паращитовидной желез крысы (Из Turner)

следовательно, паращитовидные железы влияют также на нервную возбудимость, свертываемость крови, проницаемость клеточных мембран и функционирование различных желез.

У рыб образования, в точности соответствующие паращитовидным железам, неизвестны, одно время их гомологами считали тельца Станниуса лучеперых рыб (см. т. 2, с. 332), но это предположение маловероятно. Рыбы с костным скелетом должны так же сильно нуждаться в регуляции уровня кальция, как и тетраподы, поэтому трудно поверить в отсутствие у них желез, секретирующих соответствующий гормон. У большинства рыб (но не у круглоротых) и у низших тетрапод под пищеводом присутствует пара маленьких железистых ультимобранхиальных телец (*glandulae ultimobranchiales*), отчасти напоминающих паращитовидные железы. В эмбриогенезе многих позвоночных эта ткань отпочковывается от последней пары жаберных карманов, наподобие тканей паращитовидных желез и тимуса, производных более передних карманов. Кроме того, известен случай, когда аномалия этих телец коррелирует с аномалией скелета, что свидетельствует об их функциональном сходстве с паращитовидными железами.

Недавно открыт гормон кальцитонин, вызывающий, в противоположность паратгормону, понижение концентрации кальция. У млекопитающих он вырабатывается парафолликулярными клетками щитовидной железы, а у нижестоящих форм — ультимобранхиальными тельцами. По-видимому, секретирующие кальцитонин так называемые С-клетки всегда происходят из нервного гребня зародыша.

ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Среди железистых производных глотки тимус, паращитовидные железы и ультимобранхиальные тельца — парные образования, формирующиеся как выросты жаберных карманов. Щитовидная железа (*glandula thyroidea*) — также производное глотки, но возникает иначе — как срединное карманообразное выпячивание передней части ее вентральной стенки (рис. 270—272). Эта железа имеется у всех позвоночных; у рыб она обычно расположена под глоткой вблизи брюшной аорты, а у тетрапод — в шее, вентральнее трахеи (рис. 439). Железа остается цельной структурой у многих рыб, некоторых рептилий и у млекопитающих, но часто подразделена на две отчетливые доли; ее название соответствует внешнему виду у человека. У большинства амфибий, ящериц и птиц щитовидная железа вторично становится парной. У костистых рыб она также часто разделена на правую и левую половины, которые в свою очередь иногда расчленены на более мелкие единицы; у некоторых из этих рыб фрагменты щитовидной ткани перемещаются в такие неожиданные места, как селезенка, почки, сердце и даже глаза. Мелкие добавочные скопления щитовидной ткани имеются и у ряда амниот; иногда их называют паращитовидными железами, что создает опасность путаницы с совершенно иными, настоящими паращитовидными железами, описанными выше.

Железа богата кровеносными сосудами и состоит из множества мелких округлых фолликулов (*folliculae glandulae thyroideae*), связанных воедино соединительной тканью (рис. 440). Стенка каждого из них образована кубическим секреторным эпителием, клетки которого окружают центральную полость и наполняют ее студенистым коллоидом. В последнем содержится большой запас иодсодержащего белка тиреоглобулина, гидролиз которого дает иодсодержащие гормоны тироксин и трийодтиронин (первый более обычен). Эндокринная активность щитовидной железы в значительной степени контролируется гипофизом, но она реагирует и на ряд внешних воздействий.

Гормоны железы играют очень важную роль в регуляции общего тканевого обмена веществ. У птиц и млекопитающих интенсивность метаболизма, а соответственно и температура тела поддерживаются на высоком уровне в значительной степени благодаря этим гормонам. Во время зимней спячки активность железы у млекопитающих понижается, а у амфибий — повышается. Гормоны щитовидной железы влияют на развитие нервной системы и поведение, функции половой системы и ростовые процессы; наиболее эффектно проявляется роль железы в управлении метаморфозом у амфибий.

Эволюционные «корни» щитовидной железы уходят далеко в глубь филогенетической истории хордовых. Как уже отмечалось, и у ланцетника, и у оболочников вдоль глотки проходят реснитчатые и частично железистые бороздки, входящие в аппарат питания. Та бороздка, что идет по дну глотки у ланцетника и по соответствующей ее поверхности у оболочников (рис. 5, 6), называется эндостилем (*endostyle*). В ней вырабатываются наряду со слизью иодистые соединения, которые, правда, отличаются от гормонов щитовидной железы; они уносятся в пищеварительный тракт вместе с пищей.

Из всех современных позвоночных только у личинки миноги пескоройки примерно такие же способ и аппарат питания — с системой реснитчатых бо-

роздок. Однако вентральная бороздка оканчивается сзади глубоким карманом в дне глотки (рис. 256, А). Он сложным образом подразделен и содержит несколько типов эпителиальных клеток, в том числе железистые, которые секретируют иодсодержащий секрет, уносимый в пищеварительный тракт. Этот железистый карман иногда называют эндостилем, хотя, конечно, он не вполне гомологичен бороздке, из которой сформировался.

Эндостиль, в том числе и описанная железа пескоройки,— это срединная вентральная глоточная структура, похожая по положению на щитовидную железу. Метаморфоз миноги убедительно доказывает, что они действительно гомологичны; личиночный эндостильный карман отшнуровывается от глотки и распадается на фолликулы, бесспорно, имеющие типичное для щитовидной железы строение.

Надо полагать, щитовидная железа в филогенезе, как и в онтогенезе миноги, возникла путем превращения одной из структур аппарата питания в орган внутренней секреции. Важным подтверждением этому является тот факт, что при лечении тироксин можно принимать *per os*, тогда как другие гормоны, введенные в пищеварительный тракт в их естественной форме, разрушаются ферментами желудка и кишечника. Эндостиль начал секретировать иодистые соединения на ранних этапах эволюции хордовых, еще в составе аппарата питания; при этом «гормон» уносился с пищей в кишку. С отказом от фильтрационного питания эндостиль утратил свою исходную функцию элемента глотки, а щитовидная железа унаследовала его секреторную функцию, став эндокринным органом.

ПАНКРЕАТИЧЕСКИЕ ОСТРОВКИ

Хотя большая часть ткани поджелудочной железы вырабатывает ферменты, поступающие по протокам в кишечник, почти у всех изученных форм обнаружены участки другой ткани, рассеянные по всей железе в виде изолированных панкреатических островков, или островков Лангерганса (рис. 287). Они состоят из секреторных клеток по крайней мере двух типов, не снабженных выводными протоками, т. е. выделяющих свои секреты в кровь, а значит, без сомнения составляющих эндокринный орган. Как только что отмечалось, островки обычно рассеяны в основной ткани оформленной поджелудочной железы. У круглоротых панкреатические эндокринные фолликулы располагаются в стенках передней части кишки, у костистых рыб небольшие скопления островковых клеток хаотически разбросаны по всей кишке, а у некоторых рыб их ткань образует маленький самостоятельный орган.

Давно известно, что заболевание поджелудочной железы или ее повреждение нарушает углеводный обмен, вызывая так называемый сахарный диабет. Теперь выяснено, что островки Лангерганса вырабатывают особый белковый гормон **инсулин** — важный регулятор обмена веществ, особенно углеводов; он повышает потребление последних тканями, сдерживает образование глюкозы в печени, облегчает ее проникновение в клетки некоторых типов (например, мышечные) и поддерживает определенную ее концентрацию в крови. Секреция инсулина слабо контролируется нервной системой, а зависит главным образом от концентрации глюкозы в крови, проходящей через островки. Кроме инсулина в панкреатических островках, но клетками другого типа, вырабатывается второй гормон — поли-

пептид глюкагон. Он способствует расщеплению запасенного в печени гликогена и в результате вызывает повышение концентрации глюкозы в крови; в относительно больших количествах этот гормон синтезируется у птиц и рептилий.

КОРА НАДПОЧЕЧНИКОВ И ЕЕ ГОМОЛОГИ

У большинства тетрапод по соседству с каждой почкой, а часто в виде шапочки на ее переднем конце присутствует эндокринная железа, называемая надпочечником (*glandula suprarenalis*, рис. 297, 299). Гистологически здесь можно обнаружить две различные ткани, которые у амфибий, рептилий и птиц лежат вперемешку или бок о бок, а у млекопитающих образуют четко разграниченные корковый и мозговой слои в составе единого компактного тела (рис. 441). Оба эти компонента — железы внутренней секреции, но совершенно различные, причем мозговая ткань в отличие от корковой — производное нервной системы (см. т. 2, с. 330). У рыб надпочечники почти никогда не оформлены. У акул два их компонента совершенно обособлены друг от друга, у других рыб и круглоротых скопления клеток обоих типов разбросаны (у круглоротых и двоякодышащих весьма разреженно) между почками, вокруг них и вдоль крупных кровеносных сосудов, проходящих над целомом. Корковое вещество иногда называют межпочечной (интерренальной) тканью, но, вероятно, лучше использовать термин **адренокортикальная ткань**. У некоторых костистых рыб внутри почек присутствуют тельца Станниуса

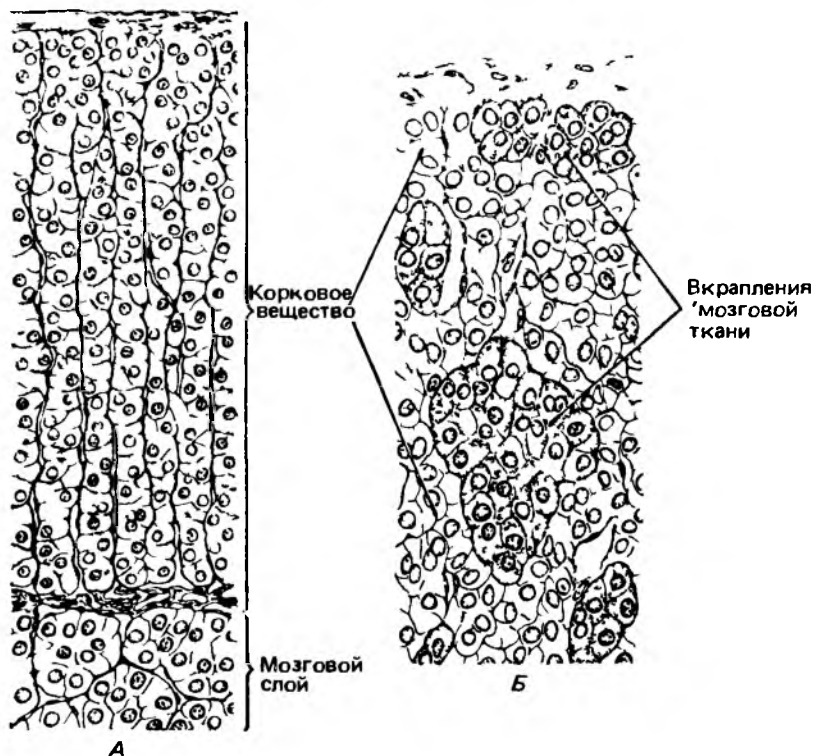


рис. 441. Фрагменты срезов надпочечников (внешняя поверхность обращена кверху) крысы (А) и ящерицы ядозуба (Б). У млекопитающих наблюдается четкое разделение на корковый и мозговой слои, а у рептилий соответствующие типы ткани перемешаны. (Из Turner)

(см. т. 2, с. 332), которые иногда считали адренокортикальной тканью, однако они не имеют к ней отношения, так как развиваются из выделительных протоков и, кроме того, отличаются по гистологическому строению и характеру секрета.

Необходимость коркового вещества для поддержания жизни организма была осознана более столетия назад, когда гибель людей от так называемой аддисоновой болезни удалось твердо связать с недостаточностью коры надпочечников. Позже было обнаружено, что ее клетки секретируют ряд стероидных гормонов, оказывающих разнообразное влияние на функции организма, причем механизм их действия до сих пор не совсем ясен. Из коры надпочечников млекопитающих выделено около 50 стероидов. Некоторые из них, по-видимому, не обладают гормональной активностью; другие (содержащиеся в небольших количествах) химически очень близки к половым гормонам гонад; третьи — это специфические гормоны коры надпочечников; около шести из них — важнейшие. В целом гормоны коркового вещества надпочечников позволяют организму выдерживать длительные внешние стрессы, а гормоны мозгового вещества (см. ниже) — краткие критические ситуации.

Специфические стероидные гормоны коркового вещества (адренокортикостероиды) делятся на две основные группы. Глюкокортикоиды включают кортизол, кортизон, кортикостерон и др. Функции их разнообразны: в первую очередь стимуляция расщепления белков, накопление гликогена в печени и увеличение концентрации глюкозы в крови; таким образом, они действуют как антагонисты инсулина. Глюкокортикоиды присущи всем позвоночным; их синтез и секреция стимулируются адренокортикотропным гормоном. Другая группа — это минералокортикоиды; сюда относятся, в частности, 11-дезоксикортикостерон и альдостерон, усиливающие обратное всасывание натрия и выделение калия в почках. Альдостерон обнаружен у двоякодышащих рыб и тетрапод. Его секреция регулируется не адренокортикотропным гормоном, а ренин-ангиотензиновой системой (см. т. 2, с. 336) и зависит от концентрации в крови калия. Хотя, как только что говорилось, функции двух групп адренокортикостероидов в обмене веществ весьма различны, они все же в некоторой степени перекрываются.

Роль нескольких гормонов коркового вещества в регуляции водно-солевого обмена указывает на возможную связь между этим веществом и почками. Эмбриональное развитие показывает, что такая физиологическая и топографическая близость почки и надпочечника не случайна, а эволюционно обусловлена. Корковое вещество закладывается с каждой стороны тела путем отпочковывания клеточных тяжей от эпителия дорсальной стенки целома медиальнее развивающихся почечных канальцев и латеральнее гонады. Таким образом, ткани почки и коры надпочечника происходят из соседних участков зародышевой мезодермы. Заслуживает внимания и то (см. ниже), что в этой же области формируются эндокринные ткани гонад — только они и кора надпочечников вырабатывают стероидные гормоны.

МОЗГОВОЕ ВЕЩЕСТВО НАДПОЧЕЧНИКОВ И ХРОМАФФИНАЯ ТКАНЬ

От коры надпочечника очень сильно отличаются по происхождению и функции его мозговая часть и гомологи последней у низших позвоночных. Выше было

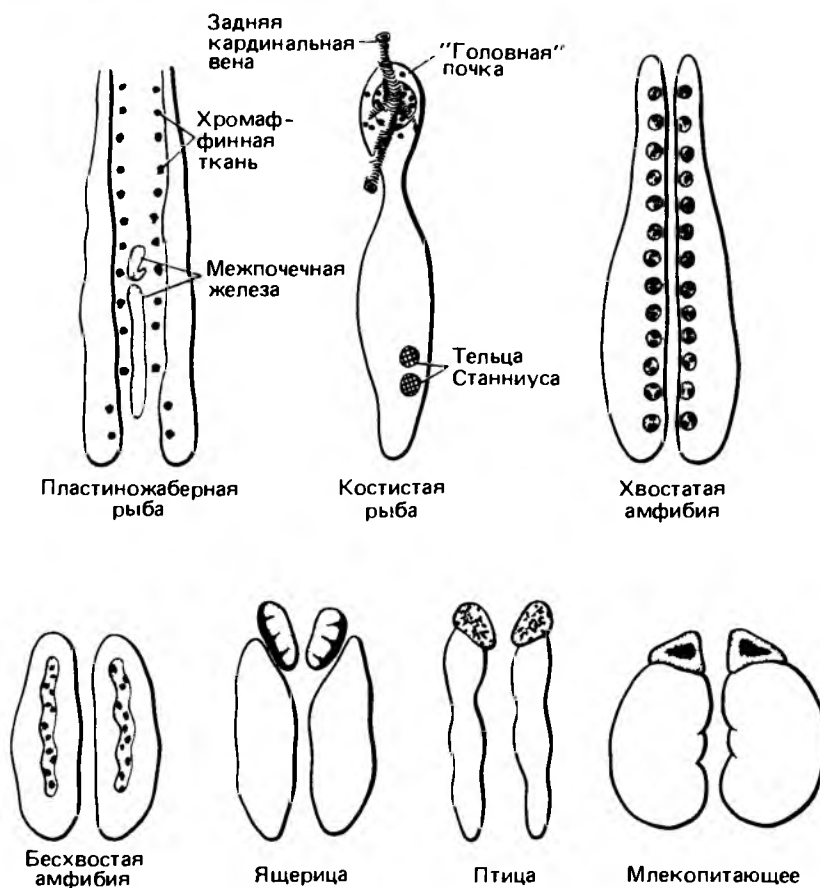


Рис. 441 Строение надпочечников у различных позвоночных. Почки показаны контуром; хромафинная (мозговая) ткань обозначена черным, корковая ткань — точками. У пластиножаберных эти две ткани, как правило, разобщены. У костных рыб они обычно концентрируются в «головных» почках вокруг ветвей задних кардинальных вен; часто они бывают перемешаны. (На основании Gorbman A., Bern H. A. Textbook of Comparative Endocrinology, New York, John Wiley & Sons, 1962.)

показано, что висцеральная двигательная иннервация внутренних органов тела осуществляется особым образом: ее импульсы проходят к гладкой мускулатуре или железам не напрямую, а через постганглионарные нейроны. Клетки мозгового вещества надпочечников и его гомологов (у низших позвоночных) представляют собой именно такие нейроны, сильно видоизмененные для осуществления внутренней секреции.

В теле позвоночных, чаще всего вдоль спинной аорты и рядом с симпатическими ганглиями, разбросаны группы клеток, называемых **хромаффинными**, потому что они легко окрашиваются некоторыми бихроматами. В эмбриогенезе они образуются из клеток, мигрирующих из нервного гребня вниз по ходу висцеральных нервов и, таким образом, имеют такое же происхождение, как и постганглионарные нейроны симпатической системы. У рыб (рис. 442) такие клетки дают мелкие скопления, нередко в комплексе с интерренальной тканью, между почками на дорсальной стенке целома. Их часто (и удачно) называют **параганглиями**, потому что они имеют точно такое же эмбриональное происхож-

дение, что и симпатические ганглии, к которым они могут примыкать, особенно у акул (рис. 402). У тетрапод местами сохраняются такие группы клеток¹, но основная масса хромаффинной ткани сосредоточена в составе компактного надпочечника (исключение — хвостатые амфибии); у амниот он, как правило, расположен на переднем конце почки в виде шапочки. У млекопитающих хромаффинные клетки сконцентрированы в его центре, образуя мозговой слой, а у нижестоящих групп они распределены здесь более диффузно (рис. 441—442).

Скопления хромаффинных клеток иннервируются преганглионарными автономными нервными волокнами; при стимуляции они выделяют в кровь два химически близких вещества — **адреналин** и **норадреналин**, — те же, что выделяются из постганглионарных волокон симпатической системы, однако в первом случае больше адреналина, а во втором — норадреналина. Клетки мозгового вещества надпочечников не похожи на нервные, так как не имеют отростков. Но поскольку они гомологичны постганглионарным симпатическим нейронам, неудивительно, что вырабатывают такие же продукты. Разница в том, что настоящая постганглионарная клетка дает лишь крошечное их количество, воздействующее на ближайшие структуры, а скопление хромаффинных клеток может быстро выделять крупные дозы этих веществ, разносимые кровью по всему телу и производящие сильное одновременное воздействие на все его части, за счет чего организм подготавливается к критической ситуации².

ТЕЛЬЦА СТАННИУСА

У всех костных ганоидов и костистых рыб в составе почек с вентральной их стороны находятся особые небольшие тельца; у остальных костных рыб их нет. Как правило, у костных ганоидов они многочисленны и мелки, а у костистых рыб их меньше, но они крупнее. Хотя раньше их считали гомологами параситовидных желез или коркового вещества надпочечников, судя по всему, это совершенно особые образования; их называют **тельцами Станниуса**. Они формируются из канальцев и протоков зародышевой почки. Их секрет (предположительно, один или несколько гормонов, но не адренокортикостероидной природы), по-видимому, участвует в регуляции водного обмена, кровяного давления и поглощения ионов кальция жабрами.

УРОФИЗ

Точно так же, как у переднего конца центральной нервной системы всех позвоночных образовался особый секреторный участок — **нейрогипофиз**, на заднем ее конце у большинства (если не у всех) рыб возник секреторный орган, названный соответственно **урофизом** (urophysis). Он сильно развит у многих костистых рыб (рис. 443). В хвостовом конце спинного мозга здесь присутствуют круп-

¹ Параганглиями иногда называют тельца, лежащие у млекопитающих на сонных артериях и других артериальных «дугах» спереди от сердца, но в действительности это сенсорные структуры.

² При изучении мозгового вещества надпочечников основное внимание было сосредоточено на этих экстренных обильных выбросах (главным образом адреналина); однако в нормальной ситуации постоянно выделяются те же самые гормоны, хотя и значительно в меньшем количестве.



Рис. 443. Урофиз угря. Задний конец спинного мозга показан так, как будто бы он прозрачен (кроме внутреннего слоя клеток — эпендимы). Видны тела нескольких секреторных нейронов, аксоны, по которым отводится секрет, пузырьковидные расширения кончиков этих аксонов. (По Enami, in Gorbman, Comparative Endocrinology, John Wiley & Sons.)

ные, явно секреторные клетки. От их тел назад тянутся отростки (аксоны), оканчивающиеся наполненными секретом пузырьковидными расширениями. Последние чаще всего сгруппированы на нижней стороне спинного мозга, за счет чего здесь образуется небольшое вздутие, напоминающее бородавку и заметное на препарате невооруженным глазом. У пластиножаберных в хвостовом конце спинного мозга тоже присутствуют секреторные клетки, однако концевых расширений у их аксонов нет, а секрет скапливается просто в пространстве, окружающем окончание последних. Гормоны урофиза, названные **уротензинами**, по-видимому, участвуют в регуляции солевого состава крови.

ПОЛОВЫЕ ГОРМОНЫ

У позвоночных размножение в значительно большей степени, чем любые другие функции организма, регулируется гормонами. Гормоны влияют и на морфологические структуры, и на поведение. Эта тема сама по себе заслуживает целой книги (и такие книги есть), здесь же будут кратко рассмотрены лишь те аспекты этих сложных явлений, которые имеют отношение к морфологии. Действие половых гормонов — звено в целой «цепочке команд». Сами гормоны, синтезируемые гонадами, стимулируют не только развитие вспомогательных структур половой системы, таких, как половые протоки и копулятивные органы, но также и развитие вторичных половых признаков, к числу которых относятся проявления полового диморфизма в оперении у птиц и характере волосяного покрова у млекопитающих, млечные железы последних, а во многих случаях даже размеры и пропорции тела. Но гонады вырабатывают гормоны не чисто спонтанно, а, как отмечено выше, в значительной степени под действием гормонов гипофиза. В свою очередь гипофиз, что также отмечалось выше, находится под сильным влиянием примыкающего к нему гипоталамуса, и, кроме того, в порядке обратной связи — под влиянием гормонов гонад и других органов. Наконец, головной мозг в регуляции связанных с размножением гормональных процессов подвержен сильному воздействию различных факторов, как действующих внутри организма, так и внешних.

Однако здесь мы собираемся, не вдаваясь в эти интересные, но далеко уводящие влияния и взаимодействия, просто и коротко охарактеризовать половые гормоны и вырабатывающие их компоненты гонад.

Все половые гормоны, синтезируемые гонадами, кроме одного ¹, являются стероидами; гормоны, вырабатываемые главным образом в семенниках, называются андрогенами, а в яичниках — эстрогенами. Эти стероидные гормоны, как упоминалось ранее, по химической структуре очень похожи на гормоны коры надпочечников. В сущности они настолько близки, что гонады и кора надпочечников в качестве органов внутренней секреции, так сказать, не могут полностью поделить между собой функции. В составе секрета коры надпочечников можно обнаружить небольшое количество половых гормонов, а в секрете гонад небольшую долю составляют специфические гормоны коры надпочечников. Вдобавок состав секрета мужских и женских гонад отчасти перекрывается: во всех проверенных случаях обнаружено, что семенники секретируют некоторое количество женских половых гормонов, а яичники — мужских.

Сходство гормонов коры надпочечников и гонад объясняется сходством происхождения вырабатывающих их клеток. Все компоненты гонад, кроме собственно половых клеток (которые не вырабатывают гормонов), как было показано (т. 2, с. 117), формируются из мезодермальной выстилки дорсальной стенки целомической полости рядом со средней линией, а клетки коркового вещества надпочечников, как отмечалось выше в этой же главе, — из соседнего участка мезодермы, между гонадой и почкой.

Во всех случаях, когда проводился соответствующий анализ, основными гормонами семенников, т. е. андрогенами, оказались тестостерон и андростендион; из семенника выделены и другие соединения, но, возможно, они являются метаболическими производными этих действенных и, по-видимому, первичных продуктов, которые при экспериментальном введении обычно очень эффективно стимулируют развитие структур и поведения, свойственных самцу. Из гормонов яичников (эстрогенов) основными являются стероидные гормоны: эстрадиол и эстрон; из них первый значительно эффективнее. Какие же клетки гонад вырабатывают эти половые гормоны? В семенниках это делают особые интерстициальные клетки (рис. 307). Они происходят из мезенхимы, не обнаружены у низших хордовых, но имеются у всех позвоночных, хотя и в разном количестве у разных групп; по крайней мере у некоторых форм их количество меняется в течение периода размножения. Эти клетки, как указывает их название, не входят в состав семенных канальцев или пузырьков, а располагаются (вместе с соединительной тканью) в промежутках между ними (т. е. интерстициально). В стенках канальцев или пузырьков помимо половых клеток, дающих сперматозоиды, находятся поддерживающие клетки (клетки Сертоли; рис. 307), которые имеют такое же эмбриональное происхождение, как интерстициальные. Хотя сами клетки Сертоли не вырабатывают гормонов, их секрет связывает андрогены и тем самым поддерживает высокую концентрацию последних внутри семенников.

Некоторое количество интерстициальных клеток (см. рис. 306) может находиться и в яичниках, но большая часть эмбриональной ткани, из которой они образуются, превращается в фолликулярные клетки, снабжающие питательными ве-

¹ Это женский гормон — белок релаксин, который у млекопитающих разрыхляет тазовый симфиз, облегчая рождение детенышей; у нижестоящих позвоночных он тоже участвует в регуляции процессов размножения. На самом деле он представляет собой исключение и в том, что вырабатывается не только яичником, но также маткой и плацентой.

ществами развивающиеся яйцеклетки. Помимо этого, фолликулярные клетки являются основным источником эстрогенов, которые секретируются также присутствующими в небольшом количестве интерстициальными клетками.

В яичниках кроме первичных половых гормонов может происходить образование дополнительных стероидных гормонов. По выходе яйцеклетки из яичника вмещающий ее фолликул, казалось бы, должен сразу дегенерировать. Так происходит во многих группах позвоночных, однако у млекопитающих хорошо выражена задержка дегенерации опустевших фолликулов. При этом фолликулярные клетки сохраняются долго, увеличиваясь в размерах и приобретая желтый цвет. Такие гипертрофированные клетки заполняют опустевший фолликул, образуя желтое тело (*corpus luteum*). Оно секретирует важный стероидный гормон млекопитающих — прогестерон, который подготавливает эпителий матки к имплантации яйцеклетки и, если оплодотворение и имплантация произошли, стимулирует развитие плаценты. Желтое тело и его гормональная активность изучались главным образом у млекопитающих, для которых характерно развитие плаценты, однако известно, что и у пластиножаберных после опустошения фолликула из него формируется желтое тело, по-видимому, также вырабатывающее прогестерон. Более того, несмотря на то что у других позвоночных такое желтое тело не формируется, у некоторых из них (в первую очередь у птиц) в яичнике все же обнаружен прогестерон. Некоторые пластиножаберные и низшие тетраподы являются живородящими, но вообще важных специфических функций прогестерона у низших позвоночных не обнаружено. Это, по-видимому, означает, что здесь мы встречаемся с процессом гормональной эволюции: вероятно, прогестерон исходно был практически бесполезным продуктом, но позже нашел применение в процессах жизнедеятельности организма и, наконец, у млекопитающих стал важным гормоном.

Плаценту млекопитающих и ее функции уместнее рассматривать в учебнике по эмбриологии позвоночных, чем по анатомии. Однако мы все же упомянем, что у млекопитающих в течение беременности сама плацента служит органом внутренней секреции, вырабатывая ряд стероидов. В число этих стероидов входят не только эстрогены и прогестерон, но также и специфический гормон плаценты — хорионический гонадотропин, который играет важную роль в поддержании беременности. Обычные тесты на беременность основаны на выявлении этого гормона в моче.

ГАСТРОИНТЕСТИНАЛЬНЫЕ ГОРМОНЫ

В желудке и кишечнике синтезируются гормоны, которые участвуют в регуляции пищеварения. Однако здесь все происходит несколько иначе, чем в уже рассмотренных в этой главе случаях. Если большая часть гормонов образует взаимозависимую систему, часто подавляя секрецию и уравнивая действие друг друга, то выделение гастроинтестинальных (желудочно-кишечных) гормонов, по-видимому, не подвержено влиянию других гормонов, и даже гормонов, принадлежащих к этой же группе. Кроме того, их вырабатывают не специальные железы внутренней секреции, а ткани, которые выполняют также и другие функции. Почти все сведения об этих гормонах касаются только млекопитающих. Некоторые данные свидетельствуют о наличии гастроинтестинальных гормонов

у представителей других классов позвоночных, однако об их физиологии у этих классов известно мало.

Слизистая оболочка пилорической части желудка в ответ на попадание пищи вырабатывает гормон **гастрин**, который уносится кровью к дну желудка, где стимулирует секрецию соляной кислоты. Попадание пищи в передний отдел тонкой кишки вызывает выделение его слизистой оболочкой в кровь полипептида **секретин**, стимулирующего подачу в кишечник сока поджелудочной железы, а также в некоторой степени подачу желчи и секрецию кишечных соков. Обнаружен и второй кишечный гормон — **панкреозимин-холецистокинин**, который стимулирует образование ферментов поджелудочной железой, т. е. обогащение ее сока, а также опорожнение желчного пузыря. Секреция этого гормона, как и предыдущего, вызывается попаданием пищи (особенно жирной) в кишку. Существование трех упомянутых гастроинтестинальных гормонов установлено с достаточной степенью достоверности; изучены их химические и физиологические характеристики, по крайней мере частично. На основании физиологических эффектов утверждается существование и других подобных гормонов, но сами эти гормоны еще не выявлены.

НЕСТАНДАРТНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ГОРМОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

В заключение мы кратко остановимся на веществах и структурах, примыкающих к гормональной системе. Например, пептид **ангиотензин** очень эффективно стимулирует повышение кровяного давления. Он появляется в крови главным образом в результате деятельности почек, однако сами почки этот «гормон» не вырабатывают. Почечный фермент **ренин** вызывает химические превращения белков крови, в результате чего в конце концов образуется этот «гормон». Существуют данные, что образование эритроцитов происходит под влиянием некоего гормонального фактора, и что в этом процессе каким-то образом участвуют почки. Тучные клетки, упомянутые при рассмотрении соединительной ткани, секретируют такие важные вещества, как гепарин, гистамин и серотонин; расширив определение, можно было бы считать их одноклеточными эндокринными органами.

В организме существует ряд структур, которые гистологически выглядят как железы; на этом основании предполагается, что они выполняют эндокринные функции, несмотря на то что этому нет убедительных доказательств. Из таких структур чаще всего упоминаются **пинеальный** и **парапинеальный** органы, которые обычно сохраняются, даже утратив свою исходную зрительную функцию, как, например, **пинеальный орган млекопитающих** (т. 2, с. 227). У акул и бесхвостых амфибий **пинеальный орган**, хотя и прикрыт снаружи другими тканями, но еще содержит сенсорные клетки и функционирует как фоторецептор. У млекопитающих этого не наблюдается, однако **пинеальный орган** получает информацию о том, светло или темно, по автономным нервам и содержит секреторные клетки, которые вырабатывают гормон **мелатонин**. Последний назван так потому, что при инъекции головастикам он вызывает посветление кожи за счет сосредоточения зерен пигмента в меланофорах; но кроме того, секрет **пинеального органа** у млекопитающих и некоторых других позвоночных влияет на гонады, обычно подавляя их развитие. Одни данные свидетельствуют о том, что **мелатонин** действует на гонады непосредственно, другие — что через посредство полипептидов. По-види-

мому, нам предстоит еще очень многое узнать о функциях этого по существу представляющим рудиментарного органа.

Выше отмечалось, что главной функцией тимуса является установление иммунного статуса организма; предполагается, что тимус также выделяет в кровь некий фактор, который стимулирует дифференцировку лимфоидных стволовых клеток. Отметим, что и ультимобранхиальные тельца, отпочковывающиеся от последней пары жаберных карманов, тоже выполняют эндокринную функцию. У млекопитающих во взрослом состоянии они погружены в ткань щитовидной и паращитовидных желез. В ультимобранхиальных тельцах позвоночных, паращитовидных железах тетрапод и щитовидной железе млекопитающих присутствуют С-клетки, вырабатывающие кальцитонин. В этих органах С-клетки происходят не из жаберного эпителия, как остальная их ткань, а из клеток нервного гребня, о чем упоминалось выше.

Приложение 1

КРАТКИЙ ОЧЕРК КЛАССИФИКАЦИИ ХОРДОВЫХ

Предлагаемый здесь краткий обзор системы хордовых нужен прежде всего для того, чтобы учащийся мог самостоятельно найти в этой системе место для любой формы, упоминаемой в книге. Поэтому мы не стремились перечислять в этом Приложении роды или даже семейства позвоночных, а во многих случаях не упоминаем и отряды с подотрядами, если эти таксоны не представляют интереса для наших конкретных целей. Однако мы приводим важнейшие вымершие таксоны, хотя об их анатомии можно судить только по скелетам.

Следует сделать несколько существенных замечаний, касающихся крупнейших групп, упоминаемых в конспекте. 1) Оболочников и бесчерепных (иногда включая и полухордовых) нередко называют **Protochordata** или низшими хордовыми, противопоставляя их **позвоночным (Vertebrata)**. 2) Термин **Gnathostomata** (челюстноротые) иногда используют, чтобы противопоставить все высшие группы позвоночных классу **Agnatha** (бесчелюстным). 3) Амфибий и высшие классы четвероногих часто под названием **Tetrapoda** противопоставляют рыбам в широком смысле, называемым в этом случае **Pisces**. 4) В соответствии с особенностями развития зародыша выделяют группы **Amniota** (или первичноназемные), куда входят рептилии, птицы и млекопитающие, и **Anamnia** (первичноводные), объединяющую всех рыб и амфибий.

ТИП NEMICHORDATA — ПОЛУХОРДОВЫЕ

Хорда или спинной нервный тяж не развиты или развиты слабо. Возможно, это особый тип, связанный, однако, очень близким родством с **Chordata**.

КЛАСС PTEROBRANCHIA — ПЕРИСТОЖАБЕРНЫЕ

Просто устроенные, прикрепленные животные, по внешнему виду напоминающие растения и собирающие корм с помощью покрытых ресничками лофофоров (рис. 8, А, Б).

КЛАСС ENTEROPNEUSTA — КИШЕЧНОДЫШАЩИЕ

Баланоглоссы — червеобразные животные, ведущие роющий образ жизни, с хорошо развитыми жаберными щелями (рис. 8, Е).

ТИП CHORDATA — ХОРДОВЫЕ

ПОДТИП UROCHORDATA — ЛИЧИНОЧНОХОРДОВЫЕ, ИЛИ ОБОЛОЧНИКИ

Хорда и нервный тяж нередко хорошо развиты у личиночных форм; взрослые формы — сидячие или свободноплавающие; наиболее заметной структурой у них является сложно устроенный жаберный аппарат (рис. 6; 8, В, Г, Д).

ПОДТИП CERHALOCHORDATA — БЕСЧЕРЕПНЫЕ, ИЛИ ГОЛОВОХОРДОВЫЕ

Сюда относится ланцетник (*Branchiostoma*), имеющий во взрослом состоянии хорошо развитые хорду, спинной мозг и жаберные щели (рис. 4).

ПОДТИП VERTEBRATA — ПОЗВОНОЧНЫЕ

Как правило, имеют развитый позвоночник, череп, мозг и почки.

КЛАСС AGNATHA — БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ¹

* Отряд <i>Osteostraci</i> — костнощитковые	} Большой частью, закованные в панцирь формы (кембрий — девон); у таких хорошо известных представителей, как <i>Serphalaspis</i> , были хорошо развиты жабры; по-видимому, придонные фильтрующие организмы (рис. 18, 19, 21).
* Отряд <i>Anaspida</i> — бесщитковые	
* Отряд <i>Heterostraci</i> — разнощитковые	
* Отряд <i>Coelolepida</i> — телодонты ²	

Отряд *Petromyzontia* — миноги. Пресноводные или морские формы, «паразитирующие» или хищничающие на других рыбах; их часто объединяют с другим отрядом (миксинами) под названием круглоротые или Cyclostomata (рис. 16, В).

Отряд *Muxinoidea* — миксины. Морские падалыщики (рис. 16, А, Б).

КЛАСС ELASMOBRANCHIOMORPHI — ПЛАСТИНОЖАБЕРНООБРАЗНЫЕ

Хрящевые рыбы и некоторые более примитивные их костные родичи

*** Подкласс Placodermi — панцирные рыбы**

Имели челюсти; тело было, как правило, покрыто тяжелым костным панцирем; плавники нередко имели своеобразное строение; почти исключительно девонские формы.

Отряд *Arthrodira* — артродиры. Хищники; часто с хорошо развитым суставным сочленением между панцирем, покрывающим голову, и грудным панцирем (рис. 22, А, Б).

Отряд *Ptyctodontida* — птиктодонты. Питались моллюсками, дробя их раковины; внешний вид напоминал цельноголовых (*Holocephali*) (рис. 22, Е).

Отряд <i>Phyllolepida</i>	} Причудливые, обычно уплощенные формы; наблюдается тенденция к сокращению массы костей; на первый взгляд несколько напоминали современных скатов (рис. 22, В—Д)
Отряд <i>Petalichthyida</i>	
Отряд <i>Rhenanida</i>	

Отряд *Antiarchi* — антиархи. Мелкие донные рыбы с костным панцирем, закрывающим грудные плавники (рис. 22, Ж).

Подкласс Chondrichthyes — хрящевые рыбы

ИНФРАКЛАСС ELASMOBRANCHII — ПЛАСТИНОЖАБЕРНЫЕ. Акулы и родственные им формы; верхняя челюсть не срастается с черепной коробкой, жаберные щели открываются наружу отдельными отверстиями, зубы относительно быстро замещаются (сменяются).

¹ Звездочкой отмечены вымершие группы.

² Современное название — *Thelodontia*. — Прим. перев.

* *Отряд Cladoselachii* — *кладоселахии*. Примитивные палеозойские акулы (рис. 24, А).

* *Отряд Pleuracanthodii* — *плевраканты*. Своеобразные пресноводные палеозойские акулы; для плавников характерно узкое основание (рис. 24, Б).
Отряд Selachii — *акулы*. Типичные акулы, известные с палеозоя по современную эпоху; имеются копулятивные придатки (рис. 24, В).

Отряд Batoidea — *скаты*. Уплощенные, в целом сходные с акулами формы (рис. 24, Г).

ИНФРАКЛАСС BRADYODONTI — БРАДИОДОНТЫ. Химеры и близкие к ним формы. Зубы сменяются не столь быстро, как у пластиножаберных; жаберы покрыты жаберной крышкой.

* **НАДОТРЯД PARASELACHII — ПАРАСЕЛАХИИ.** Малоизученные вымершие формы с многочисленными зубами; челюсти прикрепляются разными способами (рис. 25, А).

НАДОТРЯД HOLOSEPHALI — ЦЕЛЬНОГОЛОВЫЕ. Верхняя челюсть срастается с черепной коробкой; зубы в виде пластинок, служащих для раздавливания.

Известно несколько малоизученных вымерших отрядов (рис. 25, Б).

Отряд Chimaeriformes — *химеры* (рис. 25, В).

КЛАСС OSTEICHTHYES — КОСТНЫЕ РЫБЫ

Этот класс обычно называют костными рыбами, хотя костная ткань имеется и у представителей многих других групп рыб (рис. 28).

Подкласс Acanthodii — акантоды

«Колючие акулы»; палеозойские формы с невыясненными родственными связями: когда-то их относили к панцирным рыбам, однако не исключено, что они ближе предкам Osteichthyes (рис. 27).

Подкласс Actinopterygii — лучеперые

НАДОТРЯД CHONDROSTEI — ХРЯЩЕВЫЕ ГАНОИДЫ. Примитивные лучеперые рыбы с гетероцеркальным хвостом, представлены разнообразными, главным образом палеозойскими, палеонисками и современными многоперами, осетрами и веслоносами (рис. 32, 33).

НАДОТРЯД HOLOSTEI — КОСТНЫЕ ГАНОИДЫ. Преобладали среди лучеперых в мезозое; имели укороченный гетероцеркальный хвост; известны лишь две ныне живущие формы — *Amia* и *Lepidosteus* (рис. 34).

НАДОТРЯД TELEOSTEI — КОСТИСТЫЕ РЫБЫ. Доминируют в кайнозое и в современную эпоху; хвост гомоцеркальный. Известно много тысяч видов; разные авторы насчитывают среди костистых рыб от 6 до почти 50 отрядов (рис. 36, 38).

Подкласс Sarcopterygii — мясистолапастные

Формы, имеющие мясистые основания плавников. Иногда их называют Choanichthyes.

Отряд Crossopterygii — *кистеперые*. Хищные формы; верхняя челюсть не срастается с черепной коробкой.

* **ПОДОТРЯД RHIPIDISTIA.** Палеозойские рыбы, давшие, по-видимому, начало четвероногим (Tetrapoda) (рис. 29, А).

ПОДОТРЯД COELACANTHIFORMES. Уклоняющиеся морские формы, к которым относится и ныне живущая латимерия (рис. 29, Б).

Отряд Dipnoi — двоякодышащие. Имеют легкие. Известны с палеозоя до настоящего времени; питаются моллюсками; верхняя челюсть слилась с черепной коробкой; нередко имеются широкие пластинчатые зубы (рис. 30).

КЛАСС AMPHIBIA — ЗЕМНОВОДНЫЕ

Четвероногие животные, не имеющие амниотической оболочки в яйце (рис. 39).

* Подкласс Labyrinthodontia — лабиринтодонты

Примитивные формы, у которых тела позвонков сформированы плевроцентами и интерцентами.

Отряд Ichthyostegalia — ихтиостеги. Наиболее древние амфибии, жившие в позднем девоне и в миссисипском периоде и сохранявшие хвостовой плавник, подобный рыбьему (рис. 41, А).

Отряд Temnospondyli — темноспондилы. Крупные земноводные, широко представленные в карбоне, перми и триасе; интерцентр у них был крупнее плевроцентра (рис. 41, Б, В).

Отряд Anthracosauria — антракозавры. Относительно редкие палеозойские формы; плевроцентр крупнее интерцентра. Сюда относились предки пресмыкающихся (рис. 41, Г).

* Подкласс Lepospondyli — тонкопозвонковые

Палеозойские формы, у которых тела позвонков иногда образовывали единую структуру, часто по форме напоминавшую катушку.

Отряд Aistopoda — аистоподы. Безногие змееподобные земноводные (рис. 40, А).

Отряд Nectridea — нектридеи. Напоминающие саламандр формы, иногда с «рожками» (рис. 40, В).

Отряд Microsauria — микрозавры. Амфибии, еще больше напоминающие саламандр (рис. 40, Б).

Отряд Lysorophia — лисорофы. Формы с редуцированными конечностями и крайне видоизмененным черепом.

Подкласс Lissamphibia — голые амфибии

Современные земноводные с гладкой кожей.

Отряд Anura — бесхвостые амфибии. Лягушки и жабы; приспособлены к передвижению прыжками.

Отряд Urodela — хвостатые амфибии. Саламандры и тритоны; форма тела примитивна, однако утрачены многие примитивные признаки.

Отряд Gymnophiona — червяги. Червеобразные роющие земноводные, живущие в тропиках; их называют также Apoda (безногие).

КЛАСС REPTILIA — ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

Амниоты, однако не имеющие прогрессивных признаков, свойственных птицам или млекопитающим (например, перьевой или волосистой покров; рис. 42).

Подкласс Anapsida — анапсиды

Формы, не имеющие височных ям.

* *Отряд Cotylosauria — котилозавры.* Примитивные рептилии «исходного» типа, жившие в конце палеозоя и в триасе (рис. 43, А).

Отряд Testudines — черепахи. Сухопутные и водные черепахи с костным панцирем; другие названия того же отряда — *Chelonia* и *Testudinata* (рис. 43, Б, В).

Подкласс *Lepidosauria* — лепидозавры

Первично диапсидный череп (т. е. череп, имеющий две височные дуги); специализированные признаки архозавров отсутствуют.

* *Отряд Eosuchia* — эозухии. Древние диапсидные рептилии из перми и триаса.

Отряд Rhynchocephalia — клювоголозовые. Сюда относятся современная гаттерия, обитающая в Новой Зеландии, и родственные ей ископаемые формы (рис. 46, А).

Отряд Squamata — чешуйчатые. Формы с редуцированными височными дугами.

ПОДОТРЯД LACERTILIA — ЯЩЕРИЦЫ. Примитивные, чрезвычайно разнообразные пресмыкающиеся, в том числе немало безногих форм (рис. 46, Б).

ПОДОТРЯД AMPHISBAENIA — АМФИСБЕНЫ. Специализированные, как правило, лишенные конечностей роющие формы (рис. 46, В).

ПОДОТРЯД SERPENTES — ЗМЕИ. Безногие рептилии (рис. 46, Г).

Подкласс *Archosauria* — архозавры

Рептилии с диапсидным черепом, обычно с дополнительными ямами на черепе и адаптациями к передвижению на двух ногах (рис. 47).

* *Отряд Thecodontia* — псевдозухии. Триасовые предки динозавров, птиц и прочих групп (рис. 48, А).

Отряд Crocodilia — крокодилы и аллигаторы. Сохранившиеся представители примитивных архозавров, ведущие земноводный образ жизни (рис. 48, Б).

* *Отряд Pterosauria* — летающие ящеры. Мезозойские рептилии с перепончатыми крыльями; их часто называют птеродактилями (рис. 48, Д).

* *Отряд Saurischia* — ящеротазовые. Динозавры рептилийного облика с трехлучевым тазом (рис. 48, В).

ПОДОТРЯД THEROPODA — ТЕРОПОДЫ. Двунogie плотоядные динозавры.

ПОДОТРЯД SAUROPODOMORPHA — ЗАУРОПОДЫ. Самые крупные среди четвероногих травоядных.

* *Отряд Ornithischia* — птицетазовые. «Птицеобразные» динозавры с 4-лучевым тазом; исключительно травоядные формы (рис. 48, Г).

ПОДОТРЯД ORNITHOPODA — ОРНИТОПОДЫ. Двунogie рептилии без панциря.

ПОДОТРЯД STEGOSAURIA — СТЕГОЗАВРЫ. Четвероногие ящеры с непарными пластинками вдоль спины.

ПОДОТРЯД ANKYLOSAURIA — АНКИЛОЗАВРЫ. Еще одна группа четвероногих рептилий, имевших панцирь.

ПОДОТРЯД CERATOPSIA — РОГАТЫЕ ДИНОЗАВРЫ. По внешнему виду несколько напоминали носорогов.

* Подкласс *Euryapsida* — синаптозавры

По-видимому, сборная группа, включавшая разнообразных по облику рептилий с единственной дорсальной височной ямой с каждой стороны. Классификация в настоящее время является предметом жарких споров; используются также названия *Parapsida* и *Synaptosauria*.

Отряд Araeoscelidia — ареосцелидии. Объединяет ряд не особенно понят-

ных наземных форм, главным образом напоминавших обликом ящериц; их же иногда называют *Protorosauria* (рис. 45, А).

Отряд Sauropterygia — *завроптеригии*. Плезиозавры и близкие к ним формы, населявшие мезозойские моря; конечности модифицированы в мощные ласты (рис. 45, В).

Отряд Placodontia — *плакодонты*. Панцирные морские триасовые формы, питавшиеся моллюсками (рис. 45, Б).

Отряд Ichthyosauria — *ихтиозавры (рыбоящеры)*. По комплексу адаптаций к жизни в морях очень напоминают дельфинов из класса млекопитающих (рис. 45, Г).

* Подкласс Synapsida — звероподобные

По многим чертам организации похожи на млекопитающих; с каждой стороны черепа — одна височная яма (боковая).

Отряд Pelycosauria — *пеликозавры*. Примитивные карбоновые и пермские формы, часто очень похожие на котилозавров, однако с височными ямами (рис. 52, А).

Отряд Therapsida — *терапсиды*. Продвинутые формы, часто очень похожие на млекопитающих; жили в конце перми и в триасе (рис. 52, Б).

КЛАСС AVES — ПТИЦЫ

Крылатые потомки архозавров, покрытые перьями и способные поддерживать постоянную температуру тела.

* Подкласс Archaeornithes — древние птицы

Представлен археоптериксом — юрской птицей, по строению скелета близкой к рептилиям, но имевшей перья (рис. 49, А).

Подкласс Neornithes — новые птицы

Все остальные птицы; скелет «модернизован» (рис. 51).

* **НАДОТРЯД ODONTOGNATHAE — ЗУБАСТЫЕ ПТИЦЫ.** Жили в меловом периоде (рис. 49, Б).

НАДОТРЯД PALAEOGNATHAE — ДРЕВНЕЁБНЫЕ ПТИЦЫ. Страусоподобные, или бескилевые; крылья, как правило, редуцированы, скелет относительно примитивен. Не исключено, что это сборная группа (рис. 50).

НАДОТРЯД NEOGNATHAE — НОВОНЁБНЫЕ ПТИЦЫ. Сюда относятся все остальные птицы, которых разделяют на большое число самостоятельных отрядов, но в основном однородные по строению тела.

КЛАСС MAMMALIA — МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Животные, покрытые шерстью, выкармливающие детенышей молоком; в нижней челюсти всего по одной кости с каждой стороны (рис. 53).

Подкласс Prototheria — первозвери

Примитивные млекопитающие, выделяемые на основе ряда анатомических особенностей — маленькой крылоклиновидной кости (алисфеноида) и отсутствия трехбугорчатых зубов.

ИНФРАКЛАСС ALLOTHERIA — АЛЛОТЕРИИ. Черепная коробка увеличена, скуловых костей нет.

Отряд Monotremata — *однопроходные*. Утконос и ехидны из Австралии и с о. Новая Гвинея.

* *Отряд Multituberculata* — *многобугорчатые*. Известны с юры до эоцена; возможно, по образу жизни напоминали более поздних грызунов.

* **ИНФРАКЛАСС EOTHERIA — ЭОТЕРИИ.**

Отряд Triconodonta — *трехбугорчатые*

Отряд Docodonta — *докодонты*

} Малоизученные, мелкие
примитивные млекопитающие.

Подкласс Theria — звери

Типичные млекопитающие с хорошо развитыми крылоклиновидными костями (алисфеноидами).

* **ИНФРАКЛАСС PATRIOTHERIA — ПАТРИОТЕРИИ.** Мелкие примитивные предковые формы.

Отряд Symmetrodonta — *симметродонты*. Формы с примитивными зубами.

Отряд Pantotheria — *пантотерии*. Формы с трехбугорчатыми зубами, предки высших млекопитающих.

ИНФРАКЛАСС METATHERIA — НИЗШИЕ, ИЛИ СУМЧАТЫЕ, ЗВЕРИ.

Детеныши рождаются на свет на очень ранней стадии развития (сильно недоразвитыми) (рис. 54).

Отряд Polyprotodonta — *полипротодонты*. Примитивные, главным образом плотоядные формы, в том числе американские опоссумы и многие австралийские представители; их называют также *Marsupicarnivora*.

Отряд Peramelida — *бандикуты, или сумчатые барсуки*. Всеядные австралийские формы.

Отряд Caenolestidea — *ценолесты*. Хищные южноамериканские животные, большей частью вымершие.

Отряд Diprotodonta — *дипротодонты*. Травоядные австралийские сумчатые, такие, как вомбаты и кенгуру.

ИНФРАКЛАСС EUTHERIA — ВЫСШИЕ, ИЛИ ПЛАЦЕНТАРНЫЕ ЗВЕРИ (рис. 55)

Отряд Insectivora — *насекомоядные*. Включает ряд примитивных плацентарных чаще всего мелких размеров и питающихся насекомыми.

ПОДОТРИАД PROTEUTHERIA — ПРОТЕВТЕРИИ. Очень примитивные ископаемые формы и немногочисленные современные группы, в том числе тупайи (рис. 56, А).

ПОДОТРИАД MACROSCELIDEA — ПРЫГУНЧИКИ. Живут в Африке (рис. 56, Б).

ПОДОТРИАД DERMOPTERA — ШЕРСТОКРЫЛЫ, ИЛИ КАГУАНЫ.

ПОДОТРИАД LIPOTYRNIA — ЛИПОТИФЛЫ. Кроты, землеройки, ежи и родственные им формы (рис. 56, В, Г, Е).

ПОДОТРИАД ZALAMBODONTA — ЗАЛАМБДОДОНТЫ. Небольшая группа насекомоядных со своеобразными зубами (рис. 56, Д).

* *Отряд Tillodontia* — *тиллодонты*. Крупные уклоняющиеся древние травоядные животные.

* *Отряд Taeniodonta* — *тениодонты*. Очень крупные, архаичные, несколько напоминающие грызунов.

Отряд Chiroptera — *рукокрылые*. Единственная группа настоящих летающих зверей.

ПОДОТРИАД MEGACHIROPTERA — КРЫЛАНЫ. Крупные формы, питающиеся плодами.

ПОДОТРИАД MICROCHIROPTERA — ЛЕТУЧИЕ МЫШИ. Обыкновенные мелкие представители.

Отряд Primates — *приматы* (рис. 57).

* ПОДОТРЯД *PLESIADAPOIDEA* — ПЛЕЗИАДАПОИДЫ. Раннетретичные формы, адаптациями напоминающие грызунов; организация в целом недостаточно понятна.

ПОДОТРЯД *LEMUROIDEA* — ЛЕМУРЫ, ИЛИ ПОЛУОБЕЗЬЯНЫ.

ПОДОТРЯД *TARSIOIDEA* — ДОЛГОПЯТЫ. Современные и вымершие долгопята; занимают промежуточное положение между лемурами и обезьянами.

ПОДОТРЯД *PLATYRRHINI* — ШИРОКОНОСЫЕ ОБЕЗЬЯНЫ. Южноамериканские капуцины и игрунки (мармозетки); ноздри открываются в стороны.

ПОДОТРЯД *SATARRHINI* — УЗКОНОСЫЕ ОБЕЗЬЯНЫ. Мартышки, павианы, человекообразные обезьяны и человек; ноздри открываются вниз. Обезьяны Старого Света.

* Отряд *Creodonta* — креодонты. Архаичные хищники.

ПОДОТРЯД *DELTAHERIDIA* — ДЕЛЬТАТЕРИИ. Мелкие формы, похожие на насекомых.

ПОДОТРЯД *HYAENODONTIA* — ГИЕНОДОНТЫ. Крупные хищники.

Отряд *Carnivora* — настоящие хищные (рис. 58).

ПОДОТРЯД *FISSIPEDIA* — наземные хищные.

* ИНФРАОТРЯД *MIACOIDEA*. Вымершие предки современных форм.

ИНФРАОТРЯД *AELUROIDEA*. Кошки и близкие формы, в том числе виверры, мангусты, гиены и т. п.; используется также название *Feloidae*.

ИНФРАОТРЯД *ARCTOIDEA*. Собаки и родственные группы, в том числе куницы, скунсы, выдры, еноты, медведи и т. п.; их называют также *Canoidea*.

ПОДОТРЯД *PINNIPEDIA* — ЛАСТОНОГИЕ. Морские хищники: тюлени, морские львы и моржи.

* Отряд *Condylarthra* — кондилартры, или сложносочленовные. Прimitивные формы, вероятно, являющиеся предками копытных и многих родственных групп (рис. 59, А).

* Отряд *Pantodonta*

* Отряд *Dinocerata*

* Отряд *Embrithopoda*

* Отряд *Notoungulata*

ПОДОТРЯД *NOTIOPROGONIA*

ПОДОТРЯД *TOXODONTIA*

ПОДОТРЯД *TYROTHERIA*

* Отряд *Xenungulata*

* Отряд *Pyrotheria*

* Отряд *Astrapotheria*

* Отряд *Litopterna*

Все эти группы — древние копытные в самом широком смысле; первые два отряда характерны главным образом для Северного полушария, третий — африканский, а остальные — южноамериканские (рис. 59, Б—Д).

Отряд *Hyracoidea* — даманы. Живут в Африке и на Ближнем Востоке, внешне напоминают кроликов, но на самом деле относятся к копытным; по-видимому, этот отряд и два следующих образуют группу родственных форм и имеют африканское происхождение.

Отряд *Proboscidea* — хоботные. Слоны и близкие формы.

* ПОДОТРЯД *MOERITHERIOIDEA* — МЕРИТЕРИИ. Древние африканские родственники слонов.

ПОДОТРЯД *EUELEPHANTOIDEA* — НАСТОЯЩИЕ СЛОНЫ. Слоны, мамонты и мастодонты.

- * ПОДОТРЯД *DEINOTHERIOIDEA* — ДИНОТЕРИИ. Слоноподобные животные с загнутыми нижними бивнями.
- Отряд *Sirenia* — сирены. Морские коровы, ламантины и дюгони — водная боковая ветвь одного из эволюционных стволов копытных.
- * Отряд *Desmostylia* — десмостилии. В целом близки к сиренам.
- Отряд *Perissodactyla* — непарнокопытные (рис. 60).
 - ПОДОТРЯД *HIPPMORPHA* — ЛОШАДЕОБРАЗНЫЕ. Лошадиные и разнообразные ископаемые формы, включая титанотериев — крупных неповоротливых рогатых копытных.
 - * ПОДОТРЯД *ANCYLOPODA* — АНЦИЛОПОДЫ, ИЛИ ХАЛИКОТЕРИИ. Своеобразные, внешне похожие на лошадей копытные, имевшие, однако, когти.
 - ПОДОТРЯД *CERATOMORPHA* — НОСОРОГООБРАЗНЫЕ. Тапиры, носороги и подобные им животные.
- Отряд *Artiodactyla* — парнокопытные (рис. 61)
 - * ПОДОТРЯД *PALAEODONTA* — ПАЛЕОДОНТЫ. Предковые формы.
 - ПОДОТРЯД *SUINA* — СВИНЬИ. Относительно примитивные формы с простым желудком и бунодонтными зубами; свиньи и родственные группы, например гиппопотамы.
 - ПОДОТРЯД *RUMINANTIA* — ЖВАЧНЫЕ. Продвинутые копытные со сложным желудком и селенодонтными зубами.
 - ИНФРАОТРЯД *TYLOPODA* — МОЗОЛЕНОГИЕ. Верблюды и ряд вымерших групп; в некоторых отношениях занимают промежуточное положение между *Suina* и *Rescora*.
 - ИНФРАОТРЯД *RESCORA*. Продвинутые жвачные, часто с рогами (нередко ветвящимися): олени, жирафы, вилорог, антилопы, быки, бараны, козлы и т. п.
- Отряд *Edentata* — неполнозубые. Южноамериканская группа, называемая также *Xenarthra*.
 - ПОДОТРЯД *PILOSA* — ШЕРСТИСТЫЕ НЕПОЛНОЗУБЫЕ.
 - * ИНФРАОТРЯД *GRAVIGRADA* — ЗЕМЛЯНЫЕ ЛЕНИВЦЫ.
 - ИНФРАОТРЯД *TARDIGRADA* — ДРЕВЕСНЫЕ ЛЕНИВЦЫ
 - ИНФРАОТРЯД *VERMILINGUA* — МУРАВЬЕДЫ. Южноамериканская группа.
 - ПОДОТРЯД *LORICATA* — БРОНЕНОСЦЫ. Покрывают панцирем из пластин; сюда же относятся ископаемые глиптодонты.
- Отряд *Pholidota* — ящеры, или панголины. Обитают в Старом Свете, питаются муравьями.
- Отряд *Tubulidentata* — трубкозубы. Капский трубкозуб из Южной Африки — еще один представитель «муравьедов».
- Отряд *Cetacea* — китообразные. Возможно, состоит из двух независимых по происхождению групп.
 - * ПОДОТРЯД *ARCHAEOCETI* — ДРЕВНИЕ КИТЫ. Вероятно, предковые формы.
 - ПОДОТРЯД *ODONTOCETI* — ЗУБАТЫЕ КИТЫ. Кашалоты, дельфины, морские свиньи и т. п.
 - ПОДОТРЯД *MYSTICETI* — УСАТЫЕ КИТЫ. Огромные животные, питающиеся путем фильтрации воды.
- Отряд *Rodentia* — грызуны. Сюда входят млекопитающие с грызущими резцами (кроме зайцеобразных); их классификация очень слабо разработана и предлагаемый здесь конспект основан на старой и в высшей степени упрощенной схеме.
 - ПОДОТРЯД *PROTROGOMORPHA* — АПЛОДОНТИИ. Примитивные формы; из

современных представителей сюда относится так называемый «горный бобр», не родственник бобрам.

ПОДОТРИД SCIUROMORPHA — БЕЛКООБРАЗНЫЕ. Белки, суслики и родственные им группы.

ПОДОТРИД MYOMORPHA — МЫШЕВИДНЫЕ. Крысы, мыши и огромное число других грызунов.

ПОДОТРИД CAVIOMORPHA — КАВИОМОРФНЫЕ ГРЫЗУНЫ. Морские свинки и многие другие южноамериканские представители, в том числе дикобразы; сюда же, вероятно, следует поместить еще ряд форм из Африки и иных областей Старого Света (в том числе дикобразов).

Отряд Lagomorpha — зайцеобразные. Кролики, зайцы, пищухи; грызущие формы, не имеющие тесного родства с грызунами.

Приложение 2

ЛИТЕРАТУРА

Здесь перечислено несколько весьма полезных общих изданий или изданий по конкретным вопросам или типам животных, обзорные статьи и небольшое число оригинальных статей с описанием экспериментальных работ, а также монографий. Для более полного ознакомления с литературой по любой тематике следует пользоваться двумя важными источниками:

Zoological Record (издание с 1964 г. и по настоящее время; Лондон). В каждом последнем номере года приводится список всех статей, опубликованных в номерах за истекший год. Статьи сгруппированы по конкретным темам, например анатомия, эмбриология и т. д.

Biological Abstracts (издание с 1926 г. и по настоящее время; Филадельфия). Многотомный журнал, содержащий рефераты и перечень статей, публикуемых во всех отраслях биологии.

Общие вопросы

Alexander R. McN. 1975. *The Chordates*. London, Cambridge University Press.

Bolk L., et al., eds. 1931—1939. *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. 6 vols. Berlin and Vienna, Urban und Schwarzenberg. The classic reference for comparative anatomy, with summaries of all that was known to its date.

Bronn H. G., et al. 1874 — date. *Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*. Leipzig and Heidelberg, Winter. A voluminous work by various authors, published in parts, some old, some new, some as yet incomplete, which gives great attention to the anatomy of the various vertebrate groups as well as to classification and distribution.

Cuvier G. 1805. *Leçons d'Anatomie Comparée*. 5 vols. Paris, Baudouin. The first great comparative anatomy.

Gaunt A. S., et al. 1980. Morphology and analysis of adaptation. *Am. Zool.* 20, 213—314. A recent symposium dealing with a variety of topics.

Giersberg H., Rietschel P. 1967—1968. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. 2 vols. Jena, Gustav Fischer. The first two volumes of a proposed three; an excellent and comprehensive work.

Goodrich E. S. 1930. *Studies on the Structure and Development of Vertebrates*. London, The Macmillan Company. A stimulating discussion of many anatomic problems by a first rate authority. Reprinted by Dover Publications, New York, 1958.

Grassé P.-P., ed. 1948 — date. *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*. Paris, Masson et Cie. Not yet complete. Vol. XI treats of lower chordates; vols. XII—XVII of vertebrates.

Gregory W. K. 1951. *Evolution Emerging*. 2 vols. New York, The Macmillan Company. Extremely valuable illustrations, although now somewhat out of date. Reprinted by Arno Press, New York, 1974.

Hildebrand M. 1968. *Anatomical Preparations*. Berkeley and Los Angeles, University of California Press. An excellent book on how to make all sorts of preparations.

Kükenthal W., Krumbach T., eds. 1923 — date. *Handbuch der Zoologie*. Berlin and Leipzig, W. de Gruyter and Company. A huge compendium like the Bronn, also incomplete.

Marinelli W., Strenger A. 1954—1973. *Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere*. Wien, Franz Deuticke. Parts so far issued treat of cyclostomes, *Squalus*, and *Acipenser*.

Orr R. T. 1982. *Vertebrate Biology*. 5th ed. Philadelphia, Saunders College Publishing. More natural history than anatomy.

Owen R. 1866—1868. *On the Anatomy of Vertebrates*. 3 vols. London, Longmans, Green. Reprinted by AMS Press, New York, 1982. A classic, full of original observations.

Young J. Z. 1981. *The Life of Vertebrates*. 3rd ed. Oxford, Clarendon Press. An excellent, group-by-group account, not only of structure but also of life habits and functions of the vertebrates.

- Young J Z, Hobbs M J 1975 *The Life of Mammals Their Anatomy and Physiology* Oxford, Oxford University Press. A companion to the preceding, stressing anatomy and physiology, and including material on lower vertebrates.
- Willson M. E. 1984. *Vertebrate Natural History*. Philadelphia, Saunders College Publishing.

Функциональная морфология

- Alexander R. McN. 1982. *Locomotion of Animals*. London, Chapman and Hall.
- Alexander R. McN., Goldspink G., eds. 1977. *Mechanics and Energetics of Animal Locomotion* New York, Halsted Press.
- Day M. H., ed. 1981. *Vertebrate Locomotion*. Symp. Zool. Soc. Lond., No. 48. London and New York, Academic Press.
- Denison R. H., et al. 1961. Evolution and dynamics of vertebrate feeding mechanisms. *Am. Zool.* 1, 177—234.
- Gans C. 1974. *Biomechanics. An Approach to Vertebrate Biology*. Philadelphia, J. B. Lippincott Company. Reprinted by University of Michigan Press, Ann Arbor, 1980. A brief description of well-selected examples by a leader in the field.
- Gans C., Bock W. J. 1965. The functional significance of muscle architecture — a theoretical analysis *Ergeb. Anat. Entwickl.* 38, 116—142.
- Gray J. 1968. *Animal Locomotion*. London, Weidenfeld and Nicolson. An extensive and detailed summary of work done in this area by the most active group.
- Hildebrand M. 1981. *Analysis of Vertebrate Structure*. 2nd ed. New York. John Wiley and Sons. A basic comparative anatomy text with extensive discussions of functional morphology, especially of locomotor mechanisms.
- Howell A. B. 1944. *Speed in Animals. Their Specializations for Running and Leaping*. Chicago, University of Chicago Press. Reprinted by Hafner, New York, 1965.
- Liem K F 1970. Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces: Teleostei) *Fieldiana, Zool* 56, 1—166.
- Nursall J R., et al 1962 *Vertebrate locomotion*. *Am. Zool.* 2, 127—208
- Smith I. M., Savage R. J. C 1956. Some locomotory adaptations in mammals. *J. Linnean Soc. (London)* 42, 603—622. An older paper, but a classic in the field.
- Thompson D'A. W 1942. *On Growth and Form*. 2nd ed. Cambridge, England, Cambridge University Press (An abbreviated edition was published in 1961.) A classic by a master mathematician, zoologist, and Greek scholar.
- Tricker R. A. R., Tricker B J K. 1967. *The Science of Movement*. New York. American Elsevier

Физиология

- Brobeck J. K., ed. 1979. *Best and Taylor's Physiological Basis of Medical Practice* 10th ed. Baltimore, Williams and Wilkins.
- Buddenbrock W von 1950—1961 *Vergleichende Physiologie* 5 vols Basel, Birkhausen.
- Field J., et al., eds. 1959—date. *Handbook of Physiology*. Washington, American Physiological Society. A huge, still incomplete survey in many volumes; largely but far from entirely human.
- Florey E. 1977. *General and Comparative Animal Physiology*, 2nd ed. Philadelphia, W. B. Saunders Company.
- Gordon M S, et al 1982. *Animal Physiology Principles and Adaptations*, 4th ed. New York, Macmillan, Inc.
- Guyton A. C. 1981, *Textbook of Medical Physiology*, 6th ed. Philadelphia, W. B. Saunders Company.
- Hoar W S. 1975. *General and Comparative Physiology* 2nd ed. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, Inc. This and the following include much data on vertebrate physiology and anatomy.
- Prosser C. L 1973. *Comparative Animal Physiology* 3rd ed. Philadelphia, W. B. Saunders Company.
- Ruch T. C., Patton H. D., eds. 1973—1979. *Medical Physiology and Biophysics*. (20th edition of Howell's *Textbook of Physiology*.) Philadelphia, W. B. Saunders Company. Essentially human physiology alone.
- Vander A. J., et al. 1980. *Human Physiology. The Mechanisms of Body Function*. 3rd ed. New York, McGraw-Hill.

Эволюция и таксономия

Приведенный здесь перечень состоит из довольно ограниченного числа работ в этой области; по этим вопросам существует много других руководств, в том числе широко доступных.

Cracraft J., Eldredge N., eds. 1979. *Phylogenetic Analysis and Paleontology*, New York, Columbia University Press.

Darwin C. 1859. *On the Origin of Species*. London, John Murray. (Reprinted in many versions by many companies.) The original classic, and still well worth reading.

Dobzhansky T. 1970. *Genetics of the Evolutionary Process*. New York, Columbia University Press.

Dobzhansky T., et al. 1977. *Evolution*. San Francisco, W. H. Freeman.

Futuyma D. J. 1979. *Evolutionary Biology*. Sunderland, Mass., Sinauer Associates.

Mayr E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, The Belknap Press of Harvard University Press.

Minkoff E. C. 1983. *Evolutionary Biology*. Reading, Mass., Addison-Wesley Publishing Company.

Rensch B. 1960. *Evolution above the Species Level*. New York, Columbia University Press.

Simpson G. G. 1953. *The Major Features of Evolution*. New York, Columbia University Press.

Simpson G. G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. New York, Columbia University Press.

Sneath P. H., Sokal R. R. 1973. *Numerical Taxonomy, the Principles and Practice of Numerical Classification*. San Francisco, W. H. Freeman.

Палеонтология

Colbert E. H. 1980. *Evolution of the Vertebrates*. 3rd ed. New York, John Wiley and Sons.

Piveteau J. 1952—1968. *Traité de Paleontologie*. 7 vols. Paris, Masson et Cie. A comprehensive work, four volumes of which treat of vertebrates.

Romer A. S. 1966. *Vertebrate Paleontology*. 3rd ed. Chicago, University of Chicago Press. The standard text on this topic.

Romer A. S. 1971. *The Vertebrate Story*. (rev. ed.) Chicago, University Press. An elementary account of vertebrate evolution.

Stahl B. J. 1974. *Vertebrate History: Problems in Evolution*. New York, McGraw-Hill. An interesting book that stresses disagreements and unsettled questions rather than simply presenting the „party line“.

Низшие хордовые

Barrington E. J. W. 1965. *The Biology of the Hemichordata and Protochordata*. Edinburg, Oliver and Boyd; San Francisco, W. H. Freeman and Company.

Barrington E. J. W., Jefferies R. P. S., eds. 1975. *Protochordates*. Symposia of the Zoological Society of London, No. 36.

Berrill N. J. 1950. *The Tunicata*. London The Ray Society.

Berrill N. J. 1955. *The Origin of the Vertebrates*. London, Oxford University Press.

Garstang W. 1928. The morphology of Tunicata. *Quart J. Microsc. Sci.* 72, 51—187.

Grasse P.-P., ed. 1948. *Traite de Zoologie*. Tome XI. Echinodermes-Stomochordes-Prochordes, Paris, Masson et Cie. Contains a comprehensive account of lower chordates by Dawydoff, Brien, Drach, and others.

Рыбы

Alexander R. McN. 1974. *Functional Design in Fishes*. 3rd ed. London, Hutchinson and Company.

Allis E. P., Jr. 1897. The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*. *J. Morphol.* 12, 487—808. This and further works by Allis cited below are well-illustrated accounts of cranial anatomy.

Allis E. P., Jr. 1903. The skull and cranial and first spinal muscles and nerves in *Scomber scomber*. *J. Morphol.* 18, 45—328.

Allis E. P., Jr. 1909. The cranial anatomy of the mail-cheeked fishes. *Zoologica (Stuttgart)* 22, 1—219.

Allis E. P., Jr. 1922. Cranial anatomy of *Polypterus*. *J. Anat.* 56, 189—294.

Allis E. P., Jr. 1923. The cranial anatomy of *Chlamydoselachus anguineus*. *Acta Zoologica* 4, 123—221.

Berg L. S. 1947. *Classification of Fishes, Both Recent and Fossil*. Ann Arbor, Edwards Brothers. A translation of a Russian original. A new edition in Russian published in 1949, translated into German in 1958.

- Bond C* 1979 *The Biology of Fishes* Philadelphia Saunders Colledge Publishing
- Brodal A, Fange R, eds* 1963 *The Biology of Myxine* Oslo, Universitetsforlaget
- Brown M E ed* 1957 *The Physiology of Fishes* 2 vols New York, Academic Press Despite the limitation of the title, it gives in the main a comprehensive account of fish biology and anatomy, although now largely replaced by Hoar and Randall (see below)
- Budker P* 1971 *The Life of Sharks* London, Weidenfeld and Nicolson
- Daniel J F* 1934 *The Elasmobranch Fishes* 3rd ed Berkeley, University of California Press Shark anatomy
- Dean B* 1895 *Fishes, Living and Fossil* New York, Macmillan Old, but still valuable for Recent forms
- Dean B* 1906 *Chimaeroid fishes*, Carnegie Institution of Washington, Publication 32
- Dean B* 1916—1923 *A Bibliography of Fishes* 3 vols New York, American Museum of Natural History Reprinted by Lubrecht and Cramer, Monticello, New York, 1973
- Gans C, Parsons T S* 1964 *A photographic Atlas of Shark Anatomy* New York Academic Press Reprinted by University of Chicago Press Chicago, 1981
- Gilbert P W, Mathewson R F, Rall D P* 1967 *Sharks, Skates, and Rays* Baltimore, Johns Hopkins Press
- Goodrich E S* 1909 *A Treatise on Zoology*, edited by E Ray Lankester Part IX Vertebrata Craniata, Fascicule I „Cyclostomes and Fishes“ London, The Macmillan Company A mine of data on fish anatomy, badly indexed, however
- Greenwood P H, Norman J R* 1976 *A History of Fishes* 3rd ed New York Halsted Press Life history, habits as well as structure
- Greenwood P H, et al, eds* 1973 *Interrelationships of Fishes* (Supplement No 1 to the Zoological Journal of the Linnean Society Vol 53 1973) London Academic Press A fairly recent survey with papers by many leading workers
- Harder W* 1975 *Anatomy of Fishes* Parts I and II Stuttgart, E Schweizerbart
- Hardisty M W, Potter I C, eds* 1971—date *The Biology of Lampreys* New York and London, Academic Press
- Hoar W S, Randall D J, eds* 1969—1979 *Fish Physiology* 8 vols New York, Academic Press Mainly physiologic, but a mine of information on many aspects of the biology of fishes
- Jarvik E* 1980 *Basic structure and Evolution of Vertebrates* 2 vols New York and London, Academic Press Primarily a detailed study of certain extinct or primitive fishes
- Lagler K F, et al* 1977 *Ichthyology* 2nd ed New York, John Wiley and Sons, Inc
- Liem K F, Lauder G V, eds* 1982 *Evolutionary morphology of the actinopterygian fishes* *Am Zool* 22, 237—345
- Marshall N B* 1965 *The Life of Fishes* London, Weidenfeld and Nicolson
- Millot J* 1954 *Le troisieme coelacanth* *Le Naturaliste Malagache* 1^{er} Supplement Superficial structures of *Latimeria*
- Millot J* 1955, *The coelacanth* *Sci Am* 193(6), 34—39
- Millot J, Anthony J* 1958—date *Anatomic de Latimeria chalumnae* Paris Centre National de Recherche Scientifique
- Moy Thomas J A, Miles R S* 1971 *Palaeozoic Fishes* 2nd ed Philadelphia W B Saunders Company An excellent and up-to-date summary
- Northcutt R G, ed* 1977 *Recent advances in the biology of sharks* *Am Zool* 27, 287—515
- Romer A S* 1946 *The early evolution of fishes* *Qart Rev Biol* 21, 33—69
- Thomson K S* 1969 *The biology of lobefinned fishes* *Biol Rev* 44, 91—154

Амфибии

- Ecker A, Wiedersheim R, Gaupp E* 1888—1904 *Anatomie des Frosches*, 3 vols 2nd ed Braunschweig, Friedrich Viewig und Sohn A thorough account of frog anatomy, which has passed though the hands of three successive authors
- Francis E T B* 1934 *The Anatomy of the Salamander* London and New York, Oxford University Press
- Goin C J, Goin O B* 1978 *Itroduction to Herpetology* 3rd ed San Francisco, W H Freeman and Company
- Holmes S J* 1927 *The Biology of the Frog* 4th ed New York, Macmillan Company
- Lofts B, ed* 1974—1976 *Physiology of the Amphibia*, 3 vols New York and London Academic Press

- Moore J A, ed 1964 *Physiology of the Amphibia* New York, Academic Press
- Noble G K 1931 *The Biology of the Amphibia* New York, McGraw-Hill, 1954 Still probably the best general reference on the modern amphibians
- Panchen A L, ed 1981 *The Terrestrial Environment and Origin of Land Vertebrates* London and New York, Academic Press A recent collection of papers on many aspects of this problem
- Parsons T S, Williams E E 1963 The relationships of the modern Amphibia a re-examination *Quart Rev Biol* 38, 26—53
- Porter K R 1972 *Herpetology* Philadelphia, W B Saunders Company
- Romer A S 1947 Review of the Labyrinthodontia *Bulletin, Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 99, 1—368
- Schmalhausen I I 1968 *The Origin of Terrestrial Vertebrates* New York, Academic Press Translated from the Russian by L Kelso, edited by K S Thomson
- Špinar Z V 1972 Tertiary Frogs from Central Europe The Hague, Dr W Junk N V Some of these excellent fossils have preserved soft parts
- Vial J L ed 1973 *Evolutionary Biology of the Anurans* Columbia, University of Missouri Press An excellent summary of many aspects
- Wiedersheim R 1879 *Die Anatomie der Gymnophionen* Jena, Gustav Fischer

Рептилии

- See also the references by Goin and Goin and by Porter, listed above under Amphibia
- Bellairs A d A 1969 *The Life of Reptiles* 2 vols London, Weidenfeld and Nicolson
- Bellairs A d A, Underwood G 1951 The origin of snakes *Biol Rev* 26, 193—237
- Bojanus L H 1819—1821 *Anatome Testudinis Europaeae* Vilnae, Josephi Zawadzki Reprinted by the Society for the Study of Amphibians and Reptiles Essentially a series of plates, probably the best yet made of any submammalian form
- Colbert E H 1961 *Dinosaurs, Their Discovery and Their World* New York, E P Dutton and Company
- Gans C, et al, eds 1969—date *Biology of the Reptilia* London, Academic Press A large series, still far from complete, covering almost all aspects of reptilian biology
- Kemp T S 1982 *Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals* London and New York, Academic Press
- McGowan C 1983 *The Successful Dragons* Toronto and Sarasota, Samuel Stevens An interesting account of biomechanical and other functional aspects of the structure of extinct reptiles
- Romer A S 1956 *Osteology of the Reptiles* Chicago, University of Chicago Press The basic reference for reptilian classification, as well as osteology
- Thomas R D K Olson E C, eds 1980 *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs* Boulder Co., Westview Press A collection of papers discussing many aspects and all sides of this interesting debate
- Underwood G 1967 *A Contribution to the Classification of Snakes* London, Trustees of the British Museum (Natural History)
- Williston S W 1914 *Water Reptiles of the Past and Present* Chicago, University of Chicago Press

Птицы

- Baumel J J et al, eds 1979 *Nomina Anatomica Avium* London, Academic Press Includes some discussion as well as a list of names
- Bowman R I 1961 *Morphological differentiation and adaptation in the Galapagos finches* University of California Publications in Zoology, Vol 58
- Bradley O C 1960 *The Structure of the Fowl* 4th ed Edinburgh and London, Oliver and Boyd Ltd
- Chamberlain I W 1943 *Atlas of Avian Anatomy* East Lansing, Michigan State College, Agricultural Experiment Station
- De Beer G 1954 *Archaeopteryx lithographica* London, British Museum (Natural History)
- Dorst J 1974 *The Life of Birds* 2 vols New York, Columbia University Press Mainly natural history
- Farner D S, et al eds 1971—1982 *Avian Biology* 6 vols New York Academic Press The major modern summary of anatomy and physiology
- Feduccia A 1980 *The Age of Birds* Cambridge, Mass, Harvard University Press A recent and readable account of avian origins, paleontology, and evolution

- Fürbringer M.* 1888. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Zugleich ein Beitrag zur Anatomie des Stütz- und Bewegungsorgane. 2 vols. Amsterdam and Jena, Gustav Fischer. Old but still basic work, including excellent comparative anatomic data.
- Heilmann G.* 1926. *The Origin of Birds*. New York D. Appleton-Century Company. Reprinted by Dover Publications.
- King A. S., McLelland J., eds.* 1979—date. *Form and Function in Birds*. London and New York, Academic Press.
- Koch T.* 1973. *Anatomy of the Chicken and Domestic Birds*. Ames, Iowa State University Press.
- Lucas A. M., Stettenheim P. R.* 1972. *Avian Anatomy. Integument*. Washington, D. C., U. S. Dept. of Agriculture Handbook, 362.
- Marshall A. J., ed.* 1960—1961. *Biology and Comparative Physiology of Birds*. 2 vols. New York, Academic Press. Still very useful, though partly replaced by Farner, et al. (see above).
- Newton A., Gadow H.* 1893—1896. *A Dictionary of Birds*. London, Adam and Charles Black. Old but still useful.
- Nickel R., et al.* 1977. *Anatomy of the Domestic Birds*. Berlin, Springer-Verlag.
- Pycraft W. P.* 1910. *A History of Birds*. London, Methuen and Company. Includes anatomy.
- Strong R. M.* 1939—1959. *A bibliography of birds*. Publication Field Museum of Natural History, Zoology, 25.
- Sturkie P. D.* 1975. *Avian Physiology*, 3rd, ed. Ithaca, N. Y., Comstock Publishing Associates.
- Thomson A. L., ed.* 1964. *A New Dictionary of Birds*. London, Thomas Nelson and Sons.
- Webb M.* 1957. The ontogeny of the cranial bones, cranial peripheral, and cranial parasymphathetic nerves, together with a study of the visceral muscles of *Struthio*. *Acta Zoologica* 38, 81—203.
- Wetly J. C.* 1982. *The Life of Birds*. 3rd ed. Philadelphia, Saunders College Publishing. Probably the best single volume on all aspects of birds.

Млекопитающие

- Anderson S., Jones J. K. Jr., eds.* 1967. *Recent Mammals of the World—A Synopsis of Families*. New York, The Ronald Press.
- Baum H., Zietzschmann O.* 1936. *Handbuch der Anatomie des Hundes*. Berlin, P. Parey.
- Bensley B. A., Craigie E. H.* 1938. *Practical Anatomy of the Rabbit*. 8th ed. Philadelphia, Blakiston Company.
- Bourlière F.* 1954. *The Natural History of Mammals*. New York, Alfred A. Knopf.
- Bradley O. C., Grahame T.* 1943. *Topographical Anatomy of the Dog*. 5th ed. New York, The Macmillan Company.
- Crouch J. E.* 1969. *Text-Atlas of Cat Anatomy*. Philadelphia, Lea and Febiger.
- Davis D. D.* 1964. The giant panda. A study of evolutionary mechanisms. *Fieldiana, Zoology, Mem.* 3.
- Davison A., Stromsten F. A.* 1937. *Mammalian Anatomy, with Special Reference to the Cat*. 7th ed. Philadelphia, Blakiston Company.
- Ewer R. F.* 1973. *The Carnivores*. Ithaca, N. Y., Cornell University Press.
- Field H. E., Taylor M. E.* 1969. *An Atlas of Cat Anatomy* (Rev. ed.) Chicago, University of Chicago Press.
- Flower W. H., Lydekker R.* 1891. *An Introduction to the Study of Mammals, Living and Extinct*. London, Adam and Charles Black. Reprinted by Arno, New York, 1978. Old, but still useful.
- Gerhardt U.* 1909. *Das Kaninchen*. Leipzig H. E. Ziegler and R. Wolterbeck.
- Getty R.* 1975. *Sisson and Grossman's Anatomy of the Domestic Animal*. 5th ed., 2 vols. Philadelphia, W. B. Saunders Company. Comprehensive accounts of horse, ox, sheep, goat, dog, cat and domestic birds.
- Goffart M.* 1971. *Function and Form in the Sloth*. Oxford, Pergamon Press.
- Goss C. M., ed.* 1973. *Gray's Anatomy*. 29th ed. Philadelphia, Lea and Febiger. One of several standard human anatomies; others are those of Morris and Cunningham.
- Greene E. G.* 1935. *Anatomy of the rat*. Tr. Am. Philosophical Soc. (n.s.) 27, 1—370. Reprint by Hafner, New York, 1971.
- Griffiths M.* 1968. *Echidnas*. Oxford, Pergamon Press.
- Griffiths M.* 1978. *The Biology of the Monotremes*. New York and London, Academic Press.
- Gunderson H. L.* 1976. *Mammalogy*. New York, McGraw-Hill.
- Harrison R. J., ed.* 1972—date. *Functional Anatomy of Marine Mammals*. London and New York, Academic Press.
- Hartman C. G., Straus W. L., Jr., eds.* 1933. *The Anatomy of the Rhesus Monkey*. Baltimore. Williams and Wilkins.

- Hebel R., Stromberg M. W. 1976. Anatomy of the Laboratory Rat. Baltimore, Williams and Wilkins.
- Hill W. C. O. 1953—1974. Primates: Comparative Anatomy and Taxonomy. 8 vols. Edinburg, University Press.
- Hofer H., et al., eds. 1956—date. Primatologia. Handbook of Primatologia. New York, S. Karger.
- Howell A. B. 1930. Aquatic Mammals. Springfield, Charles C. Thomas. Reprinted by Dover, 1970.
- LeGros Clark W. E. 1926. On the anatomy of the pen-tailed tree-shrew (*Ptilocercus lowii*). Proc. Zool. Soc. London 1926, 1179—1309.
- Le Gros Clark W. E. 1934. Early Forerunners of Man. Baltimore, Williams and Wilkins. A discussion of the anatomy of lower primates.
- LeGros Clark W. E. 1958. History of the Primates. 6th ed. London, British Museum (Natural History).
- LeGros Clark W. E. 1971. The Antecedents of Man. Rev. ed. New York, Time Books.
- Lillegraven J. A., et al., eds. 1979. Mesozoic Mammals: The First Two Thirds of Mammalian History. Berkeley and Los Angeles, University of California Press.
- Matthews L. H. 1969. The Life of Mammals. 2 vols. London, Weidenfeld and Nicolson.
- Miller M. E., et al. 1964. Anatomy of the Dog. Philadelphia, W. B. Saunders Company. One of the most detailed descriptions of a mammal other than man.
- Nickel R., Schummer A., Seiferle E. 1960, 1961. Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Bd. 1; Bewegungsapparat. Bd. 2: Eingeweide 2nd ed. Berlin and Hamburg, Parey.
- Norris K. 1966. Whales, Dolphins, and Porpoises. Berkeley, University of California Press.
- Reighard J. E., Jennings H. S. 1935. Anatomy of the Cat. 3rd ed. New York, Henry Holt and Company, Inc.
- Schultz A. H. 1969. The Life of Primates. London, Weidenfeld and Nicolson.
- Sharman G. B. 1970. Reproductive physiology of marsupials. Science 167, 1221—1228.
- Simpson G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals Bulletin, American Museum of Natural History 88, 1—350. The standard reference, currently being revised.
- Slijper E. J. 1962. Whales. London, Hutchinson and Company.
- Thenius E. 1972. Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Jena, Gustav Fischer.
- Vaughan T. A. 1978. Mammalogy. 2nd ed. Philadelphia, W. B. Saunders Company.
- Weber M., Burlet H. M. de, Abel O. 1927—1928. Die Säugetiere. 2 vols., 2nd ed. Jena, Gustav Fischer. A standard work on mammalian anatomy and classification.
- Wimsatt W. A., ed. 1970. Biology of Bats. 2 vols. New York, Academic Press.
- Woollard H. H. 1936. The anatomy of *Tarsius spectrum*. Proc. Zool. Soc. London 70: 1071—1184.
- Zietzschmann H. C. O., et al., eds. 1943. Ellenberger-Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 18th ed. Berlin, Springer-Verlag. The standard anatomy of domestic animals on which almost all others are based.

Клетки и ткани

- Andrew W., Hickman C. P. 1974. Histology of the Vertebrates. A Comparative Text. St. Louis, C. V. Mosby Company.
- Bloom W., Fawcett D. 1975. Textbook of Histology. 10th ed. Philadelphia, W. B. Saunders Company. One of the standard medical texts.
- Brachet J., Mirsky A. E., eds. 1964. The Cell: Biochemistry, Physiology, Morphology. 6 vols. New York, Academic Press.
- Greep R. O., Weiss L. 1973. Histology. 3rd ed. New York, McGraw-Hill.
- Ham A. W., Cormack D. H. 1979. Histology. 8th ed. Philadelphia, J. B. Lippincott Co.
- Hammerson F. 1980. Sobotta/Hammerson, Histology. 2nd ed. Baltimore, Urban and Schwarzenberg.
- Kurtz S. M., ed. 1964. Electron Microscopic Anatomy. New York, Academic Press.
- Leeson C. R., Leeson T. S. 1976. Histology. 3rd ed. Philadelphia, W. B. Saunders Company.
- LeGros Clark W. E. 1971. The Tissues of the Body. 6th ed. London, Oxford University Press. A text that stresses aspects of interest to the gross anatomist.
- Patt D. I., Patt G. R. 1969. Comparative Vertebrate Histology. New York Harper and Row.

Эмбриология

- Arey L. B. 1974. Developmental Anatomy. 7th ed. (rev.). Philadelphia, W. B. Saunders Company. Entirely human.
- Balinsky B. I. 1981. An Introduction to Embryology. 5th ed. Philadelphia, Saunders College Publishing. Probably the best standard text.

- Bellairs R. 1971. *Developmental Processes in Higher Vertebrates*. London, Logo Press Ltd.
- Bodemer C. W. 1968. *Modern Embryology*. New York, Holt, Rinehart and Winston.
- Conklin E. G. 1932. The embryology of amphioxus. *J. Morphol.* **54**, 69—151.
- Damas H. 1944. Resherches sur le developpement de *Lampetra fluviatilis* L. Contribution a l'etude de la cephalogenese des vertebres. *Arch. Biol.* **55**, 1—284.
- DeBeer G. R. 1958. *Embryos and Ancestors*. 3rd ed. London and New York, Oxford University Press.
- A masterful and classic statement of the relationships among anatomy, embryology, and phylogeny.
- De Haan R. L., Ursprung H., eds. 1965. *Organogenesis*. New York, Holt, Rinehart and Winston.
- Gould S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, Harvard University Press.
- Hamilton W. J., Boyd J. D., Mossman H. W. 1972. *Human Embryology*. 4th ed. Baltimore, Williams & Wilkins.
- Hopper A. F., Hart N. H. 1980. *Foundations of Animal Development*. New York and Oxford, Oxford University Press.
- Hörstadius S. 1950. *The Neural Crest*. London, Oxford University Press.
- Lillie F. R. 1952. *Development of the Chick*. Revised and edited by H. L. Hamilton. New York, Holt.
- Nelsen O. 1953. *Comparative Embryology of Vertebrates*. New York, Blakiston Company.
- Northcutt R. G., Gans C. 1983. The genesis of neural crest and epidermal placodes: A reinterpretation of vertebrate origins. *Quart. Rev. Biol.* **54**, 1—28.
- Patten B. M. 1948. *Early Embryology of the Pig*. 3rd ed. New York, McGraw-Hill.
- Patten B. M. 1971. *Early Embryology of the Chick*. 5th ed. New York, McGraw-Hill.
- Patten B. M., Carlson B. M. 1974. *Foundations of Embryology*. 3rd ed. New York, McGraw-Hill.
- Romanoff A. L. 1960. *The Avian Embryo*. New York, The Macmillan Company.
- Saunders J. W. 1982. *Developmental Biology: Patterns, Problems and Principles*. New York, Macmillan.
- Starck D. 1955. *Embryologie*. Stuttgart, Georg Thieme Verlag. Some emphasis on man but includes vertebrates generally.
- Torrey T. W., Feduccia A. 1979. *Morphogenesis of the Vertebrates*. 4th ed. New York, John Wiley & Sons.
- Waddington C. H. 1952. *The Epigenetics of Birds*. London, Cambridge University Press.
- Willier B. H., Weiss P. A., Hamburger V., eds. 1955. *Analysis of Development*. Philadelphia, W. B. Saunders Company. Reprinted by Hafner, New York, 1971.

Кожа

- Bagnara J. T., Hadley M. E. 1973. *Chromatophores and Color Change*. Englewood Cliffs N. J., Prentice-Hall, Inc.
- Elias H., Bortner S. 1957. On the phylogeny of hair. *Am. Mus. Novit.* No. **1820**, 1—15.
- Fingerman M. 1965. Chromatophores. *Physiol. Rev.* **45**, 296—339.
- Harvey E. N. 1952. *Bioluminescence*. New York, Academic Press.
- Kon S. K., Cowie A. T. 1961. *Milk: The Mammary Gland and its Secretion*. New York, Academic Press. 2 vols.
- Lillie F. R. 1942. On the development of feathers. *Biol. Rev.* **17**, 247—266.
- Maderson P. F. A., ed. 1972. The vertebrate integument: Symposium. *Am. Zool.* **12**, 12—171.
- Montagna W., Parakkal P. F. 1974. *The Structure and Function of Skin*. 3rd ed. New York, Academic Press. (See also *Sci. Am.* **212**[2], 56—69, 1965.).
- Paris P. 1914. Recherches sur la gland uropygienne des oiseaux. *Arch. Zool. Exp. Gén.* **53**, 132—276.
- Rook A. J., Walton G. S., eds. 1965. *Comparative Physiology and Pathology of the Skin*. Philadelphia, F. A. Davis Company.
- Schaffer J. 1940. *Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere*. Berlin and Wien, Urban und Schwarzenberg.
- Sokolov V. E. 1982. *Mammal Skin*. Berkeley and Los Angeles, University of California Press.

Скелет

- Brien P. 1962. Etude de la formation, de la structure des écailles des Dipneustes actuels et de leur comparaison avec les autres types d'écailles des poissons. *Annalen Koninklijk Mus. Midden-Afrika*, Ser. **8°**, Zool. Wetensch., No. 108, pp. 53—125.
- Denison R. H. 1951. The exoskeleton of early Osteostraci. *Fieldiana, Geol.* **11**, 197—218.
- Fisher H. I. 1946. Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World vultures. *Am. Midland Nat.* **35**, 545—727.

- Flower W H* 1885 *An Introduction to the Osteology of the Mammalia* 3rd ed London, The Macmillan Company An old but useful little book Reissued by Dover Press, New York, 1962
- Goodrich E S* 1904 On the dermal fin-rays of fishes-living and extinct *Quart J Microsc Sci* **47** 465—522
- Goodrich E S* 1908 On the scales of fish, living and extinct, and their importance in classification *Proc Zool Soc London*, **1908**, 751—774
- Gregory W K, Miner R W, Noble G K* 1923 The carpus of *Eryops* and the primitive cheiropterygium *Bull Am Mus Nat Hist* **48**, 279—288
- Gregory W K, Raven H C* 1944 Studies on the origin and early evolution of paired fins and limbs *Ann N Y Acad Sci* **42**, 273—360
- Haines R W* 1942 The evolution of epiphyses and of endochondral bone *Biol Rev* **17**, 267—292
- Jayne H* 1898 *Mammalian Anatomy Part I The Skeleton of the Cat* Philadelphia, J B Lippincott Co
- Kerr T* 1952 The scales of primitive living actinopterygians *Proc Zool Soc London* **122**, 55—78
- Kummer B* 1959 *Bauprinzipien des Saugerskeletes* Stuttgart, Georg Thieme Verlag
- McLean F C, Urist M R* 1968 *Bone* 3rd ed Chicago, University of Chicago Press
- Moss M L* 1968 Comparative anatomy of vertebrate dermal bone and teeth *Acta Anat (Basel)* **71**, 178—208
- Murray P D F* 1936 *Bones A Study of the Development and Structure of the Vertebrate Skeleton* London, Cambridge University Press
- Orvig T* 1951 Histological studies of placoderms and fossil elasmobranchs I The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general *Arkiv f Zool* **2(2)**, 321—454
- Orvig T* 1977 A survey of odontodes ('dermal teeth') from developmental, structural, functional, and phyletic points of view In *Problems in Vertebrate Evolution*, Linn Soc Symp Ser, No 4 London and New York, Academic Press
- Panchen A L* 1977 The Origin and Early Evolution of Tetrapod Vertebrae In *Problems in Vertebrate Evolution*, Linn Soc Symp Ser, No 4 London and New York, Academic Press
- Parker W K* 1868 *A Monograph on the Structure and Development of the Shoulder Girdle and Sternum* London, Ray Society
- Patterson C* 1977 Cartilage bones, dermal bones, and membrane bones, or the exoskeleton versus the endoskeleton In *Problems in Vertebrate Evolution*, Linn Soc Symp Ser, No 4 London and New York, Academic Press
- Reynolds S H* 1913 *The Vertebrate Skeleton* 2nd ed Cambridge, England, Cambridge University Press
- Romer A S* 1942 Cartilage An embryonic adaptation *Am Nat* **76**, 394—404
- Schaeffer B* 1941 The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles *Bull Am Mus Nat Hist* **78**, 395—472
- Schaeffer B* 1977 The dermal skeleton in fishes In *Problems in Vertebrate Evolution*, Linn Soc Symp Ser, No 4 London and New York, Academic Press
- Schmalhausen J J* 1912—1913 Zur Morphologie der unpaaren Flossen *Ztschr Wissensch Zool* **100**, 509—587, **104**, 1—80
- Shufeldt R W* 1909 Osteology of birds *Bull New York State Mus* **130**, 5—381
- Wake D B* 1970 Aspects of vertebral evolution in the modern Amphibia *Forma et Functio* **3**, 33—60
- Wake D B, Lawson K* 1973 Developmental and adult morphology of the vertebral column in the plethodontid salamander *Eurycea bislineata*, with comments on vertebral evolution in the amphibia *J Morph* **139**, 251—300
- Watson D M S* 1917 The evolution of the tetrapod shoulder girdle and fore-limb *J Anat* **52**, 1—63
- Westoll T S* 1958 The lateral fin-fold theory and the pectoral fins of ostracoderms and early fishes In *Westoll, T S, ed Studies on Fossil Vertebrates* London, University of London, pp 180—211
- Wilder H H* 1903 The skeletal system of *Necturus maculatus* Rafinesque *Mem Boston Soc Nat Hist* **5**, 357—439
- Williams E E* 1959 Gadow's arcualia and the development of tetrapod vertebrae *Quart Rev Bio* **34**, 1—32

Чепен

- Bellairs A d'A* 1949 The anterior braincase and interorbital septum of Sauropsida with a consideration of the origin of snakes *J Linnean Soc London, Zool* **41**, 482—512
- Brock G T* 1929 On the development of the skull of *Leptodeira hotamboia* *Quart J Microsc Sci* **73** 289—334

- Crompton A W 1953 The development of the chondrocranium of *Spheniscus demersus* with special reference to the columella auris of birds. *Acta Zoologica* **34**, 71—146.
- Crompton A W 1963. The evolution of the mammalian jaw. *Evolution* **17**, 431—439.
- DeBeer G. R. 1937. The Development of the Vertebrate Skull. London and New York, Oxford University Press. Publication preceded by a series of detailed papers on various forms by DeBeer and colleagues. Good bibliography
- Frazzetta T. H 1962. A functional consideration of cranial kinesis in lizards. *J. Morphol.* **111**, 287—319
- Frazzetta T. H 1968 Adaptive problems and possibilities in the temporal fenestration of tetrapod skulls. *J. Morphol.* **125**, 145—158
- Gaupp E. 1900 Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. *Anat. Hefte (Arb.)* **15**, 433—595.
- Gregory W K 1933 Fish skulls A study of the evolution of natural mechanisms. *Tr. Am. Philosophical Soc.* **23**, 75—481
- Hofner H 1955 Neuere Untersuchungen zur Kopfmorphologie der Vogel. Basel, Acta 11th Congress International d'Ornithologie 104—137.
- Jellie M T 1957. The head skeleton of the chicken and remarks on the anatomy of this region in other birds. *J. Morphol.* **100**, 389—436.
- Jellie M T 1960. The head skeleton of the lizard. *Acta Zoologica* **41**, 1—64.
- Kampen P. N van. 1905. Die Tympanalgegend des Säugetierschadels. *Morphol. Jahrbuch* **34**, 321—722
- Lakjer T. 1927. Studien über die Gaumenregion bei Sauriern im Vergleich mit Anamniern und primitiven Sauropsiden. *Zool. Jahrbucher (Anat.)* **49**, 57—356.
- Lang C 1956 Das Cranium der Ratten mit besonderer Berücksichtigung von *Struthio camelus*. *Ztschr. Wissensch. Zool.* **159**, 165—224
- Moore W. J 1981. The Mammalian Skull. Cambridge, Cambridge University Press.
- Parker W K Structure and development of the skull. A long series of papers on the following forms Ostrich, Fowl, Rana, Batrachia, Salmon, Pig, Urodela, Tropidonotus, Lacertilia, Acipenser, Lepidosteus, Edentata and Insectivora, Birds, Sharks and Skates, Crocodilia, *Opisthocomus*, in the following journals: *Philos. Trans. Roy. Soc. London (B)* 156, 159, 161, 163, 164, 167, 169, 170, 173, 176, 1866—1885; *Tr. Zool. Soc. London* 9, 10, 11, 13, 1875—1891, *Tr. Linnean Soc. London, Zool.* 1, 2, 1875—1888. Old but well illustrated and valuable.
- Peyer B 1912. Die Entwicklung des Schädelskelettes von *Vipera aspis*. *Morphol. Jahrbuch* **44**, 563—621
- Starck D 1941. Zur Morphologie des Primordialcraniums von *Manis javanica* Desm. *Morphol. Jahrbuch* **86**, 1—122. One of a series of mammal skull studies by Starck and his students
- Versluys J. 1912. Das Streptostylie—Problem und die Bewegungen im Schadel bei Sauropsiden. *Zool. Jahrbucher Suppl.* **15(2)**, 545—714.

МЫШЦЫ

- Bourne G. H., ed 1972 — date The Structure and Function of Muscle. 4 vols. New York, Academic Press
- Braus H 1901. Die Muskeln und Nerven der *Ceratodus*-flosse. *Semon's Zoologische Forschungsreisen in Australien* **1**, 137—300.
- Cheng C C. 1955. The development of the shoulder region of the opossum, *Didelphys virginiana*, with special reference to the musculature. *J. Morphol.* **97**, 415—471.
- Dunlap D. G 1960 The comparative myology of the pelvic appendage in the Salientia. *J. Morphol.* **106**, 1—76
- Edgeworth F H 1935 The Cranial Muscles of Vertebrates. London, The Macmillan Company
- Elliott D H 1965 Structure and function of mammalian tendon. *Biol. Rev.* **40**, 392—421
- Ellsworth A H F 1974 Reassessment of muscle homologies and nomenclature. Huntington, New York, Krieger.
- Furbringer M Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. *Jena. Ztschr. Naturwiss.* **7**, 237—320, 1873; **8**, 175—280, 1874; **34**, 215—718, 1900; **36**, 289—736, 1902, *Morphol. Jahrbuch* **1**, 636—816, 1876
- George J C., Berger A J 1966. Avian Myology. New York, Academic Press.
- Gilbert P W 1957 The origin and development of the human extrinsic ocular muscles. *Carnegie Inst. Washington, Contrib. Embryol.* **36**, 59—78.
- Grundfest H. 1960. Electric fishes. *Sci. Am.* **203(4)**, 115—124
- Haas G 1931 Die Kiefern Muskulatur und die Schadelmechanik der Schlangen in vergleichender Darstellung. *Zool. Jahrbucher (Anat.)* **53**, 127—198. See also *ibid.* **52**, 1—218, 1930.

- Hofer H.* 1950 Zur Morphologie der Kiefern-muskulatur der Vögel. Zool. Jahrbücher (Anat.) **70**, 427—556.
- Howell A. B.* 1937. Morphogenesis of the shoulder architecture: Aves. Auk **54**, 363—375.
- Huber E.* 1931. Evolution of Facial Musculature and Facial Expression. Baltimore, Johns Hopkins University Press.
- Hudson G. E.* 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds. Am. Midland Nat. **18**, 1—108.
- Jones C. L.* 1979. The morphogenesis of the thigh of the mouse with special reference to tetrapod muscle homologies. J. Morph. **162**, 275—310.
- Konigsberg I. R.* 1964. The embryological origin of muscle. Sci. Am. **211**(2), 61—66.
- Lakjer T.* 1926. Studien über die Trigemini-versorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden. Copenhagen, C. A. Reitzel.
- Lissmann H. W.* 1958. On the function and evolution of electric organs in fish. J. Exper. Biol. **35**, 151—191.
- Maurer F.* 1898. Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien. Morphol. Jahrbuch **26**, 1—60.
- McGowan C.* 1979. The hind limb musculature of the brown kiwi, *Apteryx australis mantelli*. J. Morph. **160**, 33—74.
- Noble G. K.* 1922. The phylogeny of the Salientia. I. The osteology and the thigh musculature; their bearing on classification and phylogeny. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. **XLVI**, 1—88.
- Nursall J. R.* 1956. The lateral musculature and the swimming of fish. Proc. Zool. Soc. London **126**, 127—143.
- Romer A. S.* 1927. The development of the thigh musculature of the chick. J. Morphol. **43**, 347—385.
- Romer A. S.* 1944. The development of tetrapod limb musculature—the shoulder region of *Lacerta*. J. Morphol. **74**, 1—41.
- Schumacher G. H.* 1961. Funktionelle Morphologie der Kaumuskulatur. Jena, Gustav Fischer.
- Sewertzoff A. N.* 1907. Studien über die Entwicklung der Muskeln, Nerven und des Skeletts der Extremitäten der niederen Tetrapoda. Bull. Soc. Impériale Naturalistes Moscou (n.s.) **21**, 1—430.
- Shufeldt R. W.* 1890. The Myology of the Raven. London, Macmillan and Company.
- Starck D., Barnikol A.* 1954. Beiträge zur Morphologie der Trigemini-muskulatur der Vögel (besonders der Accipitres, Cathartidae, Striges und Anseres). Morphol. Jahrbuch **94**, 1—64.
- Stein B. R.* 1981. Comparative limb myology of two opossums, *Didelphis* and *Chironectes*. J. Morph. **169**, 113—140.
- Straus W. L., Rawles M. E.* 1953. An experimental study of the origin of the trunk musculature and ribs in the chick. Am. J. Anat. **92**, 471—510.
- Sullivan G. E.* 1962. Anatomy and embryology of the wing musculature of the domestic fowl (*Gallus*). Aust. J. Zool. **10**, 458—518.
- Sy M.* 1936. Funktionell—anatomische Untersuchungen am Vogelflügel. J. Ornithologie **84**, 199—296.
- Wilder H. H.* 1912. The appendicular muscles of *Necturus maculosus*. Zool. Jahrbücher Suppl. **15**(2), 383—424.

Целом

- Butler G. W.* 1889, 1892. On the subdivision of the body cavity in lizards, crocodiles and birds. Proc. Zool. Soc. London **1889**, 452—474; snakes, **1892**, 477—498.
- Keith A.* 1905. The nature of the mammalian diaphragm and pleural cavities. J. Anat. Physiol. **39**, 243—284.
- Mall F. P.* 1897. Development of the human coelom. J. Morphol. **12**, 395—453.
- Wells I. J.* 1954. Development of the human diaphragm and pleural sacs. Carnegie Inst. Washington, Contrib. Embryol. **35**, 107—134.

Ротовая полость, глотка, легкие

- Adams W. E.* 1939. The cervical region of the Lacertilia. J. Anat. **74**, 57—71.
- Ames P. L.* 1971. The morphology of the syrinx in passerine birds. Yale Peabody Mus. Bull., No. 37.
- Ballantyne F. M.* 1927. Air bladder and lungs; a contribution to the morphology of the air bladder of fish. Tr. Roy. Soc. Edinburgh **55**, 371—394.
- Bijtel J. H.* 1949. The structure and the mechanism of movement of the gill filaments in Teleostei. Arch. Néerl. Zool. **8**, 267—288.
- Brackenbury J. H.* 1980. Respiration and production of sounds by birds. Biol. Rev. **55**, 363—378.

- Butler P. M., Joysey K. A., eds 1978 Development, Function and Evolution of Teeth. New York and London, Academic Press.
- Comroe J. H., Jr 1966. The lung. Sci. Am. **214**(2), 57—68.
- Dahlberg A. A., ed. 1971 Dental Morphology and Evolution. Chicago, University of Chicago Press.
- Edmund A. G. 1960. Tooth Replacement Phenomena in the Lower Vertebrates. Contribution 52, Life Sciences Division, Royal Ontario Museum, Toronto.
- Gans C. 1970. Strategy and sequence in the evolution of the external gas exchangers of ectothermal vertebrates. Forma et Functio **3** 61—104
- Gaunt A. S., ed 1973. Vertebrate sound production. Am. Zool. **13**, 1139—1255.
- Gibbs S. P. 1956. The anatomy and development of the buccal glands of the lake lamprey (*Petromyzon marinus* L.) and the histochemistry of their secretion. J. Morphol. **98**, 429—470
- Gregory W. K. 1934. A half century of trituberculy. The Cope—Osborn theory of dental evolution, with a revised summary of molar evolution from fish to man. Proc. Am. Philosophical Soc. **73**, 169—317.
- Hughes G. M. 1963 Comparative Physiology of Vertebrate Respiration. Cambridge, Mass., Harvard University Press.
- Hughes G. M., ed 1976. Respiration of Amphibious Vertebrates. New York and London, Academic Press.
- Jones F. R., Marshall N. B. 1953. The structure and functions of the teleostean swimbladder. Biol. Rev. **28**, 16—83.
- King A. S. 1966. Avian Lungs and air sacs. Int. Rev. Gen. Exp. Zool. **2**, 171—267.
- Klapper C. E. 1946. The development of the pharynx of the guinea pig with special emphasis on the fate of the ultimobranchial body. Am. J. Anat. **79**, 361—397
- Locy W. A., Larsell O. 1916. The embryology of the birds' lung. Am. J. Anat. **19**, 447—501
- Marshall N. B. 1960. Swimbladder structure of deep-sea fishes in relation to their systematic and biology. Discovery Reports **31**, 1—122
- Miles A. E., ed. 1967. Structural and Chemical Organization of Teeth. 2 vols. New York, Academic Press.
- Miller W. S. 1947. The Lung. 2nd ed. Springfield, Ill., Charles C. Thomas.
- Moss M. 1970. Enamel and bone in shark teeth; with a note on fibrous enamel in fishes. Acta Anat. **77**, 161—187.
- Muller B. 1908. The air sacs of the pigeon. Smithsonian Miscellaneous Collections **1**, 365—414.
- Owen R. 1840—1845. Odontography — A Treatise on the Comparative Anatomy of the Teeth. London, Hippolyte Bailliere. Despite its antiquity, a valuable comprehensive account; cf. the next.
- Peyer B. 1968. Comparative Odontology. Chicago, University of Chicago Press.
- Poll M. 1962. Étude sur la structure adulte et la formation des sacs pulmonaires des protoptères. Annalen Koninklijk Mus. Midden—Afrika, Ser. 8°, Zool. Wetensch., No. 108, pp. 131—171
- Schmidt-Nielsen K. 1971. How birds breathe. Sci. Am. **225** (6), 72—79.
- Scott J. H., Symons N. B. 1977. Introduction to Dental Anatomy. 8th ed. Edinburgh and London, Churchill Livingstone.
- Sonntag C. F. 1920—1924. The comparative anatomy of the Mammalia. Proc. Zool. Soc. London **1920**, 115—129; **1921**, 1—29, 277—322, 497—521, 741—767; **1922**, 639—657; **1923**, 129—153, 515—529; **1924**, 725—755
- Woodland W. N. F. 1911. On the structure and function of the gas glands and retia mirabilia associated with the gas bladder of some teleostean fishes. Proc. Zool. Soc. London **1911**, 183—248.
- Woskoboinikoff M. 1932. Der Apparat der Kiemenatmung bei den Fischen. Zool. Jahrbuch (Anat.) **55**, 315—488

Пищеварительная система

- Barrington E. J. W. 1945. The supposed pancreatic organs of *Petromyzon fluviatilis* and *Myxine glutinosa*. Quart. J. Microsc. Sci. **85**, 391—417
- Blake I. H. 1930, 1936. Studies on the comparative histology of the digestive tube of certain teleost fishes. J. Morphol. **50**, 39—70; **60**, 77—102
- Burger J. W. 1962. Further studies on the function of the rectal gland in the spiny dogfish., Physiol. Zool. **35**, 205—217
- Calhoun M. L. 1954. Microscopic Anatomy of the Digestive System of the Chicken. Ames, Iowa State College Press
- Cornelius C. 1925. Morphologie, Histologie und Embryologie des Muskelmagens der Vogel. Morphol. Jahrbuch **54**, 507—559

- Elias H.* 1955. Liver morphology. *Biol. Rev.* **30**, 263—310.
- Elias H., Sherrick J. C.* 1969. *Morphology of the Liver*. New York, Academic Press.
- Gorham F. W., Ivy A. C.* 1938. General function of the gall bladder from the evolutionary standpoint. *Field Museum of Natural History, Zoology Series*, **22**, 159—213.
- Greene C. W.* 1912. Anatomy and histology of the alimentary tract of the king salmon. *Bull. U. S. Bureau Fisheries*, **32**, 73—100.
- Hill W. C. O.* 1926. A comparative study of the pancreas. *Proc. Zool. Soc. London* **1926**, 581—631.
- Hirsch G. C.* 1950. Magenlose Fische. *Zool. Anzeiger, Ergänz.* **145**, 302—326.
- Hopkins G. S.* 1895. On the enteron of American ganoids. *J. Morphol.* **11**, 411—442.
- Jacobshagen E.* 1913. Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer. II. *Jena. Ztschr. Naturw.* **49**, 373—810.
- Kaden L.* 1936. Über Epithel und Drüsen des Vogelschlunds. *Zool. Jahrbücher (Anat.)* **61**, 421—466.
- Mitchell P. C.* 1901. On the intestinal tract of birds; with remarks on the valuation and nomenclature of zoological characters. *Tr. Linnean Soc. London, Zool.* **8**, 173—275.
- Mitchell P. C.* 1906. On the intestinal tract of mammals. *Tr. Zool. Soc. London* **17**, 437—536.
- Neumayer L.* 1930. Die Entwicklung des Darms von *Acipenser*. *Acta Zoologica* **11**, 39—150.
- Oguri M.* 1964. Rectal glands of marine and fresh water sharks, comparative histology. *Science* **144**, 1151—1152.
- Pernkopf E.* 1930. Beiträge zur vergleichende Anatomie des vertebraten Magens. *Ztschr. Anat.* **91**, 329—390.
- Peterson H.* 1908. Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung des Selachierdarmes. *Jena. Ztschr. Naturw.* **43**, 619—652; **44**, 123—148.
- Preuss F., Fricke W.* 1979. Comprehensive schemata on the histology of the liver with consequences in terminology. *J. Morph.* **162**, 211—220.
- Rogers T. A.* 1958. The metabolism of ruminants. *Sci. Am.* **198** (2), 34—38.
- Rouiller C.*, ed. 1963—1964. *The Liver*. 2 vols. New York, Academic Press.
- Slijper E. J.* 1946. Die physiologische Anatomie der Verdauungsorgane bei den Vertebraten. *Tabulae Biologicae* **21**, 1—81.

Мочеполовая система

- Bentley P. J., Follett B. K.* 1963. Kidney function in a primitive vertebrate, the cyclostome *Lampetra fluviatilis*. *J. Physiol.* **169**, 902—918.
- Bercea J.* 1906. Recherches sur le système urogenital des elasmobranchs. *Arch. Zoologie exp. et gén.* **4**(4), 199—484.
- Boyden E. A.* 1922. The development of the cloaca in birds. *Am. J. Anat.* **30**, 163—201.
- Buchanan G., Fraser E. A.* 1918. The development of the urinogenital system in the Marsupialia with special reference to *Trichosurus vulpecula*. Part I. *J. Anat.* **53**, 35—95.
- Chase S. W.* 1923. The mesonephros and urogenital ducts of *Necturus maculosus* Rafinesque. *J. Morphol.* **37**, 457—532.
- Conel J. L.* 1917. The urogenital system of myxinoids. *J. Morphol.* **29**, 75—164.
- Edwards J. G.* 1928, 1929. Studies on aglomerular and glomerular kidneys. *Am. J. Anat.* **42**, 75—108; *Anat. Rec.* **44**, 15—28.
- Everett H. B.* 1945. The present status of the germ-cell problem in vertebrates. *Biol. Rev.* **20**, 45—55.
- Fox H.* 1963. The amphibian pronephros. *Quart. Rev. Biol.* **38**, 1—25.
- Fraser E. A.* 1950. The development of the vertebrate excretory system. *Biol. Rev.* **25**, 159—187.
- Grady H. G., Smith D. E.*, eds. 1963. *The Ovary*. Baltimore, Williams & Wilkins.
- Gray P.* 1930—1936. The development of the amphibian kidney. *Quart. J. Microsc. Sci.* **73**, 507—546; **75**, 425—466; **78**, 445—473.
- Holmgren N.* 1950. On the pronephros and the blood in *Myxine glutinosa*. *Acta Zool.* **31**, 233—348.
- Huber G. C.* 1917. On the morphology of the renal tubules of vertebrates. *Anat. Rec.* **13**, 305—339.
- Kempton R. T.* 1943, 1953. Studies on the elasmobranch kidney. *J. Morphol.* **73**, 247—263; *Biol. Bull.* **104**, 45—56.
- Kindahl M.* 1938. Zur Entwicklung der Exkretionsorgane von Dipnoern und Amphibien. *Acta Zool.* **19**, 1—190.
- Leigh-Sharpe W. H.* 1920—1926. The comparative morphology of the secondary sexual characters of elasmobranch fishes. *J. Morphol.* **34**, 245—265, **35**, 359—380, **36**, 221—243, **42**, 307—308.

- Maschkowzeff A. 1934—1935. Zur Phylogenie der Geschlechtsdrüsen und der Geschlechtsausführgänge bei den Vertebrata auf Grund von Forschungen betreffend die Entwicklung des Mesonephros und der Geschlechtsorgane bei den Acipenseriden, Salmoniden und Amphibien. Zool. Jahrbucher (Anat.) 59, 1—68, 201—276.
- Meyer D. B. 1964. The migration of primordial germ cells in the chick embryo. Develop. Biol. 10, 154—190.
- Moore C. R. 1926. The biology of the mammalian testis and scrotum. Quart. Rev. Biol. 1, 4—50.
- Schmidt-Nielsen K. 1959. Salt glands. Sci. Am. 200(1), 101—116.
- Semon R. 1892. Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems bei *Ichthyophis glutinosus*. Jena. Ztschr. Naturw. 26, 89—203.
- Smuth C. L. et al. 1975. *Latimeria*, the living coelacanth, is ovoviviparous. Science 190, 1105—1106.
- Smuth H. W. 1932. Water regulation and its evolution in fishes. Quart. Rev. Biol. 7, 1—26.
- Smuth H. W. 1951. The Kidney. London and New York, Oxford University Press.
- Smuth H. W. 1953. From Fish to Philosopher. Boston, Little, Brown and Company. Vertebrate evolution with kidney evolution as the leitmotif.
- Witschi E. 1948. Migration of the germ cells of human embryos from the yolk sac to the primitive gonadal folds. Carnegie Inst. Washington, Contrib. Embryol. 32, 67—80.
- Young W. C., ed. 1961. Sex and Internal Secretion. Baltimore, Williams & Wilkins.

Кровеносная система

- Abramson D. I., ed. 1962. Blood Vessels and Lymphatics. New York, Academic Press.
- Adolph E. F. 1967. The heart's pacemaker. Sci. Am. 216 (3), 32—37.
- Barclay A. K., Franklin K. J., Pritchard M. M. L. 1945. The Foetal Circulation. Springfield, Illinois, Charles C. Thomas.
- Barnett C. H., Harrison R. J., Tomlinson J. D. W. 1958. Variations in the venous systems of mammals. Biol. Rev. 33, 442—487.
- Benninghoff A. 1921. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Amphibienherzens. Morphol. Jahrbuch 51, 354—412.
- Bugge J. 1961. The heart of the African lungfish, *Protopterus*. Vidensk. Medd. fra Dansk Naturhist. Foren. 123, 193—210.
- Burnet M. 1962. The thymus gland. Sci. Am. 207(5), 50—57.
- Butler E. G. 1927. The relative role played by the embryonic veins in the development of the mammalian vena cava posterior. Am. J. Anat. 39, 267—353.
- Chardon M. 1962. Contribution à l'étude du système circulatoire lié à la respiration des Protoptéridae. Annalen Koninklijk Mus. Midden-Afrika, Ser. 8°, Zool. Wetensch., No. 108, pp. 53—99.
- Chèvremont M. 1948. Le système histocytaire ou réticulo-endothélial. Biol. Rev. 23, 267—295.
- Chiodi V., Bortolami R. 1966. The Conducting System of the Vertebrate Heart. Bologna, Edizioni Calderini.
- Condon E. D. 1922. Transformation of the aortic arch during the development of the human embryo. Carnegie Inst. Washington, Contrib. Embryol. 14, 47—110.
- Cooper E. L. ed. 1975. Development immunology. Am. Zool. 15, 1—213.
- Davis D. D., Storey H. E. 1943. The carotid circulation in the domestic cat. Publ. Field Museum of Natural History, Zool. 28, 5—47.
- DeLong K. T. 1962. Quantitative analysis of blood circulation through the frog heart. Science 138, 693—694.
- Foxon G. E. H. 1955. Problems of the double circulation in vertebrates. Biol. Rev. 30, 196—228.
- Greil A. 1903. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Herzens und des Truncus arteriosus der Wirbeltiere. Morphol. Jahrbuch 31, 123—310.
- Greil A. 1908—1913. Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystems von *Ceratodus forsteri*. Semon's Zoologische Forschungsreise in Australien 1, 661—1492.
- Heuser C. H. 1923. The branchial vessels and their derivatives in the pig. Carnegie Inst. Washington, Contrib. Embryol. 15, 121—139.
- Hill W. C. O. 1953. The blood-vascular system of *Tarsius*. Proc. Zool. Soc. London, 123, 655—692.
- Hochstetter T. 1906. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Krokodile. Voeltzkow A., Reise in Ostafrika, 4, 1—139.
- Holmes E. B. 1975. A reconsideration of the phylogeny of the tetrapod heart. J. Morph. 147, 209—228.
- Huntington G. S., McClure C. F. W. 1920. The development of the veins in the domestic cat. Anat. Rec. 20, 1—31.

- Kampmeier O. F.* 1969. Evolution and Comparative Morphology of the Lymphatic System. Springfield, Illinois, Charles C Thomas.
- Kern A.* 1926. Das Vogelherz. *Morphol. Jahrbuch* **56**, 264—315.
- Krogh A.* 1929. The Anatomy and Physiology of Capillaries. New Haven, Yale University Press.
- Mathur P. N.* 1944. The anatomy of the reptilian heart. Part I. *Varanus monitor* (Linné). *Proc. Ind. Acad. Sci.*, B, **20**, 1—29.
- Mayerson H. S.* 1963. The lymphatic system. *Sci. Am.* **208** (6), 80—90.
- Miller J. F. A. P.* 1964. The thymus and the development of immunological responsiveness. *Science* **144**, 1544—1551.
- Mossman H. W.* 1948. Circulatory cycles in the vertebrates. *Biol. Rev.* **23**, 237—255.
- O'Donoghue C. H.* 1912. The circulatory system of the common grass snake (*Tropidonotus natrix*). *Proc. Zool. Soc. London* **1912**, 612—647.
- O'Donoghue C. H.* 1920. The blood-vascular systems of the tuatara, *Sphenodon punctatus*. *Philos. Tr. Roy. Soc. London* (B) **210**, 175—252.
- O'Donoghue C. H., Abbott E.* 1928. The blood-vascular system of the spiny dogfish, *Squalus acanthias* Linné, and *Squalus sucklii* Gill. *Tr. Roy. Soc. Edinburgh* **55**, 823—890.
- Padget D. H.* 1957. The development of the cranial venous system in man, from the viewpoint of comparative anatomy. *Carnegie Inst. Washington, Contrib. Embryol.* **36**, 79—140.
- Parsons T. S., organizer.* 1968. Functional morphology of the heart vertebrates. *Am. Zool.* **8**, 177—229.
- Quiring D. P.* 1949. Collateral Circulation. Philadelphia, Lea and Febiger.
- Regan F. P.* 1929. A century of study upon the development of the eutherian vena cava inferior. *Quart. Rev. Biol.* **4**, 179—212.
- Robertson J. I.* 1913. The development of the heart and vascular system of *Lepidosiren paradoxa*. *Quart. J. Microsc. Sci.* **59**, 53—132.
- Rusznayk I., et al.* 1967. Lymphatics and Lymph Circulation: Physiology and Pathology. 2nd ed. Oxford, Pergamon Press Ltd.
- Satchell G. H.* 1971. Circulation in Fishes. Cambridge, England, Cambridge University Press.
- Shearer E. M.* 1930. Studies on the embryology of circulation in fishes. *Am. J. Anat.* **46**, 393—459.
- Shindo T.* 1914. Zur vergleichenden Anatomie der arteriellen Kopfgefäße der Reptilien. *Anat. Hefte* **51**, 267—356.
- Webb G. J. W.* 1979. Comparative cardiac anatomy of the reptilia. III. The heart of crocodilians and an hypothesis on the completion of the interventricular septum of crocodilians and birds. *J. Morph.* **161**, 221—240.
- Wiggers C. J.* 1957. The heart. *Sci. Am.* **196** (5), 75—87.
- Wood J. E.* 1968. The venous system. *Sci. Am.* **218** (1), 86—96.
- Yoffey J. M., Coortice F. C.* 1971. Lymphatics, Lymph and the Lymphomyeloid Complex. London and New York, Academic Press.

Органы чувств

- Allin E. F.* 1975. Evolution of the Mammalian Middle Ear. *J. Morph.* **147**, 403—438.
- Allis E. P., Jr.* 1934. Concerning the course of the laterosensory canals in recent fishes, pre-fishes, and *Necturus*. *J. Anat.* **68**, 361—415.
- Allison A. C.* 1953. The morphology of the olfactory system in vertebrates. *Biol. Rev.* **28**, 195—244.
- Atz J. W.* 1952. Narial breathing in fishes and the evolution of internal nares. *Quart. Rev. Biol.* **27**, 366—377.
- Autrum H.* 1971 — date. Handbook of Sensory Physiology. Berlin, Springer-Verlag. Numerous volumes with various authors.
- Baldauf R. J., Heimer L.* eds. 1967. Vertebrate olfaction. *Am. Zool.* **7**, 385—432.
- Baradi A. F., Bourne G. H.* 1953. Gustatory and olfactory epithelia. *Internat. Rev. Cytol.* **2**, 289—330.
- Bellairs A. d'A., Boyd J. D.* 1947, 1950. The lachrymal apparatus in lizards and snakes. *Proc. Zool. Soc. London* **117**, 81—101; **120**, 269—309.
- Burne R. H.* 1909. The anatomy of the olfactory organ of teleostean fishes. *Proc. Zool. Soc. London* **1909**, 610—662.
- Cahn P. H.* 1967. Lateral Line Detectors. Bloomington, Ind., Indiana University Press.
- Chranilov N. S.* 1927, 1929. Beiträge zur Kenntniss der Weber'schen Apparates der Ostariophysi. *Zool. Jahrbücher (Anat.)* **49**, 501—597; **51**, 323—462.

- Dempster W T* 1930 The morphology of the amphibian endolymphatic organ *J Morphol* **50**, 71—120
- Dijkgraaf S* 1952 Bau und Funktionen der Seitenorgane und des Ohrlabyrinths der Fische *Experientia* **8**, 205—216
- Disler N N* 1960 Lateral Line Sense Organs and Their Importance in Fish Behaviour Moskva, Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR
- Eakin R M* 1973 The Third Eye Berkeley, University of California Press
- Fänge R, Schmidt Nielsen K, Osaki H* 1958 The salt gland of the herring gull *Biol Bull* **115**, 162—171
- Frisch K von* 1936 Über den Gehörsinn in der Fische *Biol Rev* **11**, 210—243
- Gaupp E* 1913 Die Reichertsche Theorie (Hammer- Amboss- und Kieferfrage) *Arch Anat Physiol Supplement V*, 1—417 On evolution of middle ear ossicles
- Guggenheim L* 1948 Phylogenesis of the Ear Culver City, Calif, Murray and Gee
- Holmgren N* 1942 General morphology of the lateral sensory line system of the head in fishes *Kungl Svenska Vetenskapsakad Handl* (3) **20** (1), 1—46
- Kleerekoper H* 1969 Olfaction in Fishes Bloomington, Ind, Indiana University Press
- Lowenstein O* 1936 The equilibrium function of the vertebrate labyrinth *Biol Rev* **11**, 113—145
- Noble G K, Schmidt A* 1937 The structure and function of the facial and labial pits of snakes *Proc Am Philosophical Soc* **77**, 263—288
- Parrington F R* 1979 The evolution of the mammalian middle and outer ears A personal review *Biol Rev* **54**, 369—387
- Parsons T S* 1959 Studies on the comparative embryology of the reptilian nose *Bull Mus Comp Zool, Harvard*, **120**, 104—277
- Parsons T S* ed 1966 The vertebrate ear *Am Zool* **6**, 368—466
- Polyak S* 1957 The Vertebrate Visual System Chicago, University Press
- Pumphrey R J* 1948 The sense organs of birds *Ibis*, **90**, 171—199, Annual Report of the Smithsonian Institution 305—330
- Ralph C L, et al* 1979 The pineal complex and thermoregulation *Biol Rev* **54**, 41—72
- Retzius G* 1881—1884 Das Gehörorgan der Wirbelthiere Morphologisch-histologische Studien 2 vols Stockholm, Samson and Wallin
- Rochon-Duvigneaud A* 1943 Les Yeux et la Vision des Vertébrés Paris, Masson et Cie
- Stenio E A* 1947 The sensory lines and dermal bones of the cheek in fishes and amphibians *Kungl Svenska Vetenskapsakad Handl* (3) **24** (3), 1—195
- Thomson K S* 1977 On the individual history of Cosmine and a possible electroreceptive function of the pore-canal system in fossil fishes In Problems in Vertebrate Evolution, Linn Soc Symp Ser, No 4 London and New York, Academic Press
- Versluys J* 1898 Die mittlere und aussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia *Zool Jahrbücher (Anat)* **12**, 161—406 See also *ibid* **18**, 107—188, 1902
- Walls G L* 1942 The vertebrate eye and its adaptive radiation *Cranbrook Institute of Science Bulletin* No 19
- Werner S C* 1960 Das Gehörorgan der Wirbeltiere und des Menschen Leipzig, George Thieme
- Wever E G* 1978 The Reptile Ear Its Structure and Function Princeton New Jersey, Princeton University Press

Нервная система

- Addens J L* 1933 The motor nuclei and roots of the cranial and first spinal nerves of vertebrates Part I Introduction, Cyclostomes *Zeitschr Ges Anat Abt I*, **101**, 307—410
- Aronson L R* 1963 The central nervous system of sharks and bony fishes, with special reference to sensory and integrative mechanisms In Sharks and Survival, P W Gilbert, ed 165—241 Boston, D C Heath
- Auen E L, Langebartel D A* 1977 The cranial nerves of the colubrid snakes *Elaphe* and *Thamnophis* *J Morph* **154**, 205—222
- Bartelmez G W* 1915 Mauthner's cell and the nucleus motorius tegmenti *J Comp Neurol* **25**, 87—128
- Bass A D* 1959 Evolution of nervous control from primitive organisms to man *Am Assoc Adv Sci Publ* **52**
- Boeke J* 1935 The autonomic (enteric) nervous system of *Amphioxus lanceolatus* *Quart J Microsc Sci* **77**, 623—658
- Bullock T H* 1945 The anatomical organization of the nervous system of Enteropneusta *Quart J Microsc Sci* **86**, 55—111

- Campehouth E., van 1930. Historical survey of the development of the sympathetic nervous system Quart. Rev. Biol 5, 23—50, 217—234.
- Causey G 1960. The Cell of Schwann. Edinburg and London, E and S Livingstone Ltd.
- Cobb S 1963. Notes on the avian optic lobe. Brain 86, 363—372.
- Cobb S 1966 The brain of the emu, *Dromaeus novaehollandiae* II Anatomy of the principal nerve cell ganglia and tracts. Breviora. Mus. Comp Zool., No. 250, 1—27.
- Cole F J 1897. On the cranial nerves of *Chamaera monstrosa*. Tr. Roy. Soc. Edinburgh 38, 631—680
- Conel J L 1929, 1931 The development of the brain of *Bdellostoma stouti*. I. External growth changes II. Internal growth changes. J. Comp Neurol. 47, 343—403; 52, 365—499.
- Crosby E C, Schmitzlein H N 1982. Comparative, Correlative Neuroanatomy of the Vertebrate Telencephalon New York, Macmillan.
- Franz V. 1923. Nervensystem der Akranier. Jena. Ztschr. Naturw. 59, 401—526.
- Gans C, Crosby E C, eds. 1964 Recent advances in neuroanatomy. Am. Zool. 4, 4—96
- Goodrich E S 1937. On the spinal nerves of the Myxinoidea. Quart. J. Microsc. Sci 80, 153—158
- Hassler F, Stephan H. eds. 1967. Evolution of the Forebrain. New York, Plenum Publishers.
- Herrick C J 1899 The cranial nerves of the bony fishes J Comp Neurol 9, 153—455 Cf also 10, 265—322, 1900, 11, 177—249, 1901
- Herrick C. J 1926. Brains of Rats and Men. Chicago, University of Chicago Press.
- Herrick C. J. 1931. An Introduction to Neurology 5th ed. Philadelphia, W B Saunders Company
- Herrick C. J 1948. The Brain of the Tiger Salamander. Chicago, University of Chicago Press.
- Hughes A 1960. The development of the peripheral nerve fiber. Biol Rev 35; 283—323.
- Igarashi S., Kamiya T 1972. Atlas of the Vertebrate Brain. Tokyo, University of Tokyo Press
- Jerison H J 1973. Evolution of the Brain and Intelligence. London, Academic Press.
- Johnels A. G. 1956. On the peripheral autonomic system of the trunk region of *Lampetra planeri* Acta Zool. 37, 251—285.
- Johnston J B. 1901. The brain of *Acipenser*; a contribution to the morphology of the vertebrate brain Zool. Jahrbucher (Anat.) 15, 59—263.
- Johnston J B 1906. The Nervous System of Vertebrates Philadelphia, Blakiston Company
- Kappers C U. A., Huber G C, Crosby E. C. 1936. The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates, Including Man 2 vols. New York, The Macmillan Company A mine of information on comparative neurology, but difficult to work with for one not a neurologist.
- Krieg W. J. S. 1942. Functional Neuroanatomy. Philadelphia, Blakiston Company.
- Kuhlenbeck H. 1967—1978. The Central Nervous System of Vertebrates. 5 vols. New York, Academic Press. A rather idiosyncratic series with much interpretation.
- Kuntz A. 1953. The Autonomic Nervous System 4th ed. Philadelphia, Lea & Febiger
- Larsell O 1967—1972. The Comparative Anatomy and Histology of the Cerebellum. 3 vols. Minneapolis, University of Minnesota Press.
- Lindstrom T 1949. On the cranial nerves of the cyclostomes with special reference to the N. trigeminus Acta Zool. 30, 315—458.
- Llinas R. ed. 1969. Neurobiology of Cerebellar Evolution and Development Proceeding. Chicago, American Medical Association.
- Mitchell G. A G. 1953. Anatomy of the Autonomic Nervous System Edinburgh and London, E, and S Livingstone, Ltd.
- Nicol J A C 1952 Autonomic nervous systems in lower chordates. Biol. Rev. 27, 1—49.
- Nieuwenhuys R 1962 Trends in the evolution of the actinopterygian forebrain. J. Morphol. 111, 69—88
- Norris H. W. 1913. Cranial nerves of *Siren lacertina*. J. Morphol. 24, 245—338.
- Norris H. W., Hughes S. P 1920. The cranial, occipital and anterior spinal nerves of the dogfish. J Comp Neurol 31, 293—395.
- Papez J W 1929 Comparative Neurology. New York, Thomas Y. Crowell Company Reprinted in 1961 Out of date, especially on fiber connections, but still useful for comparative approach
- Pearson R, Pearson L 1976. The Vertebrate Brain, London, Academic Press.
- Petrus J. M., Noback C R, eds 1969. Comparative and evolutionary aspects of the vertebrate central nervous system. Ann. N. Y. Acad. Sci 167 (1), 1—513. Papers by many of the leading workers in one of the few truly comparative surveys
- Pick J. 1970. The Autonomic Nervous System. Morphological, Comparative, Clinical and Surgical Aspects Philadelphia, J. B. Lippincott Company.
- Portmann A 1946, 1947. Etudes sur la cérebralisation chez les oiseaux. Alauda 14, 2—20; 15, 1—15

- Ransom S W, Clark S L 1959 The Anatomy of the Nervous System 10th ed Philadelphia, W B Saunders Company
- Retzlaff E 1957 A mechanism for excitation and inhibition of the Mauthner's cells in teleosts J Comp Neurol 107, 209—225
- Silen L 1950 On the nervous system of *Glossobalanus marginatus* Meek Acta Zool 31, 149—175
- Stefanelli A 1951 The mauthnerian apparatus in the Ichthyopsida Quart Rev Biol 21, 17—34
- Stensio E A 1963 The brain and the cranial nerves in fossil, lower craniate vertebrates Skrifter Norske Videnskaps-Akademi I Oslo I Mat-Naturv Klasse Ny Serie No 13, 1—120
- Stettner L J, Matyniak K A 1968 The brain of birds Sci Am 218 (6) 64—77
- Strong O S 1895 The cranial nerves of Amphibia J Morphol 10, 101—230
- Tretjakoff D 1927 Das periphere Nervensystem des Flussneunauges Ztschr Wiss Zool 129 359—952
- Watkinson G B 1906 The cranial nerves of *Varanus bivittatus* Morphol Jahrbuch 35, 450—472
- Weed L W 1917 The development of the cerebrospinal spaces in pig and in man Carnegie Inst Washington, Contrib Embryol 5, 3—116
- Weiss P A 1934 In vitro experiments on the factors determining the course of the outgrowing nerve fiber J Exp Zool 68, 393—448
- Willard W A 1915 The cranial nerves of *Anolis carolinensis* Bull Mus Comp Zool, Harvard 59, 17—116
- Worthington J 1906 The descriptive anatomy of the brain and cranial nerves of *Bdellostoma dombeys* Quart J Microsc Sci 57, 137—181
- Yntema C L, Hammond W S 1947 The development of the autonomic nervous system Biol Rev 22, 344—359
- Young J Z 1931 On the autonomic nervous system of the teleostean fish, *Uranoscopus scaber* Quart J Microsc Sci 74, 492—525
- Young J Z 1933 The autonomic system of selachians Quart J Microsc Sci 75, 571—624
- Zeman W, Innes J R M 1963 Craigie's Neuroanatomy of the Rat New York, Academic Press

Эндокринные органы

- Bargmann W 1960 The neurosecretory system of the diencephalon Endeavour 19 125—133
- Barrington E J W 1975 An Introduction to General and Comparative Endocrinology 2nd ed Oxford Oxford University Press
- Barrington E J, ed 1979 — date Hormones and Evolution London and New York, Academic Press
- Bern H A 1967 Hormones and endocrine glands of fishes Science 158, 455—462
- Boyd J D 1950 The development of the thyroid and parathyroid glands and the thymus Ann R Coll Surg Engl 7, 455—471
- Chester Jones I, Henderson I W, eds 1976—1978 General, Comparative and Clinical Endocrinology of the Adrenal Cortex 3 vols New York and London, Academic Press
- Dodd J M, Kerr T 1963 Comparative morphology and histology of the hypothalamo neurohypophysial system Symposium 9, Zool Soc London, 9—27
- Fields W S, Guillemin R, Carton C A, eds 1956 Hypothalamic-hypophysial Interrelationships A Symposium Houston, Baylor University College of Medicine
- Goldsmith E D 1949 Phylogeny of the thyroid descriptive and experimental Ann N Y Acad Sci 50, 282—316
- Gorbman A, ed 1967 Recent developments in endocrinology Am Zool 7, 81—169
- Gorbman A, et al 1983 Comparative Endocrinology New York, John Wiley & Sons
- Green J D 1951 The comparative anatomy of the hypophysis, with special reference to its blood supply and innervation Am J Anat 88, 225—311
- Grossman M I 1950 Gastrointestinal hormones Physiol Rev 30, 33—90
- Holmes R L, Ball J N 1974 The Pituitary Gland A Comparative Account Cambridge, England, Cambridge University Press
- Lynn G W, Wachowski H E 1951 The thyroid gland and its functions in coldblooded vertebrates Quart Rev Biol 26, 123—168
- Macchi I A, Gapp D A, eds 1973 Comparative aspects of the endocrine pancreas Am Zool 13, 565—709
- Marshall F H A 1960 The Physiology of Reproduction London, Longmans, Green
- Matty A J 1966 Endocrine glands in lower vertebrates Int Rev Gen Exp Zool 2, 44—138
- Norris H W 1941 The Plagiostome Hypophysis, General Morphology and Types of Structure, Lancaster, Science Press

- Pickford G. E.*, et al. 1973. The current status of fish endocrine systems. *Am. Zool.* **13**, 710—936
- Scharrer E.*, *Scharrer B.* 1963. *Neuroendocrinology* New York, Columbia University Press
- Turner C. D.*, *Bagnara J. T.* 1976. *General Endocrinology*. 6th ed. Philadelphia, W. B. Saunders Company
- Villee D. B.* 1975 *Human Endocrinology A Development Approach*. Philadelphia, W. B. Saunders Company
- Von Euler U. S.*, *Heller H. S.*, eds. 1963. *Comparative Endocrinology*. New York, Academic Press.
- Watzka M.* 1933. Vergleichende Untersuchungen uber den ultimobranchialen Korper *Z. Mikrosk Anat Forsch.* **34**, 485—533.
- Wilkins L.* 1960. The thyroid gland. *Sci. Am.* **202**(3), 119—129.
- Wurtman R. J.*, *Axelrod J.* 1965. The pineal gland. *Sci. Am.* **213**(1), 50—60.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ

- Acanthodes* I 244, 265
Acanthodu I 68, 69, II 340
Acipenser II 43, 74, 127
Actinopterygn I 70, 71, 74, II 340
Aeluroidea I 110, II 345
Agnatha I 54—56, 62, II 338, 339
Agonidae I 81
Aistopoda I 83, II 341
Alligator I 241, 255, 261, 299, 303, 305, II 288, 292, 294
Allosaurus I 255, 261
Allotheria I 103, II 343
Alytes II 114
Amblyrhynchus II 31
Ambystoma I 254, 265, 298 II 325
Amia I 70, 76—78, 208, 210, 211, 229, 244, 246, 282, 305, II 55, 108, 126, 230, 307, 340
Amiurus II 203
Amniota I 55, II 338
Amphibia I 54, 55, 81, II 341
Amphisbaenia I 91, 92, 174, II 342
Anabas II 48
Anableps II 225
Anamnia I 55, II 338
Anapsida I 89, II 341
Anaspida I 58, 59, 232, II 339
Ancylopoda II 346
Anglaspis I 61
Anguilla II 77, 205
Ankylosauria I 95, II 342
Ankylosaurus I 95
Annelida I 14, 41
Anolis II 267
Anser I 255, 301, II 289, 293
Anseriformes I 100
Anthracosauria I 82, 84, II 229, 341
Antiarchi I 63, 64, II 339
Anura I 81, 82, II 341
Apatosaurus I 94
Apoda I 81, 82, 202, II 341
Apodiformes I 100
Apteryx I 99, 241
Aquila I 214
Arachnida I 41, 42
Arachnoidea II 279
Araeoscelidia I 89, 90, II 342
Araeoscelis I 90
Archaeoceti II 346
Archaeopteryx I 97, 98
Archaeornithes I 97, 98, II 343
Archosauria I 89, 92, II 342
Arctoidea I 110, II 345
Arctolepis I 63
Arthrodira I 62, 63, II 229, 339
Arthropoda I 14, 41
Artiodactyla I 112, 113, 115, II 346
Ascaphus I 233, 254
Astrapotheria II 345
Astylosternus II 40
Aves I 53, 54, 96, II 343
Balanoglossus I 37, 38
Batoidea I 65, 66, II 340
Bauria I 261, 286
Bdellostoma I 56, II 41, 50, 108
Blarina I 29
Bos II 77
Bothriolepis I 63
Bovidae I 114
Brachiopoda I 41, 42
Brachyopterygu I 76
Bradyodonti I 66, 67, II 340
Brama I 74
Branchiostoma I 30, II 339
Bryozoa I 41
Bufo II 117

Caenolestoidea I 105, II 344
Callorynchus I 244, 267, II 74
Canidae I 27, 29
Canis I 27, 28, 286, 288, 191
— *familiaris* I 27, 29
Canoidea II 345
Caprimulgiformes I 100
Carassius II 307
Cardiocephalus I 83
Caretta I 299, 300, 303, II 77
Carnivora I 27, 110, II 345
Castor I 29
Catarhini I 109, II 345

Cavia II 76, 232
Caviomorpha I 118, II 347
Cephalaspis I 59, II 339
Cephalerpeton I 88
Cephalochordata I 30, II 339
Ceratomorpha II 346
Ceratopsia I 95, II 342
Cestracion I 212, II 28
Cetacea I 107, 116, II 346
Charadriiformes I 100
Chelonia I 28, 88, 235, II 342
Chelydra I 88
Chimaera I 43, 67, 246
Chimaeriformes I 67, II 340
Chiroptera I 108, II 344
Chlamydoselachus I 222, 246, 268
Choanichthyes I 71, II 340
Chondrichthyes I 64, 68, 69, II 40
Chondrostei I 70, 74—76, II 307, 340
Chordata I 12, 27, 30, 53, II 338
Chthonerpeton I 298
Ciconiiformes I 100
Cladodus I 238, 246
Cladoselachus I 65, 66, II 339
Cladoselachus I 65, 66, 244
Clethrionomys I 29
Climatus I 69
Clupea I 79, 283, II 43
Coccosteus I 63
Coelacanthiformes II 340
Coelacanthini I 71
Coelenterata I 41
Coelolepida I 61, II 339
Columba I 261, II 76, 211, 232
Columbiformes I 100
Condylarthra I 112, II 345
Congridae I 81
Coraciiformes I 100
Coryphodon I 113
Corythosaurus I 94
Cotylosauria I 87, II 341
Creodonta I 110 111 II 345
Crinoidea I 46
Crocodylia I 93, 94, 96, II 342
Crocodylus I 235
Crossopterygii I 71, II 229, 340
Crustacea I 41
Cryptodira I 88
Cuculiformes I 100
Cyclostomata I 55, II 339
Cyclothone I 177
Cynognathus I 243, 258, 288, 291

Dasybatis I 66
Deinotherioidea II 346
Deltatheridia II 345
Dermoptera II 344

Desmotosuchus I 94
Desmostylia II 346
Didelphis I 235, 243, 251, 256, 261, 330, II 290
Didelphodus II 35
Dimetrodon I 101, 235, 258, 259, 286, 288, 290, 291
Dinocerata II 345
Diodontidae I 81
Diplocaulus I 83
Diplodocus I 94
Diplovertebron I 84
Dipnoi I 71, 72, II 229, 341
Diprotodonta I 105, 106, II 344
Dipterus I 73
Docodonta I 103, II 344
Dolichosoma I 83
Drepanaspis I 61
Dromaeus I 267

Echinodermata I 41
Ectoprocta I 42
Ectosteorhachis I 279
Edaphosaurus I 251
Edentata I 117, II 346
Elasmobranchii I 64, 68, II 339
Elasmobranchiomorphi I 54, 55, 62, 66, II 339
Electrophorus II 48
Elephantulus I 107
Embolomeri I 82
Embrithopoda II 345
Enseosteus I 233
Enteropneusta I 37, II 338
Eogyrinus II 229
Eohippus I 112
Eosuchia I 91, II 342
Eotheria I 103, II 344
Epinephelus I 78
Equus I 112, 252, 258, 259, II 211, 289, 293, 294

Eriolacerta I 256
Erinaceus I 107
Eryops I 84, 233, 251 254, 258
Erythrinus II 55
Esox I 208
Euelephantoidea II 345
Euparkeria I 300
Euryapsida I 89 II 342
Eusthenopteron I 233, 244, 246 279 II 229
Eutheria I 103, 104, 105, II 344

Falconiformes I 100
Felidae I 111
Felis I 243
Feloidea II 345
Fennecus II 311
Fissipedia I 110, 111, II 345
Fistulariidae I 81

Gadus II 286, 291
Galliformes I 100
Gallus I 161, II 325
Gaviiformes I 100
Gemuendina I 63
Geomys II 17
Geosaurus I 94
Gnathostomata I 55, 62, II 338
Gravigrada II 346
Gruiformes I 100
Gymnarchus I 354
Gymnophiona I 81, II 341
Gymnotus I 353—355
Gymnura II 288, 292

Haliaetus I 235
Haptodus I 215
Hemichordata I 37, II 338
Hemicyclaspis I 58
Hemigaleus I 246
Heptanchus I 233
Hesperocyon II 311
Hesperornis I 97, 98
Heterodontus II 28
Heterostraci I 60, 61, II 229, 339
Hippocampus II 108
Hippomorpha II 346
Holocephali I 67, II 339, 340
Holoste I 70, 74—77, II 307, 340
Homo I 265, II 67, 70, 77, 168, 290, 310
Hyaenodontia II 345
Hybopsis II 229
Hyracoidea I 115, II 345
Hyracotherium I 112
Hyrax II 77

Ichthyornis I 98
Ichthyosauria I 90, II 343
Ichthyostega I 84
Ichthyostegalia I 82, 84, II 341
Iguana I 235, 241, 300, 303
Iniopteryx I 67
Insecta I 41
Insectivora I 103, II 344
Ischnacanthus I 69
Istiophoridae I 81
Isurus I 244

Jamoutius I 58, 265

Kannemeyeria I 235

Labidosaurus I 235, 305
Labrax II 144
Labyrinthodontia I 82, 84, 85, II 229, 341
Lacerta I 91, II 241
Lacertilia I 91, II 342
Lagomorpha I 118, II 347

Latimeria I 71 72 II 204 307
Lemuroidea I 108, 109, II 345
Lepidosauria I 89, 91, II 342
Lepidosiren II 46, 108, 127
Lepisosteus I 76, 77, II 55, 340
Lepospondyli I 82, 83, 85, II 341
Leptodactylus I 267
Lepus II 77
Limnoscelis I 299, 300
Limulus I 44
Linophrynida I 81
Lipotyphla II 344
Lissamphibia I 82, 85, 166, II 341
Litopterna II 345
Logania I 61
Lophudae I 81
Loricata II 346
Lunaspis I 63
Lycaenops I 102, 256, 261
Lysorophia I 84, II 341

Macacus II 174
Macropus II 77
Macroscelidea II 344
Malapterurus I 353, 355
Mammalia I 27, 53, 54, II 343
Manus I 117
Marsupialia I 103, 104, 106
Marsupicarnivora I 105, II 344
Megachiroptera I 108, II 344
Megalichthys I 305
Menaspis I 67
Metatheria I 103, 104, II 344
Metazoa I 12, 40, 42, 137, 164
Metoposaurus I 84
Miacioidea II 345
Microchiroptera I 108, II 244, 344
Microsauria I 83—85, II 341
Moeritherioidea II 345
Mollusca I 41
Monodactylidae I 81
Monotremata I 103, 104, II 343
Multituberculata I 103, 104, II 344
Mustelus I 66, 265
Myctophum I 177
Myomorpha I 118, II 347
Myriapoda I 41
Mysticeti I 117, II 18, 346
Myxine I 56, II 41, 50
Myxinoidea I 56, 57, II 339

Naja I 91
Natrix II 325
Nectridea I 83, II 341
Necturus I 86, 153, 159, 208, II 113, 162
Neoceratodus I 73, 161, 243, 244, 246, 280,
 II 28, 30, 43, 46, 55, 58, 60, 135, 162, 174

- Neognathae* I: 98; II: 343
Neornithes I: 98; II: 343
Notioprogonia II: 345
Notoungulata II: 345
- Odontoceti* I: 117; II: 346
Odontognathae I: 98, II: 343
Ophiacodon I: 102, 217, 241, 247, 252, 256, 261
Ophiophagus II: 31
Ornithischia I: 93, 94, 241; II: 342
Ornithopoda I: 94; II: 342
Ornithorhynchus I: 235; II: 122
Orycteropus I: 117
Osmerus I: 246
Osteichthyes I: 54, 55, 68—71; II: 307, 340
Osteolepis I: 71, 279
Osteostraci I: 58—60, 232, 234; II: 339
Ostracodermi I: 57; II: 229
- Palaeodonta* II: 346
Palaeognathae I: 98, 99; II: 343
Palaeoherpeton I: 272; II: 229
Palaeoniscus I: 75
Pantodonta II: 345
Pantotheria I: 103, 104; II: 344
Paramyxine II: 50
Parapsida II: 342
Paraselachii I: 67; II: 340
Passeriformes I: 99, 100
Patriotheria I: 103, 104; II: 344
Pavo II: 77
Pecora I: 114; II: 346
Pegasidae I: 81
Pelecaniformes I: 100
Pelycosauria I: 101; II: 343
Peramelida I: 105, 106; II: 344
Perca I: 79, 80, 213; II: 74, 227
Perissodactyla I: 112, II: 346
Petalichthyida II: 339
Petromyson I: 212, 265; II: 50, 53, 74, 135, 232, 286, 291
 — *marinus* I: 56
Petromysontia II: 339
Pharyngolepis I: 58
Phenacodus I: 113
Pholidota I: 117; II: 346
Phoxinus II: 205
Phrynosoma II: 76
Phyllolepidia I: 63; II: 339
Phyllolepis I: 63
Piciformes I: 100
Pilosa II: 346
Pimelodidae I: 81
Pinnipedia I: 111, 112; II: 345
Pipa II: 207
Pisces I: 55; II: 338
Placodermi I: 62—64, 68, 69; II: 229, 339
- Placodontia* I: 90; II: 343
Placodus I: 90; II: 31
Plateosaurus I: 94
Platyhelminthes I: 41
Platyrrhini I: 109; II: 345
Plesiadapoidea I: 108, 109; II: 345
Pleuracanthodii I: 65, 66; II: 340
Pleurodeles II: 230
Pleurodira I: 88
Podicipitiformes I: 100
Podocnemius I: 255
Pogonophora I: 40
Polyodon I: 75
Polyprotodonta I: 105; II: 344
Polypterus I: 70, 71, 76, 227—229, 244, 246; II: 55, 58, 204, 307
Poraspis II: 229
Porifera I: 41
Potamogale I: 107
Primates II: 344
Probainognathus I: 307
Proboscidea I: 116; II: 345
Procellariiformes I: 100
Proteus I: 267
Proteutheria II: 344
Protochordata II: 338
Protoperus II: 43, 46, 74, 108, 162, 166, 229, 307
Protosauria II: 343
Prototheria I: 103; II: 343
Protozoa I: 41
Protrogomorpha II: 346
Psittaciformes I: 100
Pteraspis I: 61
Pterobranchia I: 39; II: 338
Pteroniscus I: 78
Pterosauria I: 93, 94; II: 342
Ptyctodontida I: 63, 67; II: 339
Pyrotheria II: 345
Pyrotherium I: 113
Python I: 300
- Raja* II: 325
Rana I: 260, 298; II: 45, 76, 109, 117, 144, 174, 211, 232, 288, 292
Ratitae I: 98, 99
Reptilia I: 28, 53, 54; II: 341
Rhabdopleura I: 38
Rhachitomi I: 82
Rhamphodopsis I: 63
Rhamphorhynchus I: 94
Rhenanida I: 63; II: 339
Rhinosteus II: 229
Rhipidistia I: 71; II: 229, 340
Rhynchocephalia I: 91; II: 342
Rodentia I: 117; II: 346
Rousettus I: 267
Ruminantia II: 346

- Saccobranchus* II 48
Saccoglossus I 37, 38
Salamandra I 233, 258, 260, II 109
Salmo I 233, II 127, 211, 325
Sarcopterygii I 70, 71, II 340
Saurischia I 93 94 241 II 342
Sauropoda I 93
Sauropodomorpha I 94, II 342
Sauropterygia I 89, 90, II 343
Scaphurhynchus I 75, 246
Sciuromorpha I 118, II 347
Sciurus carolinensis I 29
Scomber II 232
Scophthalmidae I 81
Scyllium I 232, 276, 289
Scymnognathus I 286, 288, 291
Scymnus II 286, 291, 294
Selachii I 65, 66, II 340
Serpentes I 91, 92, II 342
Serranus I 244
Sirenia I 116 II 346
Solenodon I 107
Spermophilus II 77
Sphenisciformes I 100
Sphenodon I 87, 91, 235, 261, 265, 267, 299,
 300, 303, 321, II 110, 209, 299
Squalus I 161, II 43, 77, 267
Squamata I 91, II 342
Stegosauria I 95, II 342
Stegosaurus I 95
Stenopterygius I 90
Stereospondyli I 82
Strigiformes I 100
Subungulata I 107, 115, 116
Suma II 346
Sus I 259
Symmetrodonta I 103, II 344
Sinapsida I 89, 101, II 343
Synaptosauria II 342
Syngnathidae I 81

Taeniodonta II 344
Talpa I 107
Tardigrada II 346

Tarsioidea I 108, 109, II 345
Tarsius I 108, II 223
Teleostei I 70, 74, 77, 131, II 229, 307
Temnospondyli I 82, 84, 85, II 341
Testudinata I 28, II 342
Testudines I 28, 88 II 342
Testudinidae I 88
Testudo I 203
Tetrapoda I 55, II 338, 340
Thecodontia I 93, 94, II 342
Therapsida I 101, 103, II 343
Theria I 103, 104, II 344
Theropoda I 93, II 342
Thescelosaurus I 241
Tillodontia II 344
Torpedo I 353—355, II 108
Toxodon I 113
Toxodontia II 345
Trematops I 260
Triceratops I 95
Triconodonta II 344
Trimerorhynchus I 305
Triturus II 77, 207
Tubulidentata I 117, II 346
Tunicata I 34
Tursiops II 77
Tylopoda I 114 II 346
Typotheria II 345
Tyrannosaurus I 94, 241

Uinatherium I 113
Urochordata I 30, 34, II 338
Urodela I 81, 82, II 341
Ursus I 252

Varanus I 91, 251, II 110
Vermilingua II 346
Vertebrata I 30, 41, II 338, 339

Xenacanthus I 66
Xenarthra I 117, II 346
Xenopus II 230
Xenungulata II 345

Zalambdodonta II 344

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ ТЕРМИНОВ

- Abomasum II 80
- Acetabulum II 238
- Acromion I 237
- Actinotrichia I 201
- Adenohypophysis II 318
 - pars distalis II 318
 - — intermedia II 319
 - — tuberalis II 318
- Alisphenoideum I 285, 288—290, 292—294, 296
- Alveoli II 57
- Amnion I 155
- Ampulla membranacea II 233
- Ampullae Lorencinii II 230
 - spermaticae II 123
- Angulare I 213, 279, 282, 301, 305—307
- Ankylosis I 196
- Anterior I 17
- Aorta dorsalis II 160
 - ventralis II 159
- Appendices pyloricae II 84
- Appendix testis II 129
 - vermiformis II 86
- Aqueductus cerebri II 285
 - Sylvii II 285
- Archipallium II 306
- Archipterygium I 243
- Arcus haemales I 205
 - neuralis I 206
 - occipitales I 224
 - zygomaticus I 287
- Area centralis II 221
 - pellucida I 145
- Arteria axillaris II 171
 - brachialis II 171
 - carotis communis I 163
 - — externa II 161
 - — interna II 163
 - caudalis II 170
 - coeliaca II 170
 - femoralis II 171
 - hypobranchialis II 161
 - iliaca II 171
 - ischiadica II 171
 - lingualis II 169
 - orbitalis II 169
 - peronea II 171
 - poplitea II 171
 - pulmonalis II 164
 - stapedialis II 170
 - subclavia II 171
- Arteriae branchiales advehentes II 160
 - — revehentes II 160
 - mesentericae II 171
 - subclaviae II 165
 - umbilicales II 199
 - vitellinae II 198
- Articulare I 213, 283, 290, 305—307
- Astragalus I 254, 260—262
- Atlas I 215, 217
- Atrium II 185
- Auriculum II 188
- Axis I 215—217
- Baculum I 230
- Basalia I 227
- Basibranchiale I 212, 265, 267, 348
- Basibranchialia I 266, 269
- Basihyale I 265, 267, 268
- Basioccipitale I 272, 277, 279, 282, 283, 289, 291—294, 301, 303
- Basisphenoideum I 272, 278, 279, 285, 289, 291—294, 301, 303
- Branchiae II 40
- Bronchi principales II 56
- Bronchioli II 57, 62
- Bucca II 17
- Bulbus aortae II 188
 - oculi II 210
 - olfactorius II 303
- Bulla tympanica I 294
- Bursa Fabricii II 136, 150
 - omentalis II 9
- Bursae I 187
- Calamus I 170
- Calcaneus I 262
- Calcaneum I 260—262
- Calices II 111
- Calliculi gustatorii II 202
- Camera anterior bulbi II 217
 - posterior bulbi II 217
- Canaliculi I 191
- Canalis alaris I 294, 297
 - caroticus I 297
 - centralis II 280
 - infraorbitalis I 297, II 228

- inguinalis II 124
- nasolacrimalis I 294, 297
- neuroentericus I 147
- radialis dentis II 21
- semicircularis anterior II 233
- — lateralis II 233
- — posterior II 233
- supraorbitalis II 228
- Caninus II 31
- Capitulum I 219, 258
- Capsula auditiva I 221
- glomeruli II 93
- Capsulae olfactoriae I 221
- Carapax I 203
- Carpalia distalia I 253, 254
- Carpus I 253
- Cartilaginee costales I 220—221
- labiales I 265, 267, 269
- tracheales I 265, 267, 270
- Cartilago arytenoidea I 267, 270
- cricoidea I 265 267 270
- mandibularis I 265, 267, 269, 306
- Meckel I 225, 306
- thyroidea I 265, 267, 270
- Cava pleuralia II 12, 64
- Cavitas buccalis I 32
- Cavum buccale II 15
- oris II 15
- pericardiale II 7
- peritoneale II 12
- subarachnoidale II 279
- tympani II 237
- Cecum I 32, II 85
- Cementum II 22
- Centrale I 262
- Centralia I 253—255, 260, 261
- Centrum I 204, 210
- Ceratobranchiale I 225, 267 347
- Ceratobranchialia I 265
- Ceratohyale I 212, 213, 225, 265, 267—269
- Ceratotrachia I 201
- Cerebellum II 295
- culmen II 295
- fissura posterolateralis II 295
- — prima II 295
- flocculus(i) II 295, 296
- folium II 295
- lingua II 295
- lobulus ansiformis II 295
- — centralis II 295
- — flocculonodularis II 295
- — paramedianus II 295
- — simplex II 295
- nodulus II 295
- nucleus centralis II 297
- paraflocculus II 295
- pyramis II 295
- tuber II 295
- uriculae II 296
- uvula II 295
- Cerebrum II 303
- Chiasma opticum II 222, 300
- Choana(ae) I 273, II 18, 206
- Chondrocranium I 221
- Chorda tympani II 273
- Chorion I 155
- Choroidea II 210
- Cisterna chyli II 184
- Clavicula I 215, 233, 235
- Cleithrum I 215 233
- Clitoris II 140
- Cloaca II 134
- Cochlea II 242
- Colliculi inferiores II 301
- superiores II 301
- Colon II 85
- Columella II 237, 240
- Columna dorsalis II 281
- lateralis II 281
- ventralis II 281
- Commissura anterior II 311
- Compacta I 191
- Concha auricularae II 239
- Conchae II 207
- Condylus I 309
- occipitalis I 221
- Conus arteriosus II 185
- papillaris II 217
- Coprodeum II 136
- Copula I 266, 269
- Coracoideum I 26, 215, 233, 236, 237
- Cornea II 211
- Cornu dorsale II 281
- hyoideum I 267
- ventrale II 281
- Cornua I 270
- Corona dentis II 21
- Coronare(ia) I 305—307
- Corpora cavernosa penis I 140
- mamillaria II 302
- quadrigemina II 301
- Corpus I 269
- callosum II 311
- cavernosum urethrae II 140
- cerebelli II 296
- ciliare II 211
- geniculatum laterale II 303
- — mediale II 303
- luteum II 121, 335
- parapineale II 227
- parietale II 227
- rubrum II 55
- striatum II 308, 309

- vertebrae I: 204
- Corpusculum renis II: 93
- Cortex I: 175
 - cerebri II: 306
 - renis II: 112
- Costa sternalis I: 220
- Costae I: 217
- Costalia I: 203
- Crista ampullaris II: 233
 - cnemialis I: 259
 - nuchalis I: 288
 - sagittalis I: 288
- Crura cerebri II: 299
- Crus commune II: 233
- Cuboideum I: 254, 261, 262
- Cuneiforme I: 253, 254, 256
- Cupula II: 229
- Cuticula I: 175
- Dentale I: 213, 279, 282, 301, 305—307
- Dentes II: 21
 - decidui II: 38
 - permanentes II: 39
- Dentinum II: 21
- Dermethmoideum I: 283
- Dermis I: 164
- Dermosphenoticum I: 283
- Dermosupraoccipitalia I: 274
- Diaphragma II: 13
- Diaphysis I: 195
- Diapophyses I: 206
- Diarthrosis I: 196
- Diastema II: 33
- Diencephalon II: 283, 285
- Diverticulum hepaticum II: 86
- Ductuli efferentes II: 132
- Ductus arteriosus I: 163, 165
 - caroticus II: 163
 - choledochus II: 88
 - cochlearis II: 242
 - cysticus II: 88
 - deferens II: 132
 - endolymphaticus II: 231
 - epididymidis I: 133
 - hepaticus II: 88
 - Mülleri II: 125
 - nasolacrimalis II: 224
 - nasopalatinus II: 210
 - nasopharyngeus II: 207, 208
 - pneumaticus II: 54
 - semicircularis II: 233
 - venosus II: 199
 - Wolfi II: 102
- Dura mater II: 279
- Ectepicondylare I: 252
- Ectocuneiforme I: 254, 261, 262
- Ectopterygoideum I: 272, 276, 279, 282, 289—291, 300, 302, 303
- Eminentia mediana II: 322
- Enamelum II: 21
- Encephalon II: 282
- Endometrium II: 130
- Endostyle II: 327
- Entepicondylare I: 252
- Entocuneiforme I: 254, 261, 262
- Entoglossum I: 267
- Entoplastron I: 203
- Entotympanicum I: 295
- Epibranchiale(ia) I: 212, 225, 265, 266, 348
- Epidermis I: 164
- Epididymis II: 133
- Epiglottis I: 270; II: 64
- Epioticum I: 213, 283
- Epiphyses I: 195
- Epiplastron I: 203
- Epipterygoideum I: 272, 276, 282, 285, 288, 290, 291, 300
- Epistropheus I: 217
- Epithalamus II: 299
- Epoophoron II: 129
- Esophagus II: 73
- Ethmoideum I: 213
- Ethmoturbinalia II: 208
- Exoccipitale(ia) I: 272, 277, 286, 289, 291—293, 298, 301, 302
- Extrascapularia laterale et mediale I: 279
- Falciforme I: 231
- Fasciae I: 187
- Femur I: 215, 216, 247, 257
- Fenestra obturatoria II: 242
 - ovalis I: 277, II: 237
 - posttemporalis I: 277
 - puboischadica I: 240
 - rotunda II: 242
 - temporalis lateralis I: 287
 - thyroidea I: 240
- Fenestrae temporales I: 300
- Fibula I: 215, 216, 247, 254, 259, 260
- Fibulare I: 254, 260, 262
- Filae branchiales II: 43
- Fissura optica II: 213
- Fissura rhinalis II: 309
- Folliculae glandulae thyroideae II: 327
- Folliculus I: 171; II: 120
- Fontanellae I: 221
- Foramen coracoideum I: 233, 236
 - ectepicondylare I: 251, 252
 - epiploicum II: 12
 - hypoglossi I: 297
 - incisivum I: 297
 - infraorbitale I: 294
 - interventriculare II: 285

- jugulare I 277, 297
- lacerum anterius I 294 297
- — medium I 294, 297
- — posterius I 294, 297
- Monroi II 285
- obturatorium I 238
- occipitale magnum I 221 277
- opticum I 294, 296
- ovale I 294, 297
- parietale I 273
- postglenoidale I 294
- rotundum I 294 297
- stylomastoideum I 294 297
- Foramina I 221
- intervertebralia I 206
- Formacio reticularis II 287
- Fornix II 306
- Fossa glenoidalis I 235, 291
- infraspinata I 237
- pituitaria I 278
- prearticularis I 306
- supraspinata I 237
- Fossae subtemporales I 273
- Fovea centralis II 221
- Frontale(ia) I 213, 272, 274 279 282—
286, 288, 289, 292—294, 298—301
- Funiculus dorsalis II 281
- lateralis II 281
- ventralis II 281
- Furcula I 215, 234

- Ganglia subvertebralia II 264
- Ganglion habenulae II 301
- spinale II 253
- sympathicum II 264
- Gaster II 75
- fundus II 77
- pars cardiaca II 77
- — pylorica II 77
- Gastralia I 202, 215
- Glandula(ae) bulbourethrales II 134
- ceruminosae I 178
- lacrimales II 224
- parathyroideae II 324
- pituitaria II 300, 318
- rectalis II 84
- subneuralis II 323
- suprarenalis II 329
- thyroidea II 327
- ultimobranchiales II 326
- uropygialis I 178
- vesiculares II 133
- Glans penis II 140
- Glomerulum II 93
- Glottis II 39, 56, 64
- Gonopodium II 139
- Gubernaculum II 124

- Gulare(ia) I 201 279 282
- Gyrus II 310

- Hallux II 262
- Hemibranchia II 43
- Hemipenis II 140
- Hemispheria cerebelli II 296
- Hemisphaerium cerebri II 303
- Hepar II 86
- Hilus renalis II 111
- Hippocampus II 309
- Holobranchia II 43
- Holonephros II 101
- Humerus I 215, 216, 247, 250, 251
- Humor aquosus II 217
- vitreus II 217
- Hyoideum I 268
- Hyomandibulare I 212 213 265 268 269
282, 283, II 238
- Hyoplastron I 203
- Hyperstriatum II 308
- Hypobranchiale(ia) I 213 225 265—267
348
- Hypocentrum(a) I 205 210
- Hypophysis cerebri II 300, 318
- Hypoplastron I 203
- Hypothalamus II 299
- Hypuralia I 228

- Ihum I 215, 238—241, 243
- Incisivi II 31
- Incus I 290
- Inferior I 18
- Infundibulum II 125, 284, 318
- Ingluvies II 75
- Inscriptiones tendineae I 324
- Integument I 164
- Intercentrum I 205
- Interclavicula I 215, 233, 234
- Interdorsalia I 207
- Intermedium I 253, 254, 260, 262
- Interoperculum I 213, 283
- Intertemporale I 272, 274, 275, 279, 298
- Intestinum II 80, 85
- Iris II 211
- Isthmus II 283

- Jugale I 272, 274 275 279 284—286,
289, 291, 293, 294, 298—301, 303, 307

- Labia II 17
- Labyrinthus membranaceus II 231
- Lacrimale I 272, 274, 275, 279 282—
286, 288, 298—300
- Lagena II 232, 237, 241, 243, 246
- Lamellae I 191
- branchiales II 43

- Lamina cribrosa I: 295
 - muscularis mucosae II: 72
 - terminalis II: 299
 - transversalis II: 208
- Larynx I: 270; II: 56
- Laterosphenoidium I: 300, 301, 304
- Lens II: 210
- Lepidotrichia I: 201
- Lien II: 151
- Ligamenta I: 187
 - vocalia II: 64
- Ligamentum coronarium hepatis II: 8, 87
 - falciforme hepatis II: 8, 87
- Linea alba II: 324
 - aspera I: 259
- Lineae temporales I: 296
- Liquor cerebrospinalis II: 279
- Lobi inferiores II: 299
 - laterales II: 299
 - optici II: 300
- Lobuli II: 89
- Lobus frontalis II: 310
 - occipitalis II: 310
 - olfactorius II: 304
 - parietalis II: 310
 - piriformis II: 309
 - temporalis II: 311
- Lunare I: 253, 254, 256
- Macula lagenae II: 232, 243
 - lutea II: 221
 - neglecta II: 232, 235
 - sacculi II: 231, 232
 - utriculi II: 231, 232
- Magnum I: 253, 254, 256
- Malleus I: 290
- Mandibula I: 265, 305
- Manus I: 253
- Marginalia I: 203
- Mastoideum I: 293, 294
- Maxillare I: 213, 272, 274, 279, 282—286, 288, 289, 291, 293, 294, 298—303
- Maxilloturbinalia II: 208
- Meatus acusticus externus I: 294, 297; II: 237
 - — internus I: 297
- Mediastinum dorsale II: 10
 - ventrale II: 13
- Medulla I: 175
 - oblongata II: 283, 288
 - renis II: 112
 - spinalis II: 280
- Membrana basilaris II: 242
 - elastica externa II: 157
 - — interna II: 156
 - nictitans II: 224
 - pleuropericardialis II: 8
 - pleuroperitonealis II: 13
 - tectoria II: 243
 - tympani II: 237
- Meninges II: 213, 279
- Mentomandibulare I: 306
- Mesencephalon II: 283, 285
- Mesenterium II: 8
- Mesethmoideum I: 292, 293, 295
- Mesocardia II: 193
- Mesocolon II: 8
- Mesocuneiforme I: 254, 261, 262
- Mesonephros II: 104
- Mesorchium II: 9
- Mesorectum II: 8
- Mesosalpinx II: 9
- Mesotubarium II: 9
- Mesovarium II: 9
- Metacarpale I: 215, 255
- Metanephros II: 105
- Metapodium I: 247
- Metapterygium I: 244—246
- Metatarsalia I: 262
- Metencephalon II: 283, 285
- Molares II: 32
- Musculus(li) abductor I: 314
 - — et extensor hallucis et indicis I: 336
 - — pollicis longus I: 333
 - adductor femoris I: 335, 338
 - — — longus I: 335, 338
 - — — magnus I: 335
 - — — mandibulae I: 348, 352
 - — — externus profundus I: 348
 - — — — superficialis I: 348
 - ambiens I: 26, 335, 337
 - anconeus I: 333
 - arrector pili I: 175
 - biceps I: 315
 - — brachii I: 332
 - — femoris I: 335, 338
 - brachialis I: 330, 332
 - brachiocephalicus I: 350
 - brachioradialis I: 333
 - caudalipuboischiotibialis I: 346
 - caudofemorales I: 335, 338
 - caudofemoralis brevis I: 338
 - — longus I: 338
 - ciliaris II: 216
 - cleidomastoideus I: 350
 - constrictor I: 315
 - — hyoideus superficialis I: 348
 - — superficialis I: 348
 - coracoarcuales I: 326
 - coracobrachialis I: 232
 - coracoradialis I: 339
 - costocervicalis I: 322
 - cremaster II: 124
 - cricothyroideus I: 326
 - cutaneus maximus I: 354

- — trunci I: 181, 354
- deltoideus I: 26, 331, 332
- — clavicularis I: 332
- depressor I: 315
- — mandibulae I: 348, 351
- digastricus I: 315, 326, 351, 352
- dilatator I: 315
- — operculi I: 348
- dorsalis scapulae I: 332
- — trunci I: 319—321
- epitrochleoanconeus I: 333
- extensor I: 314
- — digitorum communis I: 333, 336
- — hallucis brevis I: 336
- — hallucis longus I: 336
- — indicis proprius I: 333
- — pollicis I: 333
- extensores carpi radiales I: 333
- — digitorum brevis I: 333, 336
- femorococcygeus I: 335
- femorotibialis I: 335
- flexor I: 314
- — carpi radialis I: 333
- — — ulnaris I: 333
- — digitorum longus I: 336
- — — profundus I: 333
- — — sublimis I: 333
- — hallucis longus I: 336
- — palmaris profundus I: 333, 334
- — — superficial I: 333
- — tibialis externus I: 335, 338
- — — internus I: 335, 338
- gastrocnemius I: 336, 338
- — lateralis I: 336
- — medialis I: 336
- gemelli I: 338
- genioglossus I: 326
- geniohyoideus I: 326
- gluteus maximus I: 335
- — medius I: 335, 337
- — minimus I: 335, 337
- gracilis I: 335, 338
- hyoglossus I: 326
- iliacus I: 335
- iliocostalis I: 319, 321, 322
- iliofemoralis I: 335, 337
- iliofibularis I: 335, 337
- iliotibialis I: 335
- infraspinalis I: 332
- interarcualis I: 348
- interbranchialis I: 348
- intercostales interni dorsales I: 322
- — ventrales I: 322
- intercostalis I: 324
- — internus I: 319, 322
- — externus I: 319, 322
- intermandibularis I: 348, 352
- interossei dorsales I: 333, 336
- interosseus cruris I: 336
- ischiotrochantericus I: 338
- latissimus dorsi I: 330, 331, 332
- levator I: 315
- — arcus palatini I: 348
- — — visceralis I: 348
- — bulbi II: 223
- — hyomandibularis I: 348
- — operculi I: 349
- — palatoquadrati I: 348, 352
- — palpebrae superioris I: 329
- — scapulae I: 322, 325
- levatores arcuum viscerales I: 348
- longissimus capitis I: 322
- — cervicis I: 322
- — dorsi I: 319, 321, 322
- masseter I: 326, 352, 353
- mylohyoideus I: 326, 348, 352
- obliquus abdominis externus I: 321, 323
- — — profundus I: 319
- — — superficialis I: 319
- — — internus I: 319, 321, 323
- — inferior I: 328, 329
- — superior I: 328
- obturator externus I: 335, 337
- — internus I: 335, 338
- omohyoideus I: 322, 326
- opercularis II: 245
- palmaris longus I: 333
- panniculus carnosus I: 181, 332, 354
- pectineus I: 335
- pectoralis I: 325, 326, 331
- pectoralis minor I: 339
- peroneus brevis I: 336
- — longus I: 336
- — tertius I: 336
- piriformis I: 335, 337
- plantaris I: 336
- popliteus I: 336
- preorbitalis I: 348, 352
- procoracohumeralis longus I: 339
- pronator I: 315
- — profundus I: 333, 336
- — quadratus I: 333
- — teres I: 333
- protractor lentis II: 216
- psoas I: 335
- pterygoidei I: 352, 353
- puboischiofemoralis externus I: 335, 337
- — internus I: 334, 335
- puboichiotibialis I: 335, 338
- pubotibialis I: 335, 338
- quadratus femoris I: 335, 337
- quadiceps femoris I: 335
- rectus abdominis I: 319, 321, 322, 324
- — anterior I: 328

- — capitis I: 322
- — femoris I: 335
- — inferior I: 328
- — posterior I: 328, 329
- — superior I: 328
- retractor I: 315
- — bulbi I: 329; II: 223
- — lentis II: 216
- rhomboideus I: 325
- rotator I: 315
- sacrospinalis I: 322
- sartorius I: 335
- scapulohumeralis anterior I: 331, 332
- semimembranosus I: 335, 338
- semitendinosus I: 335, 338
- — caput dorsale I: 335, 338
- serratus ventralis I: 322, 325
- sphincter I: 315
- — colli I: 349, 350
- spinalis capitis I: 322
- sternocleidomastoideus I: 349
- sternohyoideus I: 321, 322, 326
- sternomastoideus I: 326, 350
- sternothyroideus I: 326
- styloglossus I: 326
- subcoracoscaphularis I: 330—332
- subcostales I: 319, 324
- subscapularis I: 331, 332
- subvertebralis I: 319, 323
- supinator I: 315, 333
- supracoracoideus I: 330, 332, 339
- supracostalis I: 319, 322, 324
- supraspinatus I: 332
- temporalis I: 352, 353
- tenuissimus I: 337
- teres major I: 331, 332
- — minor I: 331, 332
- thyrohyoideus I: 326
- tibialis I: 336
- — anterior I: 336
- — posterior I: 336
- transversospinalis I: 319, 321, 322
- transversus abdominis I: 319, 321—323
- trapezius I: 325, 326, 348, 349
- triangularis I: 322
- triceps I: 315
- — brachii I: 330—332
- vasti I: 335
- Myelencephalon II: 283, 285
- Myocommata I: 319
- Myodome I: 328

- Nares externi I: 273
- Nasale I: 272, 274, 279, 282—286, 288, 293, 298—301
- Nasoturbinale II: 208
- Neocerebellum II: 295

- Neopallium II: 308
- Nephros II: 93
- Neuralgia I: 203
- Neurocranium I: 221
- Neurohypophysis, pars nervosa II: 319
- Nervus abducens II: 266
- accessorius II: 268
- acusticus II: 267
- cochlearis II: 270
- facialis II: 266
- glossopharyngeus II: 267
- hyomandibularis II: 273
- hypobranchialis II: 268
- hypoglossus II: 268
- lateralis anterior II: 270
- — posterior II: 270
- oculomotorius II: 266
- olfactorius II: 266
- ophthalmicus profundus II: 272
- opticus II: 210, 266
- phrenicus I: 327
- terminalis II: 272
- trigeminus II: 266
- trochlearis I: 329; II: 266
- vagus II: 267
- vestibularis II: 270
- Nodus lymphaticus II: 152
- Nuchale I: 203
- Nuclei basales II: 306
- paraventriculares II: 320
- supraoptics II: 320
- Nucleus ambiguus II: 292
- gustatorius II: 292
- ruber II: 301
- solitarius II: 292
- ventralis II: 303

- Occipitale I: 284—286, 289, 292—294
- Oculus II: 210
- Olecranon I: 252, 331
- Omasum II: 80
- Omentum majus II: 8
- minus II: 8, 87
- Operculum I: 201, 213, 279, 282, 283; II: 44, 237, 245, 246
- Opisthoticum I: 272, 277, 282, 289, 291, 292, 303
- Opistonephros II: 102
- Orbitae I: 273; II: 210
- Orbitosphenoideum I: 283, 295
- Organum Jacobsoni II: 209
- olfactum II: 204
- parietale II: 227
- pineale II: 227
- vomeronasale II: 209
- Os calcis I: 262
- capitatum I: 253
- cordis I: 231

- cubiforme I: 253
- cuboideum I: 262
- cuboideum intermedium (secundum) I: 262
- cuneiforme laterale (tertium) I: 262
- — mediale (primum) I: 262
- hamatum I: 253
- lunatum I: 253
- multangulum majus I: 253
- — minus I: 253
- naviculare I: 253, 254, 261, 262
- — pedis I: 262
- palpebrae I: 231
- penis I: 230; II: 141
- pisiforme I: 253
- pñapi I: 230
- pyramidale I: 253
- scaphoideum I: 253
- triquetrum I: 253
- uncinatum I: 253
- Ossae prepubica I: 242
- suborbitalia I: 213
- Ossicula auditus II: 239
- Ovarium II: 120
- Oviductus II: 125

- Palatinum I: 272, 276, 279, 282, 285, 289—291, 293, 294, 301—303
- Palatoquadratum I: 212, 265, 266, 269, 276
- Palatum molle II: 18
- Paleocerebellum II: 295
- Paleopallium II: 306
- Pallium II: 306
- Palpebrae II: 224
- Pancreas II: 90
- Panniculus adiposus I: 181
- Papilla(ae) I: 181
- amphibiorum II: 232, 246
- basilaris II: 232, 240, 241, 243
- linguales II: 203
- renalis II: 111
- Patella I: 216, 230, 259
- Parabronchi II: 62
- Parachordalia II: 223
- Paraglossum I: 267
- Paraphysis II: 299
- Parapophysis I: 205
- Parasphenoideum I: 272, 276, 279, 282, 283, 289—292, 301—303
- Parethmoideum I: 283
- Parietale I: 213, 272, 274, 279, 282—286, 289, 292, 293, 298—301
- Paroophoron II: 129
- Pecten II: 218
- Pedunculi cerebelli II: 296
- Pedunculus olfactorius II: 304
- Pelvis renalis II: 111
- Penis II: 140

- Perichondrium I: 189
- Periosteum I: 191
- Perioticum I: 289, 292—294
- Peritoneum II: 5
- parietale II: 5
- viscerale II: 6
- Pes I: 260
- Phalanges digitorum I: 255
- unguales I: 255
- Pharyngobranchiale I: 212, 225, 265, 266, 348
- Pharynx II: 39
- Pia mater II: 279
- Pisiforme I: 253—256
- Planum orbitale I: 224
- Plastron I: 203
- Pleurapophyses I: 221
- Pleurocentrum I: 210
- Plexus brachialis II: 255
- chorioideus II: 286
- — anterior II: 299
- — posterior II: 290
- coeliacus II: 264
- lumbosacralis I: 255
- mesenterices II: 264
- subvertebrales II: 264
- Pollex I: 256
- Pons II: 292
- Pori abdominales II: 14
- genitales II: 14, 125
- Postcleithrum I: 233
- Posterior I: 17
- Postfrontale I: 213, 272, 274, 275, 279, 282, 284—286, 298—300
- Postminimus I: 254
- Postnasale I: 279
- Postorbitale I: 272, 274, 275, 279, 284—286, 288, 291, 293, 298—300
- Postparietale I: 272, 274, 279, 282, 284, 286, 288, 292, 293, 298, 299, 301
- Postrostrale I: 279
- Postsplenialia I: 279
- Posttemporale I: 213, 233, 282, 283
- Prearticulare I: 305—307
- Prefrontale I: 213, 272, 274, 275, 279, 282—286, 288, 298—301
- Prehallux I: 260, 261
- Premaxillare I: 213, 274, 279, 282—286, 288—291, 298—303
- Premolares II: 31
- Preoperculum I: 201, 213, 279, 282, 283
- Preparietale I: 286
- Prepollex I: 254
- Preputium II: 141
- Presphenoideum I: 279, 288—295
- Processus angularis I: 308
- basipterygoideus I: 278
- coronoideus I: 308

- *falciformis* II: 216
- *mastoideus* I: 294
- *paroccipitalis* I: 294
- *retroarticularis mandibulae* I: 351
- *spinosus superior* I: 206
- *styloideus* I: 270
- *uncinati* I: 220
- *vaginales* II: 124
- Procoracoideum* I: 236
- Proctodeum* II: 134
- Pronephros* II: 102
- Prooticum* I: 272, 277, 282, 283, 286, 291, 292, 298—300, 302
- Prosencephalon* II: 282, 283, 285
- Prostata* II: 134
- Proventriculus* II: 79
- Psalterium* II: 80
- Pseudobranchia* II: 44
- Pteroticum* I: 283
- Pterygiophora radiales* I: 227
- Pterigoideum* I: 272, 275, 279, 285, 289, 290, 291, 293, 294, 300—303
- Pterygopodia* I: 247; II: 138
- Pterigoquadratum* I: 266, 276
- Pteryla* I: 171
- Pubis* I: 215, 238—241, 243
- Pulmones* II: 56
- Pulvinar* II: 303
- Pupilla* II: 211
- Pygalia* I: 203
- Pygostyle* I: 215
- Pylorus* II: 72
- Pyramis renalis* II: 112

- Quadratojugale* I: 272, 274, 275, 279, 284, 285, 288, 289, 291, 293, 298—303
- Quadratum* I: 213, 272, 276, 279, 282, 283, 288—291, 293, 298, 300—303, 307

- Rachis* II: 171
- Radiale* I: 253, 254
- Radialia* I: 227
- Radices dentis* II: 21
- Radii branchiales* I: 266; II: 42
- *branchiostegi* I: 201, 213, 282
- Radius* I: 215, 216, 247, 251, 252, 254
- Radix dorsalis* II: 253
- *ventralis* II: 253
- Rami* II: 253
- Ramus* I: 308
- *communicans albus* II: 263
- *griseus* II: 264
- *dorsalis* II: 253, 272
- *mandibularis* II: 273
- *maxillaris* II: 273
- *palatinus* II: 273
- *pharyngeus* II: 272
- *posttrematicus* II: 272
- *pretrematicus* II: 272
- *splanchnicus* II: 274
- *ventralis* II: 253
- *visceralis* II: 263
- Rectum* II: 86
- Remex* I: 171
- Ren* II: 93
- Reniculi* II: 112
- Rete mirabile* I: 182; II: 55, 155
- Rete testis* II: 132
- Reticulum* II: 79
- Retina* II: 210
- Retrix* I: 171
- Rhombencephalon* II: 283, 285
- Rimae branchiales* II: 41
- Rostrale(lia)* I: 231, 279, 282
- Rumen* II: 79

- Sacci pneumatics* II: 61
- Sacculus* II: 231, 232, 235, 241, 243, 246
- Saccus endolymphaticus* II: 231
- *perilymphaticus* II: 242
- *vasculosus* II: 300
- Sacrum* I: 216
- Scala media* II: 242
- *tympani* II: 243
- *vestibuli* II: 243
- Scaphoideum* I: 253, 254, 256
- Scapula* I: 215, 216, 233, 235, 236
- Sclera* II: 210
- Scrotum* II: 124
- Sella turcica* I: 278; II: 318
- Septomaxillare* I: 272, 274, 275, 279, 284—286, 288, 298, 300
- Septum branchiale* II: 42
- *transversum* II: 7
- Sinus pneumatici* II: 209
- *urogenitalis* II: 131, 138
- *venosus* II: 185
- Sphenethmoideum* I: 272, 278, 292, 302
- Sphenoideum* I: 295
- Sphenoticum* I: 283
- Spina scapulae* I: 237
- Spiraculum* II: 44
- Splen* II: 151
- Spleniale(lia)* II: 279, 305, 307
- Spongiosa* I: 191
- Squamosum* I: 213, 272, 274, 279, 284—286, 288, 289, 291—294, 298—301, 303, 307
- Stapes* I: 268, 290, 307; II: 107, 237
- Sternum* I: 215, 216, 237
- Stomodeum* II: 15
- Stratum corneum* I: 167
- *germinativum* I: 167
- *lucidum* I: 167
- Suboperculum* I: 201, 279

- Suborbitale (lia) I: 213, 282, 283
 Substantia alba II: 280
 — grisea II: 280
 Subunguis I: 168
 Sulci II: 310
 Sulcus centralis II: 312
 — limitans II: 291
 Superior I: 18
 Supraangulare I: 279, 282, 301, 305—307
 Supracleithrum I: 233
 Supramaxillare I: 282, 283
 Supraoccipitale I: 213, 272, 277, 286, 288, 292, 293, 299—301, 303
 Supratemporale I: 272, 274, 275, 279, 282, 284—286, 288, 293, 298—300
 Sutura I: 196
 Symphysis pelvina I: 238
 Symplecticum I: 213, 281
 Synarthrosis I: 196
 Syrinx II: 65

 Tabulare I: 272, 274, 275, 279, 284—286, 293, 298, 299
 Talus I: 262
 Tapetum lucidum II: 214
 Tarsalia distalia I: 260, 261
 Tarsometatarsus I: 215, 261, 262
 Tarsus I: 260
 Tectum II: 222, 284, 299
 Tegmentum II: 299
 Tela chorioidea II: 286
 Telencephalon II: 283, 285
 Temporale I: 295
 Tendines I: 187
 Testis II: 122
 Thalamus II: 299
 — dorsalis II: 299
 — ventralis II: 299
 Thymus II: 148
 Tibia I: 215, 216, 247, 254, 259, 260
 Tibiale I: 254, 260, 262
 Tibiotarsus I: 215, 261, 262
 Tiphlosolis II: 83
 Tonsillae II: 39
 Trabeculae I: 223
 Trachea II: 56
 Tractus corticospinalis II: 309
 — olfactorius II: 304
 Transversum I: 276
 Trapezium I: 253, 254, 256
 Trapezoideum I: 253, 254, 256
 Trochanter internus I: 258
 — major I: 258
 — minor I: 259
 — quartus I: 258
 Trochlea I: 329
 Truncus pulmonalis II: 163
 — sympathicus II: 264
 Tuba auditiva II: 39, 237
 — Eustachii II: 237
 — respiratoria II: 50
 — uterina II: 128
 Tuber cinereum II: 302
 Tuberculum I: 219
 — majus II: 250
 — minus I: 250
 Tubuli renales recti II: 105
 — seminiferi II: 123
 Tubulus contortus II: 93
 — renalis II: 93
 Tunica adventitia II: 156
 — albuginea II: 122
 — conjunctiva II: 213
 — externa II: 156
 — intima II: 156
 — media II: 156
 — mucosa II: 72
 — muscularis II: 72
 — serosa II: 73
 — submucosa II: 72
 — vaginalis II: 124
 Turbinalia I: 295; II: 207
 Tympanicum I: 285, 294

 Ulna I: 215, 216, 247, 251, 252, 254
 Ulnare I: 253, 254
 Umbilicus inferior I: 171
 — superior I: 171
 Unciforme I: 253, 254
 Ureter II: 105
 Urethra II: 138
 Urodeum II: 136
 Urohyale I: 213
 Urophysis II: 332
 Uterus II: 128
 — bicornis II: 130
 — bipartitus II: 130
 — duplex II: 130
 — simplex II: 130
 Utriculus II: 231, 232, 235, 241, 246
 — prostaticus II: 129

 Vagina II: 130
 Valvula ileocecalis II: 85
 Vane I: 171
 Velum II: 50
 — transversum II: 300
 Vena(ae) abdominales II: 180
 — azygos II: 178
 — capitis lateralis II: 174
 — cardinales anteriores II: 174
 — — communes II: 174
 — — posteriores II: 174
 — cava anterior II: 175

— — posterior II: 176
— centralis II: 90
— hemiazygos II: 178
— hepatica II: 173
— iliacae II: 180
— jugulares communes II: 175
— — externus II: 175
— — internus II: 175
— laterales II: 180
— omphalomesenterici II: 173
— portae hepatis II: 173
— — renalis II: 178
— pulmonales II: 182
— subclavia II: 175
— subintestinalis II: 173
— umbilicales II: 180
— vitellinae II: 173
Ventriculi laterales II: 303

Ventriculus II: 75, 79, 185

— lateralis II: 285

— quartus II: 285

— tertius II: 285

Vesica fellea II: 88

— natatoria II: 53

— pneumatica II: 53

Vesicula ophthalmica II: 212

Vesiculae seminales II: 133

Vestibulum II: 138, 207, 240

Vibrissae I: 177

Villi II: 82

Vomer I: 272, 276, 279, 282, 283, 289, 290, 291,
293, 294, 301—303

Xiphiplastron II: 203

Zygapophyses I: 206

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абдуктор I: 314
Агранулоциты II: 145
Агранулярный (гладкий) эндоплазматический ретикулум I: 120, 121
Адаптация I: 20—25
Аддуктор I: 314
— нижней челюсти I: 352
Аддукторный гребень I: 258
Аденогипофиз II: 318
— бугровая часть II: 318
— дистальная часть II: 318
— промежуточная часть II: 318
Адреналин II: 263, 332
Адренокортикальная ткань II: 329—330
Адренокортикостероиды II: 330
Адренокортикотропный гормон (АКТГ) II: 323
Аккомодация II: 215—217
Акромион I: 237
Аксон I: 248
Аксоплазма II: 249
Актинотрихии I: 201
Акула(ы) I: 64—66, 154; II: 74, 339
— автономная нервная система II: 265
— жаберная система II: 40—44
— зубы II: 28
— колючие I: 69
— мозговая коробка I: 221, 222
— скелет I: 212
Аллантаис I: 155
Аллигатор I: 241, 255, 261, 299, 303, 305; II: 288, 292, 294
Альбумин II: 143
Альвеолы I: 127; II: 57
Амелобласты II: 24
Амнион I: 155
Амниоты, дуги аорты II: 164—165, 167, 168
— позвонки I: 204—207
Ампулы Лоренцини II: 230
Амфибии I: 54, 55, 80—86; II: 344
— безногие I: 81
— бесхвостые I: 81; II: 341
— внутреннее ухо II: 246
— гастрюляция и образование зародышевых листков I: 140—141
— дробление и образование бластулы I: 133—135
— наружные жабры II: 52—53
— образование мезодермы I: 150
— плечевой пояс I: 234, 235
— примитивные, череп I: 272, 273—278
— среднее ухо II: 244—246
— форма тела, развитие I: 153
Амфибийный сосочек II: 246
Амфикон II: 36
Амфистилическая конструкция подвески челюстей I: 268
Амфицельные позвонки I: 204, 205
Аналогия I: 20
Анальный плавник I: 228; II: 139
Анамнии, позвонки I: 207—213
Анапсидный тип черепа I: 89, 300
Анастомозы II: 155
Анатомическая номенклатура I: 26—27
Ангиотензин II: 336
Андрогены II: 334
Андростендиол II: 334
Анимальный полюс I: 131
Аорта брюшная II: 159
— легочный ствол II: 163
— спинная I: 160, 170
Апокриновые железы I: 126
Апоневроз I: 315
Аппарат Гольджи I: 120, 121
Ареолярная соединительная ткань I: 186
Артериальная жаберная дуга нижнечелюстная II: 161
— — — подъязычная II: 161
Артериальные (жаберные) дуги II: 159, 164, 165
— — у амниот II: 164—165, 167, 168
— — у амфибий (земноводных) II: 162—164
— — у рыб II: 159—162
Артериальный конус II: 185, 188, 191
Артериолы II: 156
Артерия(и) I: 13; II: 156—158, 159—171
— бедренная II: 171
— брыжеечные II: 171
— височная II: 170
— внутренняя сонная II: 163, 169
— — эластическая мембрана II: 156
— выносящие жаберные II: 160, 161
— гипобранхиальная II: 161

- глазничная II: 169
- желточные II: 198
- легочные II: 164
- малоберцовая II: 171
- наружная сонная II: 161, 169
- — эластическая мембрана II: 157
- общая сонная II: 163
- плечевая II: 171
- подвздошная II: 171
- подключичная II: 165, 171
- подколенная II: 171
- подкрыльцовая (подмышечная) II: 171
- приносящие жаберные II: 160, 161
- пупочные (аллантоидные) II: 199
- седалищная II: 171
- стапедальная II: 169, 170
- хвостовая II: 170
- чревная II: 171
- язычная II: 169
- Архинефрический канал II: 102, 106, 107, 132, 133
- Архиптеригий I: 243—246
- Астроциты II: 278
- Атлант I: 216, 217
- Атриальная полость I: 33, 35, 36
- Атриовентрикулярная пробка II: 189
- Аутостилическая конструкция подвески челюстей I: 268
- Афферентные нервные волокна II: 251
- Ахиллово сухожилие I: 338, 339
- Ацельные позвонки I: 205
- Ацетилхолин II: 251, 263
- Ацинусы I: 127

- Базальная мембрана I: 125
- Базальное сочленение I: 223
- Базальный сочленовный отросток I: 222
- Базилярный сосочек II: 240
- Базиптеригиодный отросток I: 278
- Базофилы II: 145, 147
- Бакулум I: 230; II: 141
- Баланоглосс I: 47
- личинка I: 45
- Барабан слуховой I: 294
- Барабанная кость I: 294
- лестница II: 243
- перепонка II: 237—239
- струна II: 273
- Бедренная кость I: 257—259
- — аддукторный гребень I: 258
- — большой вертел II: 258
- — головка I: 258
- — малый вертел I: 259
- — четвертый вертел I: 258
- Белая линия I: 324
- соединительная (висцеральная) ветвь II: 263
- Белочная оболочка II: 122
- Бескилевые I: 98, 99
- Беспозвоночные, филогенез I: 40—42
- Бесчелюстные I: 54, 55—62; II: 339
- висцеральный скелет I: 264
- жабры II: 49—51
- орган обоняния II: 206
- Биддеров орган II: 117
- Билатеральная (двусторонняя) симметрия I: 9—10
- Биогенетический „закон” I: 160
- Бластодерма I: 135
- Бластопор I: 137
- Бластоцель II: 133
- Бластула, образование I: 132—136
- Близнечные мышцы I: 338
- Блоковый нерв II: 266, 274
- Блуждающий нерв II: 264, 265, 267, 273—274
- Бокаловидные клетки I: 127
- Боковая вена головы II: 174
- клиновидная кость I: 304
- линия II: 228
- — надглазничный канал II: 228
- — подглазничный канал II: 228
- пластинка I: 151
- Боковое височное окно I: 287
- Боковые желудочки мозга II: 285, 303
- затылочные кости I: 277
- мышцы I: 323
- Большая берцовая кость I: 259
- круглая мышца I: 331
- Большеберцовый элемент предплюсны I: 260
- Большой вертел I: 258
- палец I: 256
- сальник II: 8, 9
- Боталлов проток II: 163, 199
- Боуменова капсула II: 93
- Брахиодонтные зубы II: 37
- Бронхи II: 56, 65—66
- Бронхиолы II: 57, 62
- Брыжеечные сплетения II: 264
- Брыжейка вентральная II: 6
- дорсальная II: 6
- Брыжейки I: 16; II: 6, 8, 9
- Брызгальце II: 41, 42, 44, 47, 161, 237
- Брюшина I: 16; II: 5
- висцеральная (внутренностная) II: 6
- соматическая II: 5
- Брюшко мышцы I: 315
- Брюшная область I: 10
- Брюшные плавники I: 245—247
- поры II: 14
- ребра I: 202
- Бугорок ребра I: 219
- Бунодонтные зубы II: 37
- Бурая жировая ткань I: 187, 188

- Вазопрессин II: 324
Веберовы косточки II: 236
Вегетативный полюс I: 131
Веки II: 224
Вена(ы) I: 13; II: 156—158, 172, 181
— брюшные II: 172, 180—181
— внутренние яремные II: 175
— дорсальные II: 173—180
— желточные II: 173, 196, 198
— задняя кардинальная II: 174—176
— — полая II: 176—180
— кардинальные II: 172, 174—176
— легочные II: 172, 181
— наружные яремные II: 175
— непарная II: 178
— общие кардинальные II: 174
— — яремные II: 175
— передняя полая II: 175
— печеночные II: 172—173
— подвздошные II: 180
— подкишечная II: 173
— подключичные II: 180
— полые II: 172, 175—180
— пупочно-брыжеечные II: 173
— пупочные (аллантаидные) II: 180, 199
— синусы II: 157
— супракардинальные II: 178
— эмбриональная подкишечная система II: 172
Венечная связка II: 8, 87
Венечные кости I: 307
Венозная пазуха (синус) II: 185, 187, 188
— система II: 172—181
Венозный проток II: 199
Вентральные мышцы грудной конечности I: 331—334
— — тазовой конечности I: 337—338
Вентральный I: 17
Венулы II: 156
Веретенovidные клетки II: 146
Вертлужная впадина I: 238, 239
Верхнезатылочная кость I: 274, 277
Верхнекрыловидная кость I: 276
Верхнечелюстная кость I: 274
Верхние ребра I: 218
Верхний конец тела I: 18
Веслонос I: 75
Вибриссы I: 176
Виды I: 27
Височная кость I: 295
— мышца I: 353
Височные линии I: 296
— окна (ямы) I: 89, 287, 300
Висцеральная мускулатура I: 313, 346—353
Висцеральные афферентные волокна II: 257
— дуги I: 266
— структуры I: 48—49
— эфферентные волокна II: 257
Висцеральный скелет I: 197, 263—270
Витродентин I: 200, 201; II: 22
Вкус II: 202, 203
Вкусовые луковицы II: 202, 203
Влагалище II: 130, 131
Внутренние ноздри I: 273; II: 206
Внутренний вертел I: 258
— надмыщелок плечевой кости I: 252
— слуховой проход I: 297
Внутренняя барабанная кость I: 295
— запирательная мышца I: 338
— клеточная масса I: 136
— косая мышца живота I: 323
— лобковоседалищнобедренная мышца I: 334
Водянистая влага II: 217
Воздушные мешки у птиц II: 11, 61
— пазухи II: 209
Воздушный канал II: 54
Волокна коллагеновые I: 187
— ретикулярные I: 187
— Шарпеевы I: 191
Волос, корень I: 173
— корковое вещество I: 175
— кутикула I: 174
— мозговое вещество I: 175
— развитие I: 175
— ствол I: 173
Волосы I: 173—177
— окраска I: 176
— функция I: 176
Волосистой фолликул I: 174
Вольфов канал II: 102
Вомероназальный орган II: 207, 209, 225
Воронка мозга II: 284, 319
— предротная I: 32
— яйцевода I: 125
Воротная вена печени II: 173
— система II: 143, 155
— — гипофиза II: 322
— — печени II: 172—173
— — почек II: 112, 177—178
Ворсинки кишечника II: 82
Впадины подвисочные I: 273
Всасывание пищи II: 68, 82
Вставочные диски I: 311
Вторичное нёбо I: 290; II: 208
Вторичные половые тяжи II: 120
Выделительные органы II: 93—115
— протоки, эволюция II: 112—114
Выйный гребень I: 288
Гаверсовы каналы I: 190, 191
Гаметы II: 116
Ганглий(и) I: 12; II: 247, 287
— габенулярный II: 301
— подпозвоночные II: 264

- симпатический II: 264
- Ганоидная чешуя I: 199, 200
- Ганоин I: 200
- Гастралии I: 202
- Гастрин II: 336
- Гастроинтестинальные гормоны II: 335
- Гастрюляция I: 137—147
- Гемальные узлы II: 152
- Гемоглобин I: 13; II: 144
- Гемоцитобласт II: 148
- Генитальные (половые) складки II: 117
- Гены I: 19
- Герминативный слой эпителия I: 125
- эпителий II: 118
- Гетеротопные элементы I: 230—231
- Гетерофилы II: 145
- Гетероцельные позвонки I: 205
- Гетероцеркальный хвостовой плавник I: 227, 228, 229
- Гибернационные железы I: 188
- Гиоидная дуга I: 268
- — мышцы I: 350
- Гиомандибуляре I: 268, 269
- Гиомандибулярный нерв II: 273
- Гиостилическая конструкция подвески челюстей I: 26
- Гипаксиальная мускулатура I: 320, 322—324
- Гиперстриатум II: 308
- Гипобранхиальная мускулатура I: 326
- Гипокон II: 33, 34, 37
- Гипоконид II: 34
- Гипоталамус II: 299
- латеральные доли II: 299
- зрительные ядра II: 320
- нижние доли II: 299
- околожелудочковые ядра II: 320
- серый бугор II: 302
- Гипофиз II: 300, 318—324
- нервная доля II: 319
- Гипофизарная ямка I: 278
- Гипофизарный карман II: 16, 17, 284
- Гипсодонтные зубы II: 37, 38
- Гипуралии I: 228
- Гладкие мышцы I: 13, 310
- Глаз(а) II: 210—227
- зеркальце II: 214
- непарные II: 226—227
- развитие II: 212—213
- разнообразие II: 225
- Глазницы I: 273; II: 210
- Глазничная пластинка I: 224
- Глазничный отдел мозговой коробки I: 222
- Глазное яблоко II: 210
- Глазной бокал II: 212, 213
- пузырь II: 212, 213, 284
- Глазодвигательный нерв II: 266, 274
- Глазоклиновидные кости I: 295
- Глобулины II: 143
- Глотка I: 12, 32; II: 39, 56
- и жабры у тетрапод II: 51—52
- производные II: 66—67
- Глубокий глазничный нерв II: 272
- Глюкагон II: 329
- Глюкокортикоиды II: 330
- Глобастическое дробление I: 135
- Голова (головной отдел) I: 10
- кровоснабжение I: 165, 169—170
- Головка бедренной кости I: 258
- плечевой кости I: 250
- полового члена II: 140
- ребра I: 219
- Головной мозг I: 12; II: 282—316
- — базальные ядра II: 306
- — мост II: 285, 292
- — обонятельные доли II: 304
- — полосатое тело II: 308, 309
- — проводящие пути II: 287
- — развитие II: 282—286
- — свод II: 306
- — срединное возвышение II: 322
- — строение II: 286—288
- — четвертый желудочек II: 285
- — ядра II: 287, 299
- Головохордовые I: 30
- Голокриновые железы I: 127
- Голонефрос II: 101, 102, 103
- Голосовые связки II: 64
- Голотурия, личинка I: 45
- Гомойотермные животные I: 96, 182
- Гомология I: 19—20
- мышц I: 315—317
- Гомоцеркальный хвостовой плавник I: 227, 228, 229
- Гонадотропин хорионический II: 335
- Гонадотропные гормоны II: 323
- Гонады I: 13; II: 116, 117—124
- индифферентная стадия II: 116, 117, 118, 129
- Гоноподий II: 139
- Горизонтальная перегородка I: 218, 320
- Гормон(ы) II: 317, 323—324
- коры надпочечников II: 330
- роста II: 323
- стимулирующий интерстициальные клетки (ГСИК) II: 323
- Гороховидная кость I: 253
- Гортанная щель I: 270; II: 39
- Гортань I: 270; II: 56, 64—65
- нижняя II: 66—67
- Гранулоциты II: 145
- Гранулярный (шероховатый) эндоплазматический ретикулум I: 120, 121
- Граптолиты I: 40
- Гребень в глазу птиц II: 218
- выйный I: 288

- кнемиальный I: 259
- нервный I: 148, 263—264
- сагиттальный I: 288, 296
- Гребешковая мышца I: 335
- Грудина I: 236, 236—238
- Грудинноподъязычная мышца I: 326
- Грудиннососцевидная мышца I: 350
- Грудная мышца I: 326, 331, 338
- область I: 10
- Грудные придатки I: 231
- Грушевидная мышца I: 337
- Грызун I: 117—118
- Гуанин I: 183
- Гуанофоры I: 183
- Губные хрящи I: 267
- Губы II: 17
- Гулярные пластинки I: 201
- Двоякодышащие I: 70, 71, 72—74; II: 341
- Двуглавая(ые) мышца(ы) I: 332, 338
- Декуссация зрительного нерва II: 222
- Дельтовидная мышца I: 331
- Дендриты II: 248
- Дентин II: 21
- Дерма I: 164, 179, 180, 181
- Дермальные сосочки I: 181
- Дерматом I: 151
- Десмосомы I: 121
- Диапсидный тип черепа I: 89, 300
- Диастема II: 33
- Диафиз I: 195
- Диафрагма, мышцы I: 327
- у млекопитающих II: 12—14
- Дилататор I: 315
- Динозавры I: 93—95
- Дистальные элементы запястья I: 253
- — предплюсны I: 260
- Дистальный I: 17
- Дифидеркальный хвостовой плавник I: 227, 228, 229
- Длинная приводящая мышца бедра I: 338
- Длиннейшая мышца спины I: 321
- Добавочный нерв II: 268, 273
- Долгопят I: 108
- Дольки печени II: 89, 90
- Дорсальное средостение II: 10
- Дорсальные мышцы грудных конечностей I: 331
- — тазовых конечностей I: 334, 335, 337
- — шеи I: 326
- Дорсальный I: 17
- Дорсолатеральная туловищная мышца I: 320
- Древняя кора I: 305, 306
- Дробление яйца I: 132—136
- голобластический тип I: 135
- меробластический тип I: 135
- Дыхательная трубка II: 50
- Евстахиева труба II: 39, 237
- Естественный отбор I: 22
- Ехидна I: 104
- Жаберная дуга, верхнежаберные элементы I: 266
- — глоточно-жаберные элементы I: 266
- — копула I: 266
- — парные поджаберные элементы I: 266
- — рожково-жаберные элементы I: 266
- крышка II: 44
- мускулатура I: 347, 349
- область I: 10
- перегородка II: 41, 42
- Жаберные дуги I: 266
- — производные у тетрапод I: 269—270
- лепестки II: 43
- лучи I: 266; II: 42
- нервы II: 271—274
- тычинки I: 266; II: 41, 42
- щели II: 41
- Жабра ложная II: 44
- целая II: 43
- Жабры II: 39—53
- внутренние II: 40
- выделение солей II: 47
- наружные II: 40, 52—53
- развитие II: 44, 45
- скелет I: 264—268
- у акул II: 40—44
- у бесчелюстных II: 49—51
- у костных рыб II: 45—49
- у тетрапод II: 51—53
- у щитковых II: 50, 51
- Жвачные I: 114—115
- Жевательная мышца I: 353
- Железа газовая II: 55
- гардерова II: 224
- копчиковая I: 178
- нижнечелюстная II: 20
- околоушная II: 20
- питуитарная II: 318
- подъязычная II: 20
- предстательная II: 134
- ректальная II: 84
- щитовидная I: 127; II: 327—328
- Железы I: 126—129
- апокриновые I: 126
- бульбоуретральные II: 134
- внутренней секреции II: 317
- гонадотропные I: 188
- голокриновые I: 127
- зернистые I: 178
- кожные I: 177—179
- куперовы II: 134
- мерокриновые I: 126
- млечные I: 179
- паразитовидные II: 66, 324—328
- пахучие I: 179

- потовые II: 178
- пузырьковидные II: 133
- ротовые II: 20
- сальные I: 175, 178
- слезные II: 224
- слизистые I: 178
- слюнные II: 20
- церуминозные I: 178
- экзокринные I: 127, 128
- эндокринные I: 127; II: 317
- ядовитые I: 177; II: 20
- Желтое пятно сетчатки II: 221
- тело II: 121, 335
- Желток I: 130, 131; II: 70
- Желточный мешок I: 153, 154
- Желудок I: 12; II: 75—80
- дно II: 77
- донный эпителий II: 78
- жвачных II: 79—80
- железистый II: 79
- кардиальная часть II: 77
- кардиальный эпителий II: 77
- пилорическая часть II: 77
- пилорический эпителий II: 79
- Желудочки мозга II: 285—286
- сердца II: 185, 188, 190, 191
- Желчные капилляры II: 88
- протоки I: 128; II: 88
- Желчный пузырь II: 88
- Желчь II: 88
- Живорождение II: 125
- Жидкость спинномозговая II: 279
- тканевая II: 142
- Жировая (адипозная) ткань I: 188

- Заглазничная кость I: 275
- Задневисочное окно I: 277
- Заднее рваное отверстие I: 297
- Заднелобная кость I: 275
- Заднетеменные кости I: 274
- Заднеушная кость I: 277
- Задний конец тела I: 17, 18
- нерв боковой линии II: 270
- Задняя камера глаза II: 217
- кишка II: 72
- Зайцеобразные I: 118; II: 347
- Заостная мышца I: 332
- Запирательное окно I: 242, 243
- отверстие I: 238, 240, 241, 242, 243
- Запястья элементы I: 253
- Зародыш, образование нервных валиков I: 147
- Зародышевые листки, образование I: 137—147
- — производные I: 162—163
- оболочки I: 146, 152—159
- Затылочная кость I: 294
- Затылочные дуги мозговой коробки I: 224, 277
- Затылочный мышцелок I: 221, 222, 277
- Защечные мешки II: 17
- Зверообразные рептилии I: 101
- Землеройки I: 108
- Зернистые железы I: 178
- Змеи I: 92; II: 342
- Зоб II: 75
- Зрачок II: 211
- Зрение стереоскопическое II: 223
- цветное II: 221
- Зрительное отверстие I: 296
- Зрительный бугор II: 299
- нерв II: 266, 270
- перекрест II: 222, 300
- Зубная кость I: 306, 308
- — венечный отросток I: 308
- — ветвь I: 308
- — мышцелок I: 308
- Зубная пластинка II: 23
- формула II: 32
- Зубной сосочек II: 24
- Зубные зачатки II: 23
- Зубчатая мышца I: 325
- Зубчики кожные I: 200; II: 25
- Зубы II: 21—39
- акродонтный тип прикрепления II: 22, 30
- брахиодонтные II: 37
- гипсодонтные II: 37, 38
- глоточные II: 23
- канал корня II: 21
- коренные II: 32, 33—39
- корни II: 21
- лофодонтные II: 37
- молочные II: 38, 39
- плевродонтный тип прикрепления II: 22, 30
- постоянный набор II: 39
- предкоренные II: 31, 37
- развитие II: 23—28
- селенодонтные II: 37
- смена II: 23—28
- строение II: 21—23
- текодонтный тип прикрепления II: 22
- у млекопитающих II: 31—39
- у рыб II: 28—30
- у тетрапод II: 30—39
- хищные II: 37
- щечные II: 32—33

- Иглокожие как предки хордовых I: 45—46
- Извитой каналец II: 93
- Изолецитальные яйца I: 131
- Икроножная мышца I: 338
- Инсулин II: 328
- Интермедин II: 324
- Интероцепторы II: 200

Интерптеригоидная впадина I: 276
Интерстициальная ткань II: 118
Иридоциты I: 183

Казуар I: 98, 99

Кайнозойская эра I: 51, 53

Кальцитонин II: 326

Канал паховый II: 124

— придатка семенника II: 133

Канальцы костные I: 191

Каналы гаверсовы I: 190, 191

Капилляр(ы) I: 13; II: 154—156

Карапакс I: 203

Каудальный I: 17

Квадратная кость I: 276

— мышца бедра I: 337

Квадратноскуловая кость I: 275

Кератин I: 166

Киви I: 98, 99

Кинетизм черепа I: 278

Кисть I: 253—257

«Китовый ус» II: 18

Китообразные I: 116—117

Кишечник I: 12; II: 80—86

— у тетрапод II: 84

Кишечнойдышание I: 37—40; II: 338

— хоботок I: 38, 39

Кишка II: 68—73

— двенадцатиперстная II: 85

— ободочная II: 85

— отделы II: 71—72

— развитие II: 69—71

— слепая II: 86

— спиральная I: 83—84

— спиральный клапан II: 83

— строение II: 72—75

— толстая II: 85

— тонкая II: 85

— функции II: 68, 69

Классификация хордовых I: 53—55; II: 338—347

Клейтрум I: 233, 234

Клетка(и) I: 119—123

— бокаловидные I: 127

— веретеновидные II: 146

— главные II: 79, 324

— железистые I: 126—127

— крови II: 144—146, 147

— кубические I: 124

— нервного гребня I: 148

— обкладочные II: 79

— обонятельные II: 204, 205

— оксифильные II: 324

— печеночные II: 87

— плоские I: 124

— Пуркинье II: 297

— ретикулярные II: 147, 148

— сенсорные II: 200

— Сертоли II: 123, 334

— строение I: 119—122

— тучные I: 187

— фолликулярные II: 335

— функции I: 119—122

— цилиндрические I: 124

— шванновские II: 250

— эпителиальные I: 123—128

Клеточная мембрана I: 120

— среда I: 122

Клиновидная кость I: 295

Клинообонятельная кость I: 278

Клитор II: 140

Клоака I: 12; II: 134—141

— у амфибий II: 135

— у млекопитающих II: 136—138

— у рептилий II: 136

— у рыб II: 134—135

Клубочек копчиковый II: 156

Клубочки почечные II: 93, 94

— хвостовые II: 156

Клыки II: 31, 32

Клюв I: 168

Ключица I: 233, 234

Ключичнососцевидная мышца I: 350

Кнемиальный гребень I: 259

Книжка II: 80

Когтевые фаланги I: 255

Когти I: 168, 169

Кожа I: 164—184

— окраска I: 182—183

— терморегуляция I: 181—182

— функции I: 164—165

Кожные гребешки I: 167

— железы I: 177—179

— зубчики I: 200; II: 25

Козелок II: 66

Коленная чашка I: 259

Коллагеновые волокна I: 187

Коллоид щитовидной железы II: 327

Кольцевидные трахеальные хрящи I: 270

Кольчатые черви как предки хордовых I: 42—43

Комиссуры головного мозга II: 287, 311

Компактная костная ткань I: 191

— соединительная ткань I: 187

Комплекс атланта и эпистрофея I: 216—217

Кон II: 33

Конвергенция I: 24

Конечности I: 14

— задние I: 14

— кровоснабжение II: 170—171

— мышцы I: 329—346

— передние I: 14

— тетрапод I: 247—263

— функции I: 248—250

Конечный мозг II: 285

- Конид II: 34
 Консервативность иннервации II: 255—256
 Констриктор I: 315
 Концевая пластинка II: 299
 Концевой нерв II: 272
 Концевые двигательные пластинки I: 312
 Конъюнктив II: 213
 Конюлид II: 34
 Копродеум II: 136
 Копула I: 266
 Копчиковая железа I: 178
 Копыта I: 16
 Кора большого мозга II: 306
 Коракоид I: 236
 Коракоидная пластинка I: 236
 Коракоиднодужные мышцы I: 326
 Коракоидное отверстие I: 236
 Коракоиднолучевая мышца I: 339
 Коракоидноплечевая мышца I: 332
 Кориум I: 179
 Коронарные сосуды II: 185
 Космин I: 199
 Космоидная чешуя I: 199
 Костистые рыбы I: 74, 77—79, 81; II: 340
 — — автономные нервы II: 266
 — — кишечник II: 84
 — — скелет I: 213
 Костная ткань I: 14, 190—196
 Костный мозг II: 150
 Кость(и) барабанная I: 294
 — бедренная I: 257—259
 — боковая клиновидная I: 304
 — боковые затылочные I: 277
 — века I: 231
 — венечные I: 307
 — верхнезатылочная I: 277
 — верхнекрыловидная I: 276
 — верхнечелюстная I: 274
 — височная I: 295
 — внутренняя барабанная I: 295
 — глазоклиновидные I: 295
 — губчатая I: 191
 — заглазничная I: 275
 — заднелобная I: 275
 — заднетеменные I: 274
 — заднеушная I: 277
 — замещающая (эндохондральная) I: 192
 — затылочная I: 294
 — зубная I: 306, 308
 — квадратная I: 276
 — квадратноскуловая I: 275
 — клиновидная I: 295
 — клинообонятельная I: 278
 — крыловидная I: 275
 — крылоклиновидная I: 296
 — лобковая I: 238—242
 — лобные I: 274
 — лучевая I: 252
 — межвисочная I: 275
 — меккелева I: 306
 — мембранная I: 192
 — надвисочная I: 275
 — надугловая I: 307
 — наружная крыловидная I: 276
 — небная I: 276
 — носовые I: 274
 — околоушная I: 294
 — основная затылочная I: 277
 — — клиновидная I: 278
 — предклиновидная I: 295
 — переднеушная I: 277
 — перихондральная I: 195
 — пластинчатые I: 307
 — подбородочная I: 306
 — подвздошная I: 238—242
 — подкрышечная I: 201
 — покровная I: 192
 — предкрышечная I: 201
 — предлобная I: 275
 — предсочленовная I: 307
 — предчелюстная I: 274
 — пяточная I: 260, 262
 — седалищная I: 238—242
 — скуловая I: 275
 — слезная I: 275
 — сочленовная I: 306, 308
 — срединная обонятельная I: 295
 — табличная I: 275
 — таранная I: 260, 262
 — теменные I: 274
 — угловая I: 307, 308
 — чешуйчатая I: 275
 — щечные I: 275
 Краевой канал почки II: 132, 134
 Крайняя плоть II: 141
 Краниальный I: 17
 Красное тело плавательного пузыря II: 55
 Красные кровяные клетки I: 13
 Крестец сложный I: 216
 Крестцовоостистая мышца I: 322
 Крестцовочерепная (парасимпатическая) нервная система II: 261—263
 Крестцовые позвонки I: 214
 Кровеносная и лимфатическая системы I: 13—14
 Кровеносные сосуды, клапаны II: 158, 159
 — — оболочки II: 156
 — — сфинктеры II: 158
 Кроветворные (гемопозитические) ткани II: 146—153
 Кровообращение зародышевое II: 195—199
 Кровь II: 143—146
 — белки II: 143, 144
 — плазма II: 143
 Кровяные островки II: 148

- пластинки II: 146, 147
- Круги кровообращения II: 193—195
- Крыловидная кость I: 275
- Крыловидные мышцы I: 353
- Крыловой канал I: 297
- Крыложаберные I: 39, 47
- Крылоклиновидная кость I: 296
- Крыша мозга I: 284
- Крышечная кость I: 201
- Кубические клетки I: 124
- Купула II: 229, 232
- Кутикула I: 125

- Ланцетник I: 30—34, 149; II: 339
- автономная нервная система II: 264
- гастрюляция и образование зародышевых листков I: 137
- дробление и образование бластулы I: 132—133
- нервная трубка I: 32
- образование мезодермы I: 149
- образование нервной трубки I: 147
- форма тела I: 152—153
- эндостиль I: 33; II: 327—328
- Латеральный I: 17
- Латимерия I: 71, 72
- Леватор I: 315
- Легкие II: 56—64
 - альвеолы II: 57
 - и плавательный пузырь I: 70; II: 59—60
 - происхождение II: 59
 - строение II: 57
 - у амфибий и рептилий II: 60, 61
 - у двоякодышащих II: 58
 - у млекопитающих II: 62—65
 - у птиц II: 61—62
 - у рыб II: 57—59
- Легочные карманы II: 10
 - складки II: 10
- Лейкоциты II: 145—146
 - полиморфноядерные II: 145
- Лемуры I: 108
- Лепидотрихии I: 201
- Лестница преддверия II: 243
- Летопись палеонтологическая I: 50, 57
- Летучие мыши I: 108
- Лимфа II: 181
- Лимфатическая система I: 13; II: 181—184
- Лимфатические сердца II: 182
 - туловищные протоки II: 184
 - узлы II: 152—153, 181
 - цистерны II: 158
- Лимфоциты II: 145, 150, 153
- Линька I: 173
- Липофоры I: 183
- Лицевой нерв II: 266, 273
- Лицевые мышцы I: 350, 351
- Личиночная стадия I: 159
- Личиночнохордовые I: 30; II: 338
- Лобковая кость I: 238—242
- Лобковобольшеберцовая мышца I: 338
- Лобковоседалищная пластинка I: 238, 240
- Лобковоседалищнобольшеберцовая мышца I: 338
- Лобковоседалищное окно I: 240
- Лобные кости I: 274
- Локомоция у рыб I: 225—226
 - у тетрапод I: 248—250
- Локтевая кость I: 252
- Локтевой отросток I: 252
- Локтевой элемент запястья I: 253
- Лопатка I: 236
 - заостренная ямка I: 237
 - ость I: 237
 - предостная ямка I: 237
- Лопаточноподъязычная мышца I: 326
- Лофодонтные зубы II: 37
- Лофофор II: 38, 40
- Лучевая кость I: 252
- Лучевой элемент запястья I: 253
- Лучеперые (актиноптеригии) I: 71, 74—80; II: 340
 - изменения челюстного аппарата I: 77
- Лучи параллельные жаберной крышки I: 201
- Лютеинизирующий гормон (ЛГ) II: 323

- Макрофаги II: 147, 153
- Малая берцовая кость I: 259
 - грудная мышца I: 339
- Малоберцовый элемент предплюсны I: 260
- Мальпигиево тельце II: 93
- Малый вертел I: 259
 - сальник II: 81, 87
- Матка II: 128—131
 - двойная II: 130
 - двураздельная II: 130
 - двуорогая II: 130
 - простая II: 130
- Маточная труба II: 128
- Матрикс I: 129
- Мегакариоциты II: 146
- Медиальный I: 17
- Межвисочная кость I: 275
- Межжелудочковое отверстие II: 285
- Межключица I: 234
- Межпозвоночное отверстие I: 206
- Межпозвоночные диски I: 189
- Межреберные мышцы I: 324
- Межчелюстная мышца I: 352
- Мезенхима I: 129, 151
- Мезодерма I: 137, 163
 - промежуточная I: 151
 - развитие I: 148—152
- Мезозойская эра (мезозой) I: 51, 53
- Мезокарды II: 193

- Мезолецитальные яйца I: 131, 133, 134
 — — гастрюляция и образование зародышевых
 листков I: 140—141
 Мезомеры I: 151; II: 101
 Мезонефрос II: 104, 105—106
 Мезоптеригиальный элемент I: 245
 Мезотелий I: 126
 Мезоэктодерма I: 264
 Меккелев дивертикул II: 85
 — хрящ I: 306
 Меккелева кость I: 306
 Меланин I: 165, 176
 Меланофоры I: 183
 Меланоцитстимулирующий гормон II: 324
 Мелатонин II: 336
 Мембрана(ы) базальная I: 125
 — базилярная II: 242
 — полупроницаемые I: 123
 Мембранная кость I: 195
 Мениск I: 196
 Меробластическое дробление I: 135
 Мерокриновые железы I: 126
 Метакон II: 33, 34
 Метаконид II: 34
 Метаконюль II: 34
 Метамерия I: 14
 — головы II: 275—278
 Метаморфоз I: 57, 159
 Метанефрос II: 103, 104, 105—106
 Метаподий I: 255
 Метаптеригиальный элемент I: 245
 Мешки воздушные II: 11, 61
 Мешочек круглый II: 231
 — овальный II: 231
 Мигательная перепонка II: 224
 Миелиновая оболочка II: 250
 Мимические мышцы I: 350
 Миндалины II: 39, 150
 Минералокортикоиды II: 330
 Минога I: 55—57; II: 49
 — скелет I: 212
 Миодом I: 328
 Миокард II: 185
 Миомеры I: 319
 Миосепты I: 207, 217—218, 319
 Миотом I: 151, 319; II: 275
 Митохондрии I: 120, 121
 Млекопитающие I: 53, 101—118; II: 343
 — гастрюляция и образование зародышевых
 листков I: 145—147
 — дробление и образование бластулы I: 135—136
 — зародышевые оболочки I: 146
 — зубы II: 31—39
 — — коренные II: 33—39
 — легкие II: 62—64
 — мезозойские I: 103, 104
 — наружное ухо II: 239
 — отверстия мозговой коробки I: 296—297
 — плацентарные I: 106—118
 — плечевой пояс I: 234, 237
 — полушария большого мозга II: 308—313
 — почки I: 111—112
 — развитие формы тела и зародышевые оболоч-
 ки I: 156—158
 — скелет I: 216
 — среднее ухо II: 239—240
 — целомическая полость I: 151; II: 12—14
 — череп I: 284—297
 Млечная линия I: 179, 180
 Млечные железы I: 179
 — — сосок I: 179
 — сосуды II: 184
 Млечный сок II: 184
 Многослойный эпителий I: 124
 Мозговая коробка I: 221—225, 273, 276—278
 — — акулы I: 221, 222
 — — базальный сочленовный отросток I: 222
 — — глазница I: 221, 222
 — — глазничный отдел I: 221
 — — затылочные дуги I: 224
 — — костных рыб I: 281—284
 — — низших тетрапод I: 304
 — — обонятельная капсула I: 221, 222
 — — слуховая капсула I: 221, 222
 — — слуховой отдел I: 221
 Мозговой изгиб II: 282
 — парус II: 300
 Мозжечок II: 285, 294—297
 — клочки II: 296
 — ножки II: 296
 — полушария II: 296
 — тело II: 296
 — ушки II: 296
 — центральное ядро II: 297
 Мозолистое тело II: 311
 Молоточек II: 240
 Молочные зубы II: 25, 38, 39
 Моноциты II: 145, 147
 Монроево отверстие II: 285
 Морская звезда, личинка I: 45
 Мошонка II: 124
 Мочеиспускательный канал II: 138
 Мочеполовой синус II: 131, 138
 Мочеточник II: 105
 Мускулатура (мышцы) I: 14, 310—356
 — бранхиомеров I: 346—350
 — висцеральная I: 313, 346—353
 — гипаксиальная I: 320, 322—324
 — классификация I: 310—312
 — осевая I: 206—207, 318—329
 — соматическая I: 313
 — туловищная I: 318—326
 — эпаксиальная I: 320—322
 Мускульный желудок II: 79

- Мутационный процесс I: 21—22
 Мышечная ткань, классификация I: 313—314
 Мышечное волокно, работа I: 312—313
 Мышечные веретена II: 202
 Мышца(ы) бедра четырехглавая I: 335
 — близнецные I: 338
 — боковые I: 323
 — бранхиомеров I: 313, 314
 — височная I: 353
 — внутренняя запирательная I: 338
 — — лобковоседалищнобедренная I: 334
 — гиоидной дуги I: 350
 — гладкие I: 14, 310
 — глазные I: 328—329; II: 223
 — гомология I: 315—317
 — гребешковая I: 335
 — грудинноподъязычная I: 326
 — грудиннососцевидная I: 350
 — грудная I: 326, 331, 338
 — грудной конечности I: 331—334
 — грушевидная I: 337
 — двубрюшные I: 315, 351
 — двуглавая I: 332
 — дельтовидная I: 331
 — диафрагмы I: 327
 — жевательная I: 353
 — заостренная I: 332
 — зубчатая I: 325
 — икроножная I: 338
 — ключичнососцевидная I: 350
 — конечностей I: 329—346
 — коракоиднодужные I: 326
 — коракоиднолучевая I: 339
 — коракоидноплечевая I: 332
 — крестцовоостистая I: 322
 — крыловидные I: 353
 — лицевые I: 350, 351
 — лобковобольшеберцовая I: 338
 — лобковоседалищнобольшеберцовая I: 338
 — лопаточноподъязычная I: 326
 — малая грудная I: 339
 — — круглая I: 331
 — межреберные I: 324
 — межчелюстная I: 352
 — мимические I: 350
 — надкоракоидная I: 332, 339
 — надреберные I: 324
 — наружная лобковоседалищнобедренная I: 337
 — охватывающая I: 337
 — перистые I: 315, 316
 — плечевая I: 332
 — подвздошная I: 335
 — подвздошнобедренная I: 337
 — подвздошнобольшеберцовая I: 335
 — подвздошномалоберцовая I: 337
 — подкоракоиднолопаточная I: 331
 — подлопаточная I: 331
 — подпозвоночная I: 323
 — подреберные I: 324
 — подъязычночелюстная I: 352
 — полуперепончатая I: 338
 — полусухожильная I: 338
 — поперечноостистая I: 321
 — поперечнополосатые I: 14, 311—312
 — портняжная I: 335
 — поясничная I: 335
 — подглазничная I: 352
 — предостная I: 332
 — прокоракоидноплечевая I: 339
 — ромбовидная I: 325
 — седалищновертельная I: 337
 — сердечная I: 311
 — стройная I: 338
 — терминология I: 314—315
 — тончайшая I: 337
 — трехглавая I: 331
 — функция I: 317—318
 — хвостовобедренные I: 338
 — хвостовые I: 327—328
 — челюстные I: 351—353
 — ягодичные I: 337
 Мюллеров канал II: 125—131
 Мягкая мозговая оболочка II: 279
 Мягкое небо I: 290; II: 18
 Надвисочная кость I: 275
 Надгортанник I: 270; II: 64
 Надкоракоидная мышца I: 332, 339
 Надкостница I: 191
 Надпочечники II: 329—332
 — межпочечная (интерренальная) ткань II: 329
 — корковое вещество II: 329—330
 Надреберные мышцы I: 324
 Надугловая кость I: 307
 Надхрящница I: 189
 Накость II: 240
 Нанду I: 98, 99
 Направляющая связка II: 124
 Наружная косая мышца живота I: 323
 — крыловидная кость I: 276
 — лобковоседалищнобедренная мышца I: 337
 Наружные ноздри I: 273; II: 206
 Наружный и внутренний большеберцовые сгибатели I: 338
 — подмышечок плечевой кости I: 252
 — слуховой проход I: 297; II: 237
 Невзрачное пятно II: 235
 Неврилема II: 249
 Невромасты II: 229, 234
 Нейральная эктодерма I: 137, 163
 Нейрогипофиз II: 319
 Нейроглия II: 278
 Нейромедиаторы II: 251, 263

- Нейрон(ы) II: 248
- ассоциативные (вставочные) II: 252
 - биполярные II: 249
 - двигательные (эфферентные) II: 252
 - мультиполярные II: 248
 - постганглионарные II: 261, 263
 - преганглионарные II: 261, 263
 - сенсорные (чувствительные) II: 251
- Нейропор I: 147
- Нейрула I: 147
- Нейтрофилы II: 145, 147
- Неотения I: 34
- Непарнокопытные I: 113—114
- Непарные плавники I: 225—230
- — шипы I: 227—228
- Неполнозубые I: 117
- Нерв(ы) блоковый II: 266, 274
- блуждающий II: 264, 265, 267, 273—274
 - — внутренностная ветвь II: 274
 - боковой линии II: 229, 270
 - висцерально-двигательные II: 268
 - висцерально-чувствительные II: 268
 - гиомандибулярный II: 273
 - глазодвигательный II: 266, 274
 - глубокий глазничный II: 272
 - добавочный II: 268, 273
 - жаберные II: 271—274
 - задний боковой линии II: 270
 - зрительный II: 210, 222, 266, 270
 - концевой II: 272
 - лицевой II: 266, 273
 - — нёбная ветвь II: 273
 - обонятельный II: 266, 269
 - отводящий II: 266, 274—275
 - передний боковой линии II: 270
 - поджаберный II: 268, 274, 275
 - подъязычночелюстной II: 273
 - подъязычный II: 268, 275
 - преддверноулитковый II: 267
 - преддверный II: 270
 - рост II: 255—256
 - слуховой II: 267, 270
 - соматически-двигательные II: 274—275
 - соматически-чувствительные II: 268, 269—271
 - спинномозговые (спинальные) II: 253—259
 - — брюшной корешок II: 253, 258
 - — ветви II: 253
 - — — брюшная II: 253
 - — — спинная II: 253
 - тройничный II: 266, 273
 - — верхнечелюстная ветвь II: 273
 - — нижнечелюстная ветвь II: 273
 - улитковый II: 270
 - черепные II: 266—275
 - — языкоглоточный II: 267, 273
 - — — глоточная ветвь II: 272
 - — — дорсальная ветвь II: 272
 - — — защелевая ветвь II: 272
 - — — предщелевая ветвь II: 272
- Нервная пластинка I: 148
- система I: 12; II: 247—316
 - — автономная II: 259—266
 - — висцеральная II: 259—266
 - — парасимпатическая II: 261—263, 264
 - — периферическая II: 247, 253—275
 - — симпатическая II: 260, 263, 264
 - — структурные элементы II: 248—253
 - — центральная II: 247—316
- Нервная трубка ланцетника I: 32
- — развитие I: 147—152
- Нервное волокно II: 248—250
- Нервно-кишечный канал I: 147, 149
- Нервно-мышечное соединение I: 355
- Нервные валики I: 147, 148
- сплетения спинальные II: 254—255
- Нервный гребень I: 148, 263—264
- — клетки I: 148
 - импульс II: 250—251
 - ствол у оболочников I: 35, 36
- Нефридии I: 13; II: 100
- Нефрон II: 93—100
- Нефротом I: 151; II: 101
- Неэпителиальные ткани I: 128—129
- Нёбная кость I: 276
- Нёбноквадратный хрящ (элемент) I: 266, 268, 276
- Нёбноносовой канал II: 210
- Нёбные складки I: 18
- Нёбный комплекс I: 273, 275, 276
- — у млекопитающих I: 288—292
 - — у низших тетрапод I: 297—304
- Нёбо II: 18
- вторичное I: 290; II: 208
 - мягкое I: 290; II: 18
 - у костных рыб I: 281
- Нижнечелюстной хрящ I: 305—306
- Нижние (плевральные) ребра I: 218
- Нижний конец тела I: 17
- мозговой придаток II: 318
- Нижняя гортань II: 66—67
- челюсть I: 267, 268, 305—309
- Низшие хордовые I: 30—37
- Ниссля тельца II: 248, 249
- Новая кора II: 305, 308
- Ногти I: 168, 169
- Ножки большого мозга II: 299
- Ноздри внутренние I: 273; II: 206
- наружные I: 273; II: 206
- Номенклатура анатомическая I: 26, 27
- Норадреналин II: 263, 332
- Норэпинефрин II: 263

Носовые кости I: 274
Носоглоточный ход II: 207

Обезьяны I: 109—110

Оболочка мышечная II: 72

— серозная II: 73

— слизистая I: 124; II: 72

— — мышечная пластинка II: 72

Оболочки зародышевые I: 146, 152—159

— мозга II: 279

Оболочки I: 34—37, 47

— нервный ствол I: 35

— подмозговая железа II: 323

Обонятельный нерв II: 266, 269

— тракт II: 304

Обонятельные луковицы II: 285, 303

— складки II: 204

Общий желчный проток II: 88—115

Овал плавательного пузыря II: 55

Овуляция II: 121

Однопроходные I: 104; II: 343

Однослойный эпителий I: 124

Одонтобласты II: 21, 25

Одонтоды I: 198, 199

Окклюзия II: 34

Окно боковое височное I: 287

— круглое II: 242

— овальное I: 277; II: 237

Окологлазничный отросток I: 294

Околоушная кость I: 294

Окостенение I: 192

Окраска оперения I: 171

Окситоцин II: 324

Олигодендроглиocyты II: 278

Олиголецитальные яйца I: 131

Оогенез II: 120

Оперкулярная полость II: 46

Опистhoneфрос II: 103, 107, 109

Опистоцельные позвонки I: 205

Опоссум I: 235, 243, 251, 256, 331; II: 332, 333, 334, 335, 336, 344, 351, 352

Опускатель нижней челюсти I: 351

Орган(ы) боковой линии II: 227—231

— кортиев II: 243, 244

— обоняния II: 204—210

— парапинеальный II: 227

— париетальный II: 227

— чувств I: 12; II: 200—246

— — простые I: 200—203

— — сложные II: 203, 204

— электрические I: 354—356

— ямочные II: 228

Осева мускулатура I: 206—207, 329

Осево скелет I: 197, 204—231

Осмоз I: 123

Основная затылочная кость I: 277

— клиновидная кость I: 278

Остеобласты I: 192, 193

Остеокласты I: 191

Остеоциты I: 191

Островки Лангерганса II: 91, 328

Ость лопатки I: 237

Отверстие большое затылочное I: 221

— внутреннего надмыщелка I: 252

— зрительное I: 296

— круглое I: 297

— монроево II: 285

— наружного надмыщелка I: 252

— овальное I: 297

— панициево II: 191

— подглазничное I: 297

— подъязычное I: 297

— рваное заднее I: 297

— — переднее I: 297

— — среднее I: 297

— резцовое I: 297

— сальниковое II: 12

— теменное I: 273

— Уинслоу II: 12

— шиловидно-сосцевидное I: 297

— яремное I: 277

Отверстия межпозвоночные I: 206

— мозговой коробки I: 221—222

Отводящий нерв II: 266, 274—275

Отношение поверхности к объему I: 25

Отолит II: 232

Отросток локтевой I: 252

— окологлазничный I: 294

— сосцевидный I: 294

Охватывающая мышца I: 337

Палеозойская эра (палеозой) I: 50—52

Палеониски I: 74, 75

Палеонтологическая летопись I: 50, 57

Палец большой I: 256

Пальцы I: 255

Панголины I: 117; II: 346

Панкреозимин-холецистокинин II: 336

Панцирная щука I: 76, 77

Панцирные рыбы I: 62

Панцирь черепах I: 202—204

— — карапакс I: 203

— — краевые пластины I: 203

— — невральные пластины I: 203

— — пластрон I: 203

— — плевральные реберные пластины I: 203

Парабронхи II: 62

Параганглии II: 331

Паракон II: 33, 34

Параконид II: 34

Параллелизм I: 24

Параллельные лучи жаберной крышки I: 201

- Парасагиттальная плоскость I: 17
 Парасфеноид I: 276
 Паратгормон II: 325
 Парафиз II: 299
 Парахордалии I: 223, 224
 Паращитовидные железы, главные клетки II: 324
 — — оксифильные клетки II: 324
 Паритетальный листок брюшины (паритетальная брюшина) I: 16; II: 5, 6
 Парные плавники I: 231—232, 243—247
 — — происхождение I: 231—232
 Парус II: 50
 Паукообразные как предки хордовых I: 44
 Паутинная оболочка головного мозга II: 279
 Пахучие железы I: 179
 Педогенез I: 34
 Педоморфоз I: 34
 Пенис II: 140
 Пепсин II: 79
 Первичная кишка (архентерон) I: 137
 — полоска I: 145
 Первичные половые клетки II: 118, 119
 — — тяжи II: 118
 Первичный задний мозг II: 283
 — передний мозг II: 282
 Первый палец I: 262
 Перегородка горизонтальная I: 218, 320
 — поперечная I: 218; II: 7
 Переднее рваное отверстие I: 297
 — сосудистое сплетение II: 299
 Переднеклиновидная кость I: 295
 Переднеушная кость I: 277
 Передний конец тела I: 17, 18
 — коракоид I: 236
 — нерв боковой линии II: 270
 Передняя камера глаза II: 217
 — — (преддверие) носового аппарата II: 207
 — кишка II: 72
 — лопаточноплечевая мышца I: 331
 Перепончатый лабиринт II: 231
 Перехват Ранье II: 249, 250
 Перешеек мозга II: 283
 Перилимфа II: 242
 Перилимфатический мешок II: 242
 Перикардальная полость I: 14; II: 7—8
 Перимизий I: 315
 Период геологический I: 50, 51
 Перистальтика II: 68
 Перистые мышцы I: 315, 316
 Перитонеальная полость I: 14
 Перихондральная кость I: 195
 Перо I: 170—172
 — бородки второго порядка I: 171
 — — первого порядка I: 171
 — верхний пупок I: 171
 — нижний пупок I: 171
 — опахало I: 171
 — очин I: 170
 — побочный стержень I: 171
 — развитие I: 171—173
 — стержень I: 171
 Перстневидный хрящ I: 270
 Перья контурные I: 170
 — маховые I: 171
 — нитевидные I: 171
 — рулевые I: 171
 Перьевая сумка I: 171
 Петля Генле II: 97, 98
 Печеночные клетки II: 87
 — протоки II: 88
 Печеночный вырост II: 86
 Печень I: 12, 128; II: 86—90
 — кровообращение II: 89—90
 Пещеристое тело мочеиспускательного канала II: 140
 — — полового члена II: 140
 Пигостиль I: 216
 Пилорические выросты II: 84
 Пилорус II: 72
 Пингвины I: 99, 100, 101
 Пищеварительная система I: 12—13; II: 68—92
 Пищевод I: 12; II: 73—75, 76
 — у миноги II: 75
 Плавник(и) I: 225—230, 243—247
 — анальный I: 228; II: 139
 — брюшные I: 245—247
 — лучи I: 201
 — непарные I: 225—230
 — парные I: 231—232, 243—247, 329
 — хвостовой I: 227, 228—230
 Плазма I: 129
 Плакоды I: 148, 229, 234
 Плакоидная чешуя I: 200
 Пластины костные I: 191
 Пластиножаберные I: 62—63; II: 339
 — гастрюляция и образование зародышевых листков I: 141—143
 Пластинчатые кости I: 307
 Пластрон I: 203
 Плацента I: 136, 157—158, 335
 — развитие I: 157—158
 Плацентарные млекопитающие I: 106—108; II: 344
 Плащ II: 306
 Плевральная(ые) полость(и) I: 14; II: 11, 12, 64
 Плеврапофизы I: 221
 Плевроперикардальная перепонка II: 8
 Плевроперитонеальные перепонки II: 13
 Плечевая кость I: 250—252
 — — большой бугорок I: 250
 — — внутренний надмыщелок I: 252
 — — головка I: 250
 — — малый бугорок I: 250
 — — наружный надмыщелок I: 252

- Плечевая мышца I: 332
 Плечевое нервное сплетение II: 255
 Плечевой пояс I: 232—237
 — — амфибий I: 234, 236
 — — вилочка I: 234
 — — млекопитающих I: 234, 237
 — — мускулатура I: 324—326
 — — покровные элементы I: 232—234
 — — рептилий I: 234, 236—237
 — — рыб I: 232, 233, 236
 — — сочленовная ямка I: 235
 — — эндоскелетный I: 234—237
 Плоские клетки I: 124
 Плоскости тела позвоночного I: 16—18
 Плюрипотентная стволовая клетка II: 148
 Плюсневые элементы стопы I: 262
 Подбородочная кость I: 306
 Подвздошная кишка II: 85
 — кость I: 238—242
 — мышца I: 335
 Подвздошнобедренная мышца I: 337
 Подвздошнобольшеберцовая мышца I: 335
 Подвздошноногтевая мышца I: 337
 Подвздошнореберная мышца I: 321
 Подвздошнослепкишечная заслонка II: 85, 86
 Подвисочные впадины I: 273
 Поджаберный нерв II: 268, 274, 275
 Поджелудочная железа I: 12; II: 90—92, 328
 — — панкреатические островки II: 328
 — — островки Лангерганса II: 91, 328
 Подкогтевая пластинка I: 168
 Подкожная жировая клетчатка I: 181
 — мускулатура I: 353—354
 — мышца тела (туловища) I: 181, 354
 Подкоракоиднолопаточная мышца I: 331
 Подлопаточная мышца I: 331
 Подмозговая железа II: 323
 Подниматель верхнего века I: 329
 — лопатки I: 325
 — небноквадратного хряща I: 352
 Подоциты II: 93, 94
 Подошвенные подушечки I: 166, 167
 Подпозвоночная мышца I: 323
 Подреберные мышцы I: 324
 Подслизистая основа II: 72
 Подъязычная дуга, рожково-подъязычный элемент I: 268
 Подъязычночелюстная мышца I: 352
 Подъязычночелюстной нерв II: 273
 Подъязычный аппарат I: 269; II: 19
 — — рожки I: 269, 270
 — — тело I: 269, 270
 — нерв II: 268, 275
 Позвонок(ки) I: 204—217
 — амниот I: 204—207
 — амфицельные I: 204, 205
 — анамний I: 207—213
 — ацельные I: 205
 — верхний остистый отросток I: 204, 206
 — вставочные пластинки I: 207
 — гемальные дуги I: 208
 — гетероцельные I: 205
 — гипоцентры I: 205
 — задний сочленовный отросток I: 204, 206
 — интерцентр I: 204, 209, 210—212
 — крестцовые I: 214
 — невральная дуга I: 204, 206, 207
 — опистоцельные I: 205
 — передний сочленовный отросток I: 204, 206
 — плевроцентр I: 209, 210—212
 — поперечные отростки I: 204, 206
 — предкрестцовые I: 214
 — процельные I: 205
 — рахитомный тип I: 209—211
 — стереоспондильный тип I: 209—211
 — тело (центр) I: 204—207
 — туловищные I: 214, 216
 — у рыб I: 207—213
 — хвостовые I: 214
 — шевроны I: 205
 — шейные I: 214, 216—217
 — эмболомерный тип I: 209—211
 Позвоночник I: 204—217
 — отделы I: 214—217
 — грудной I: 214
 — крестцовый I: 214
 — поясничный I: 214
 — спинной I: 214
 — хвостовой I: 214
 — шейный I: 214, 216—217
 Позвоночные бесчелюстные I: 54, 55—62; II: 339
 — кто есть кто I: 50—118
 — предки I: 30—48
 — раннее развитие I: 130—163
 Пойкилотермные животные I: 182
 Покровная крыша черепа I: 273—275, 278—281, 297—301
 Покровная мембрана II: 243
 Покровные кости I: 195
 Покровный плечевой пояс I: 232—234
 — скелет I: 14, 197, 198—202
 Пол, становление II: 116—118
 Полилецитальные яйца I: 131, 135
 — — дробление и образование бластодермы I: 135
 Половые гормоны II: 333—335
 — клетки, происхождение II: 118—120
 — органы II: 115—141
 — — наружные I: 138—141
 — поры II: 14, 125
 Полости тела II: 5—14
 Полость перитонеальная II: 12
 Полужабра II: 43
 Полукружные каналы II: 233

- Полуперепончатая мышца I: 338
 Полупроницаемые мембраны I: 123
 Полусухожильная мышца I: 338
 Полухордовые I: 37—40
 Полушария большого мозга II: 285, 303—313
 — — — борозды II: 310
 — — — височная доля II: 311
 — — — гиппокамп II: 309
 — — — грушевидная доля II: 309
 — — — затылочная доля II: 310
 — — — извилины II: 310
 — — — лобная доля II: 310
 — — — носовая борозда II: 309
 — — — передняя комиссура II: 311
 — — — пирамидный путь II: 309
 — — — теменная доля II: 310
 — — — центральная борозда II: 312
 Полярность яиц I: 131
 Поперечная мышца живота I: 323
 — перегородка I: 218; II: 7
 Поперечноостистая мышца I: 321
 Поперечнополосатые мышцы I: 13, 311—312
 Портняжная мышца I: 335
 Потовые железы I: 178
 Почечная лоханка II: 111
 Почечные ворота II: 111
 — долики II: 112
 — чашечки II: 111
 Почечный каналец II: 93—100
 Почка(и) I: 13; II: 93—112
 — амниот II: 110—112
 — анамний II: 107—109
 — головная II: 106—107
 — канальцы I: 13; II: 93—96
 — корковый слой II: 112
 — кровоснабжение II: 112
 — млекопитающих II: 111—112
 — мозговой слой II: 112
 Пояс плечевой I: 232—237
 — тазовый I: 238—243
 Поясковые волокна II: 215
 Поясничная мышца I: 335
 Поясничногрудная (симпатическая) нервная система II: 261, 263
 Поясничнокрестцовое нервное сплетение II: 255
 Преадаптация I: 25
 Предглазничная мышца I: 352
 Преддверие внутреннего уха II: 240
 — мочеполювого синуса II: 138
 Преддверноулитковый нерв II: 267
 Преддверный нерв II: 270
 Предки позвоночных I: 30—48
 Предкрестцовые позвонки I: 214
 Предлобковые кости I: 243
 Предлобная кость I: 275
 Предостная мышца I: 332
 Предплюсна, большеберцовый элемент I: 260
 — дистальные элементы I: 260
 — малоберцовый элемент I: 260
 — центральные элементы I: 260
 Предплюсневой отдел I: 260
 Предротовая воронка I: 32
 Предсердие II: 185, 188, 189
 Предсочленовная кость I: 307
 — ямка I: 306
 Предчелюстная кость I: 274
 Пресмыкающиеся, среднее ухо II: 236—239
 Приводящая мышца бедра I: 338
 Придасток семенника II: 133
 Признак(и) I: 22—23
 Приматы I: 108—110; II: 344
 Проатлант I: 217
 Прогенез I: 34
 Прогестерон II: 121, 335
 Продолговатый мозг II: 283, 288—294
 — — акустико-латеральная система II: 294
 — — вкусовое ядро II: 292
 — — гигантские маутнеровские клетки II: 293
 — — двойное ядро II: 292
 — — одиночное ядро II: 292
 Продырявленная пластинка I: 295
 Прокоракоид I: 236
 Прокоракоидноплечевая мышца I: 339
 Проктодеум II: 134
 Проксимальный I: 17
 Пролактин II: 323
 Промежуточный мозг II: 285, 297—303
 — элемент запыстья I: 253
 Пронатор I: 315
 Пронефрический канал II: 103
 Пронефрос II: 103, 104, 105—107
 Проприоцепторы II: 200
 Проптеригиальный элемент I: 245
 Проток(и) кювьеровы II: 174
 — общий желчный II: 88
 — перилимфатический II: 242
 — печеночный II: 88
 — пузырьный II: 88
 Протокок II: 33, 34
 Протококюль II: 34
 Протоплазма I: 120
 Протрактор I: 315
 Процельные позвонки I: 205
 Прямая кишка II: 86
 — мышца бедра I: 335
 — — живота I: 324
 Псевдомногослойный эпителий I: 126
 Птеригиофоры I: 227
 Птеригоподий (пальцевидный придаток) I: 246, 247; II: 138
 Птерилии I: 171
 Птиалин II: 21
 Птицы I: 56, 96—101; II: 343
 — воздушные мешки II: 11, 61

— гастрюляция и образование зародышевых
лисков I: 143—142, 146
— зародышевые оболочки I: 146
— легкие II: 61—62
— скелет I: 215
— среднее ухо II: 236—239
— целом II: 11
Пузырный проток II: 88
Пузырь мочевого I: 13; II: 114—115
— плавательный II: 53—56, 235
— — красное тело II: 55
Пульпарная полость зуба II: 21
Пупочный канатик I: 157
Пястные элементы I: 255
Пятно круглого мешочка II: 231
— овального мешочка II: 231
Пяточная кость I: 260, 262

Радужка II: 211, 214
Развитие, механика I: 159—160
Разделение потоков крови в сердце, эволюция
II: 188—192
Раковины I: 295
— носового аппарата II: 207
Ратке карман II: 16, 284, 318, 319
Реберные хрящи I: 220
Ребро(а) I: 217—221
— брюшные I: 202
— бугорок I: 219
— верхние I: 218
— головка I: 219
— грудные I: 220
— грудные I: 219
— крестцовые I: 219
— крючковидные отростки I: 220
— нижние (плевральные) I: 218
— поперечные отростки I: 221
— у рыб I: 217—218
— у тетрапод I: 219—221
— шейные I: 219
Регенерация I: 159
Резцы II: 31, 32
Релаксин II: 334
Ренин II: 336
Рептилии I: 53—55, 86—96; II: 341—343
— внутреннее ухо II: 240—242
— гастрюляция и образование зародышевых
лисков I: 143, 146
— зародышевые оболочки I: 146, 155—156
— звероподобные I: 101
— плечевой пояс I: 234, 236
— почки II: 110
— скелет I: 215
— эвриапсидные I: 301
— ядовитые железы II: 20
Реснички I: 125

Ресничное тело II: 211, 216
Ретикулиновые волокна I: 187
Ретикулярная формация II: 287
Ретикулярные клетки II: 147, 148
Ретрактор I: 315
— глазного яблока I: 329
Рефлекс II: 251
Рефлекторная дуга II: 251—253
Рецепторы II: 251
Рибосомы I: 121
Рога I: 169—170
— спинного мозга II: 281
Роговица II: 211, 213—214
Роговые чешуи I: 167, 168
Ромбовидная мышца I: 325
Ростральные кости I: 231
Ротатор I: 315
Ротовая полость, границы II: 16, 17
— — первичная II: 15
— — развитие II: 15—16
Рубец II: 79, 80
Рыбы I: 62—80
— двоякодышащие, покровная крыша черепа
I: 280
— жаберная крышка I: 201—202
— зубы II: 28—30
— костные I: 68—80
— — жабры II: 45—49
— — крыша черепа I: 278—281
— — мозговая коробка I: 281—284
— — небо I: 281
— легкие II: 57—59
— локомоция I: 225—226
— мочевого пузыря II: 114—115
— плавники I: 225—230, 243—247
— плечевой пояс I: 232, 233, 234—236
— позвонки I: 207—213
— покровный скелет I: 198—201
— ребра I: 217—218
— туловищная мускулатура I: 318—320
— хрящевые I: 64—68

Сагиттальная плоскость I: 17
Сагиттальный гребень I: 288, 296
Сальник малый II: 8, 87
Сальниковая сумка II: 9
Сальные железы I: 175, 178
Сарколемма I: 312
Светящиеся органы I: 177—178
Связка серповидная II: 8, 87
Связки I: 187
Сегментационная полость I: 133
Сегментация I: 14—15
Седалищная кость I: 238—242
Седалищновертельная мышца I: 337
Секретин II: 336

- Селезенка II: 150, 151—152
— белая пульпа II: 151
— красная пульпа II: 151
Селенodontные зубы II: 37
Семенник I: 13; II: 118, 122—123, 334
— выносящие канальцы II: 132
— интерстициальные клетки II: 334
— краевой канал II: 132, 134
— опускание II: 123—124
Семенной канал II: 132
Семенные канальцы II: 123
— пузырьки II: 123, 133
Семяпровод II: 132
Серая соединительная ветвь II: 264
Сердечная кость I: 231
— мышца I: 311
Сердечные сокращения I: 311; II: 185—186
Сердечно-сосудистая система, компоненты II: 143
Сердце I: 13; II: 184—193
— атриовентрикулярный пучок II: 186
— клапаны II: 185
— примитивное II: 187—188
— развитие 192—193
— синоventрикулярная система II: 186
Серповидная кость I: 231
Серповидный отросток II: 216
Сетка II: 79, 80
Сетчатка II: 210, 218—222
Сеть семенника II: 122, 132, 134
Сжиматель шеи I: 350
Сильвиев водопровод II: 285
Симметрия билатеральная (двусторонняя) I: 9—10
Симплектикум I: 281
Симфиз первичный тазовый I: 238
Синапс II: 251
Синапсидный тип черепа I: 89, 301
Синовиальная оболочка I: 196
Синусоиды II: 89, 155, 173
Сирены I: 116; II: 346
Скаты I: 65—66; II: 340
Скелет I: 14, 185—309
— акулы I: 212
— висцеральный I: 197, 263—270
— генерализованного млекопитающего I: 216
— генерализованной примитивной рептилии I: 215
— жабер I: 264—268
— конечностей I: 197, 231—263
— костистой рыбы I: 213
— миноги I: 212
— осевой I: 197—231
— покровный I: 14, 197, 198—202
— — у тетрапод I: 201—202
— птицы I: 215
— соматический I: 197, 204
— хвостатой амфибии I: 215
— химеры I: 225
Скелетные ткани I: 188—198
— элементы, классификация I: 196—198
Склера II: 210, 213—214
Склеральное кольцо II: 313
Склеротом I: 151, 207
Скуловая дуга I: 287
— кость I: 275
Слезная кость I: 275
Слезноносовой канал I: 297
— проток II: 206, 224
Слепой вырост I: 32
Слизистая оболочка I: 124
Слизистые железы I: 178
Слизь I: 127
Слух у рыб II: 235—236
Слуховая капсула I: 221, 222, 224
Слуховой барабан I: 294
— нерв II: 267, 270
— проход I: 297
Слуховые косточки II: 239
Собираательные трубочки II: 105
Соединительная ткань I: 186—188
Соматическая мускулатура I: 313
Соматические афферентные волокна II: 256
— структуры I: 48—49
— эфферентные волокна II: 257
Соматический скелет I: 197, 204
Соматоплевра I: 151; II: 5
Соматотропный гормон II: 323
Сомиты I: 149, 150, 151, 206, 207
Сонный канал I: 297
— проток II: 163
Сосковый конус I: 217—218
Сосочки дермальные I: 181
Сосудистая оболочка II: 210, 214
— щель глаза II: 212, 213
Сосудистое сплетение мозга II: 285
— — заднее II: 289, 290
— — переднее II: 289
Сосудистый мешок II: 300
Сосуды кровеносные II: 153—158
— лимфатические II: 158
Сосцевидные тела II: 302
Сосцевидный отросток I: 294
Сочленения I: 196
— анкилоз I: 196
— диартроз I: 196
— синартроз I: 196
— шов I: 196
Сочленовная кость I: 306, 308
— ямка I: 291
Сошник I: 276
Сперматогенез II: 123
Сперматогоний II: 123
Сперматозоид II: 123
Спинальнозатылочные нервы II: 275

- Спинной мозг I: 12; II: 280—282
 — — белое вещество II: 280, 281—282
 — — брюшной столб II: 281
 — — вентролатеральные столбы II: 281
 — — канатики белого вещества II: 281
 — — серое вещество II: 280
 — — спинной столб II: 281
 — — центральный канал II: 279, 280
 — нервный тяж у кишечнораотовых I: 38
 Спинные плавники I: 228
 Спиральный клапан II: 83
 Спланхноплевра I: 151; II: 5
 Срединная обонятельная кость I: 295
 Среднее рваное отверстие I: 297
 — ухо, полость II: 237
 — — у млекопитающих II: 239—240
 Средний мозг II: 283, 297—307
 — — зрительные доли II: 300
 — — красное ядро II: 301
 — — крыша II: 299
 — — покрывка II: 299
 — — четверохолмие II: 301
 Средостение вентральное II: 13
 Сростногрудное состояние I: 236
 Старая кора II: 305, 306
 Ствол мозга II: 284
 — — пограничная борозда II: 291
 Стекловидная влага II: 217
 Стомодеум II: 15—17
 Стопа I: 260—263
 Страус африканский II: 98, 99
 Стремя II: 237, 240
 Стройная мышца I: 338
 Субарахноидальное пространство II: 279
 Сумки соединительнотканые I: 187
 Сумчатые I: 104—106; II: 344
 — кости I: 242, 243
 Супинатор I: 315
 Суставная сумка I: 196
 Сухожилия I: 187, 315, 316
 Сухожильные органы II: 202
 — перемычки I: 324
 Сфинктер I: 315
 Сычуг II: 80
- Табличная кость I: 275
 Тазовое выходное отверстие I: 239
 Тазовые придатки I: 231
 Тазовый пояс I: 238—243
 — — щитовидное окно I: 240
 — симфиз I: 238
 Таламус II: 299
 — вентральное ядро II: 303
 — латеральное коленчатое тело II: 303
 — медиальное коленчатое тело II: 303
 — подушка II: 303
 Талонид II: 34
 Таранная кость I: 260, 262
 Твердая мозговая оболочка II: 279
 Тегментум II: 299
 Тектум II: 299
 Тело, направления и плоскости I: 16—18
 — позвоночных, план строения I: 9—16
 — полости II: 5—14
 — поперечные разрезы I: 15
 — разделение на отделы I: 10—11
 Телолецитальные яйца I: 131
 Тельца Ниссля II: 248, 249
 — Станниуса II: 326, 329, 332
 — Фатер-Пачини II: 201
 — чувствующие II: 201
 Тельце почечное II: 93, 94
 Теменное отверстие I: 273
 Теменные кости I: 274
 Теория Копэ—Осборна II: 35—37
 Терморегуляция I: 181—182
 Тестостерон II: 334
 Тетраподы, глотка и жабры II: 51—53
 — конечности I: 247—263
 — локомоция I: 248—250
 — мочевой пузырь II: 115, 136
 — низшие, небный комплекс черепа I: 297—304
 — покровный скелет I: 201—202
 — примитивные, мозговая коробка I: 276—278
 — ребра I: 219—221
 Тимус (зобная железа) II: 148—150, 325, 337
 Тинаму I: 99
 Тиреоглобулин II: 327
 Тиреотропный гормон II: 323
 Тироксин II: 327
 Тканевая (интерстициальная, межклеточная) жидкость I: 122
 Ткань(и) жировая I: 188
 — неэпителиальные I: 128—129
 — скелетная I: 188—198
 — соединительная I: 186—188
 Тончайшая мышца I: 337
 Тошая кишка II: 85
 Трабекулы I: 223, 224
 Трансверсальная плоскость I: 17
 Трахея I: 56, 65—66
 Третий желудочек мозга II: 285, 287, 299
 Трехглавая мышца I: 331
 Тригонид II: 34
 Триидтиронин II: 327
 Тройничный нерв II: 266, 273
 Тромбоциты II: 146
 Трофобласт I: 136
 Трубочкузубы I: 117; II: 346
 Туловище I: 10
 — кровоснабжение II: 170—171

Туловищная мускулатура I: 318—326
 — у рыб I: 318—320
 Туловищные мышцы плечевой области I: 324—326
 — позвонки I: 214, 216
 Тупая I: 108
 Турецкое седло I: 278, 318
 Тучные клетки I: 187

Угловая кость I: 307, 308
 Узел(ы) гемальный II: 152
 — лимфатические II: 152—153, 181
 Улитковый нерв II: 270
 — проток (средняя лестница) II: 242
 Ультимобранхиальные тельца II: 326, 337
 Уродеум II: 136
 Уростиль I: 214
 Уротензины II: 333
 Урофиз II: 332—333
 Утконос I: 104
 Ухо II: 231—246
 — ампула II: 233
 — внутреннее у амфибий II: 246
 — у рептилий II: 240—242
 — как орган равновесия II: 231—234
 — наружное у млекопитающих II: 239
 — позвоночных, происхождение II: 234—235
 — среднее у амфибий II: 244—246
 — у млекопитающих II: 239—240
 — улитка II: 242—244
 Ушки мозжечка II: 296
 — сердца II: 188
 Ушная вырезка I: 275; II: 238
 — раковина II: 239

Фабрициева сумка II: 150, 151
 Фаланги когтевые I: 255
 — пальцев I: 255, 262
 Фаланговая формула I: 256—257, 262
 Фасции I: 187
 Ферменты кишечные II: 81
 Фибриноген II: 143
 Фибробласты I: 186, 187
 Филогения беспозвоночных I: 40—42
 — хордовых I: 46—48
 Фильтраторы I: 34, 36, 39, 59; II: 75
 Флексор I: 314
 Фолликул волосной I: 174
 — яичника II: 120
 Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) II: 324
 Фолликулы щитовидной железы II: 327
 Фонтанели I: 221
 Фоторецепторы, колбочки II: 219—221
 — палочки II: 219—221
 Фоторецепция II: 210

Фотофоры I: 177—178
 Фронтальная плоскость I: 17

Хвост (хвостовой отдел) I: 11
 Хвостатые амфибии I: 81
 Хвостовобедренные мышцы I: 338
 Хвостовые мышцы I: 327—328
 — плавники I: 227, 228—230
 — базальные элементы I: 227
 — позвонки I: 214
 Хилезная цистерна II: 184
 Хилус II: 184
 Химера, скелет I: 225
 Хищные зубы II: 37
 Хоаны I: 273; II: 18, 206
 Хоботные I: 116
 Хоботок кишечнодышащих I: 38, 39
 Хондроциты I: 188
 Хорда I: 11—12, 185—186
 Хордовые I: 30; II: 338
 — классификация I: 53—55; II: 338—347
 — низшие I: 30—37
 — филогения I: 46—48
 Хордомезодерма I: 137, 148
 Хорион I: 155
 Хорионический гонадотропин II: 335
 Хроматофоры I: 182—183
 Хромаффинная ткань II: 330—332
 Хромосомы I: 120
 Хрусталик II: 210, 215—217
 Хрусталиковые волокна II: 215
 Хрящ I: 14, 188—190
 — волокнистый I: 189
 — гиалиновый I: 188—189
 — меккелев I: 306
 — нёбноквадратный I: 276
 — нижнечелюстной I: 305—306
 — обызвествленный (кальцифицированный) I: 189
 — перстневидный I: 270
 — щитовидный I: 270
 — эластический I: 189
 Хрящи губные I: 267
 — кольцевидные трахеальные I: 270
 — реберные I: 220
 — черпаловидные I: 270

Целаканты I: 71—74
 Целом I: 14; II: 5—14
 — развитие II: 5—7
 — у птиц II: 11
 Целомические полости I: 14; II: 5—14
 — у млекопитающих I: 151; II: 12—14
 Цемент II: 22
 Центр (тело) позвонка I: 204—207, 209—213

- Центральная вена II: 90
 — ямка сетчатки II: 221
 Центральные элементы запястья I: 253
 — — предплюсны I: 260
 Центриоль I: 120
 Цепь симпатическая II: 264
 Цератотрихии I: 201
 Церуминозные железы I: 178
 Цефализация I: 10
 Цилиндрические клетки I: 124
 Цингулом II: 33
 Цистерна перилимфатическая II: 242
 Цистерны лимфатические II: 158
 Цитоплазма I: 120
- Челюстные мышцы I: 351—353
 Челюсть нижняя I: 267, 268, 305—309
 — подвеска I: 268
 Червеобразный отросток II: 86
 Череп I: 271—308
 — анапсидный I: 89
 — диапсидный I: 89
 — кинетизм I: 278
 — компоненты I: 271—273
 — млечопитающих I: 284—297
 — мозговая коробка I: 273
 — небный комплекс I: 273
 — покровная крыша I: 273, 275, 278—281, 284—288, 297—301
 — примитивных амфибий I: 272, 273—278
 — синапсидный I: 89
 — эвриапсидный I: 89
 Черепahi I: 88, 89; II: 342
 Черепные нервы II: 266—275
 Черпаловидные хрящи I: 270
 Четвероногие I: 55; II: 341
 Четверохолмие, бугорки II: 301
 — верхние холмы II: 301
 Четвертый вертел I: 258
 Четырехглавая мышца бедра I: 335
 Чешуи костные I: 168, 180
 — роговые I: 167, 168
 Чешуйчатая кость I: 275
 Чешуя ганоидная I: 199, 200
 — космоидная I: 199
 Чревное сплетение I: 200
 — — — II: 222
 Чувствительный гребень I: 264
 Чудесная сеть I: 181; II: 55, 155, 156
- Шарпеевы волокна I: 101
 Шванновские клетки II: 250
 Шейные позвонки I: 214, 216—217
 Шероховатые линии I: 259
 Шерстокрылы I: 108
- Шея (шейный отдел) I: 10
 Шиловидный отросток I: 270
 Широкие мышцы бедра I: 335
 Широчайшая мышца спины I: 331
- Щека II: 17
 Щель гортанная I: 270; II: 56, 64
 Щечные зубы II: 32, 33
 — кости I: 275
 Щитковые I: 57—62; II: 50, 51
 — строение жаберных мешков I: 59; II: 51
 Щитовидная железа, фолликулы II: 327
 Щитовидное окно I: 240
 Щитовидный хрящ I: 270
- Эволюция I: 20—25
 Эвриапсидные рептилии I: 301
 Эвриапсидный тип черепа I: 89
 Эвриптерида I: 58
 Экзокринные железы I: 127, 128
 Экстензор I: 314
 Экстероцепторы II: 200
 Эктодерма I: 137, 162
 Эластические волокна I: 187
 — ткани I: 187
 Эластический хрящ I: 189
 Электроцепторы II: 231
 Эму I: 98, 99
 Эмаль II: 21
 Эмалевый орган II: 24
 Эндокард II: 185
 Эндолимфа II: 231
 Эндолимфатический мешок II: 231
 — проток II: 231
 Эндометрий II: 130
 Эндомизий I: 315, 316
 Эндоплазматический ретикулум I: 120, 121
 — — агранулярный (гладкий) I: 120, 121
 — — гранулярный (шероховатый) I: 120, 121
 Эндоскелет I: 14, 197
 Эндоскелетный плечевой пояс I: 324
 Эндостиль I: 33; II: 327—328
 Эндотелий I: 126; II: 153
 Эндохондральная кость I: 192
 Энтодерма I: 137, 163
 Энтодерм II: 34
 Энтодерм II: 33
 Эозинофилы II: 145, 147
 Эокон II: 36
 Эпаксиальная мускулатура I: 320—322
 Эпендимоциты II: 278
 Эпибранхиальная мускулатура I: 326
 Эпидермис I: 164, 165—166
 — зачатковый слой I: 166
 Эпидидимис II: 133

- Эпикард II: 185
Эпимизий I: 315, 316
Эпинефрин II: 263
Эпистрофей I: 216, 217
— зубовидный отросток I: 217
Эпиталамус II: 299
Эпителий I: 123—129
— герминативный слой I: 125
— многорядный I: 126
— многослойный I: 124
— переходный I: 126; II: 115
— псевдомногослойный I: 126
— однослойный (простой) I: 124
Эпифизы I: 195
Эра геологическая I: 50, 51
Эритроциты II: 144—145, 147
Эстрадиол II: 334
Эстрогены II: 334
Эстрон II: 334
Эффекторы II: 251, 252
- Ягодичные мышцы I: 337
Ядовитые железы I: 177; II: 20
Ядро I: 119, 120
Ядрышко I: 120
Язык II: 18—20
— сосочки II: 203
- Языкоглоточный нерв II: 267, 273
Яичник II: 118, 120—122, 334
Яйцо(а) амниотические II: 86
— дробление I: 132—136
— мезолецитальные I: 131, 133, 134
— — гастрюляция и образование зародышевых
 листьев I: 140—141
— олиголецитальные I: 131, 132
— полилецитальные I: 131, 135
— — дробление и образование бластулы I.
 135
— полярность I: 131
— телолецитальные I: 131
— типы I: 130, 131
Яйцевая капсула II: 126
Яйцевод и его производные II: 124—131
Яйцеживорождение II: 125
Яйцеклетка I: 120
Яйцeroждение II: 125
Якобсонов орган II: 209
Ямка заостная I: 237
— лицевая II: 203, 204
— предостная I: 237
— предсочленовная I: 306
— сочленовная I: 291
Яремное отверстие I: 277
Яремные тела II: 149
Ящерицы I: 91—92

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава 10. Полости тела <i>Перевод А. Н. Кузнецова</i>	5
Глава 11. Ротовая полость и глотка; зубы, органы дыхания <i>Перевод А. Н. Кузнецова</i>	15
Ротовая полость	15
Зубная система	21
Жабры	39
Плавательный пузырь	53
Легкие	56
Производные глотки	66
Глава 12. Пищеварительная система <i>Перевод А. Н. Кузнецова</i>	68
Глава 13. Выделительная и половая системы <i>Перевод А. Н. Кузнецова</i>	93
Выделительные органы	93
Половые органы	115
Клоака и ее производные	134
Глава 14. Сердечно-сосудистая система <i>Перевод В. Б. Никитина</i>	142
Кровь	143
Кроветворные ткани	146
Сосуды	153
Артериальная система	159
Венозная система	172
Лимфатическая система	181
Сердце	184
Круги кровообращения	193
Зародышевое кровообращение	195
Глава 15. Органы чувств <i>Перевод В. Б. Никитина</i>	200
Простые органы чувств	200
Орган обоняния (<i>organum olfactus</i>)	204
Глаз (<i>oculus</i>)	210
Органы боковой линии	227
Ухо	231
Глава 16. Нервная система <i>Перевод В. В. Белова, Е. В. Володиной, А. Н. Кузнецова и В. Б. Никитина</i>	247
Структурные элементы	248
Спинномозговые (спинальные) нервы	253
Висцеральная нервная система	259
Черепные нервы	266
Метамерия головы	275
Центральная нервная система — вспомогательные элементы	278
Спинной мозг	280

Головной мозг	282
Глава 17. Органы внутренней секреции <i>Перевод А. Н. Кузнецова</i>	317
Гипофиз	318
Паращитовидные железы	324
Щитовидная железа	327
Панкреатические островки	328
Кора надпочечников и ее гомологи	329
Мозговое вещество надпочечников и хромоаффинная ткань	330
Тельца Станниуса	332
Урофиз	332
Половые гормоны	333
Гастроинтестинальные гормоны	335
Нестандартные элементы гормональной системы	336
Приложение 1. Краткий очерк классификации хордовых <i>Перевод В. В. Белова</i>	338
Тип Hemichordata — полухордовые	338
Тип Chordata — хордовые	338
Подтип Urochordata — личиночнохордовые, или оболочники	338
Подтип Cephalochordata — бесчерепные, или головохордовые	339
Подтип Vertebrata — позвоночные	339
Приложение 2. Литература	348
Указатель латинских названий животных	367
Указатель латинских терминов	372
Предметный указатель	383

УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу:

129820, Москва,
1-й Рижский пер., д. 2,
издательство «Мир»

УЧЕБНОЕ ИЗДАНИЕ

Альфред Ромер, Томас Парсонс
АНАТОМИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

В 2-х томах
Том 2

Заведующая редакцией
М. Д. Гроздова
Научный консультант чл.-корр. АН СССР
Т. М. Турпаев
Ведущий редактор М. Б. Николаева
Редактор И. А. Деменцова
Художник А. А. Лукьяненко
Художественные редакторы А. Е. Волков,
Л. М. Алсничева
Технический редактор М. А. Страшнова
Корректор Т. И. Стифеева

ИБ № 6879

Лицензия Л.Р. № 010174 от 22.01.92 г.
Сдано в набор 28.04.90. Подписано к печати 14.09.93.
Формат 70×100¹/₁₆. Бумага офсетная № 1.
Печать офсетная. Гарнитура тип. таймс. Объем 12,75 бум. л.
Усл. печ. л. 33,15. Усл. кр.-отт. 84,83.
Уч.-изд. л. 34,60. Изд. № 4/6172. Тираж 17 000 экз.
Зак. 875 . С 334.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
Комитета Российской Федерации по печати
129820, ГСП, Москва И-110, 1-й Рижский пер., 2.

Можайский полиграфкомбинат
Комитета Российской Федерации по печати
143200, Можайск, ул. Мира, 93.